

УДК 56.569 (119)

Судьбы мамонтовой фауны и феномен Черной королевы

Л. В. Попова

Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко (Киев)

Destiny of Mammoth fauna and the Red Queen phenomenon. — Popova, L. V. — The Red Queen hypothesis of Van Valen and the model of the destructive phylocoenogenesis of Zherikhin have been applied to interpret the bioevent of the end of the Late Pleistocene to the beginning of the Holocene. Broadening of ecological niches and 'patient' strategy were the main trends in the fauna development and it led to formation of non-analogous communities. A prevalence of multiple random causes of the extinction of Mammoth fauna has been suggested on this basis. It is in good accordance with the 'extinction lag' sensu Lister and Stuart, that is an extended process of range reduction over thousands of years. The 'extinction lag' also follows broad ecological niches of representatives of mammoth fauna. Besides, destructive phylocoenogenesis implies that destruction of existed coadaptations dominate new coadaptations appearance. It means that new Holocene communities were less aggressive, and they left more opportunities for patches of relict mammoth communities to exist. It is a principal difference comparing to the present biotic event, which must be defined as a transformational phylocoenogenesis.

Key words: mammoth fauna, extinction, ecological niches, Red Queen hypothesis, phylocoenogenesis.

Введение

История мамонтовой фауны является предметом интенсивных исследований в течение многих десятилетий. За это время, как следствие накопления материала, развития стратиграфии, тафономии и теоретического аппарата экологии и эволюционной теории, однофакторные гипотезы, объясняющие существование и вымирание мамонтовой фауны в основном сменились развернутыми комплексными сценариями, учитывающими взаимовлияния факторов, прямые и обратные связи в системе «фауна–среда» [6, 11, 12, 15]. Но все-таки остаются факты, которые не находят достаточного объяснения в существующих системах. Некоторые из этих не встроенных ни в одну теорию фактов требуют применения к себе закона Черной королевы, освещающего, как известно, проблему вымираний [27].

Так, специфика биосферного кризиса, по самому определению, должна состоять не только в более или менее интенсивном вымирании видов, а в перестройке биогеоценологического покрова. И чем более быстрой и коренной является эта перестройка, тем более настоятельно требуются для ее объяснения некие дополнительные механизмы, не предусмотренные в рамках синтетической теории эволюции (т. е. на популяционно-видовом уровне). Механизмы, обеспечивающие биотическое событие, должны находиться выше — на уровне биоценозов или биомов. Именно такой точки зрения (в значительной мере воспринятой из предшествующих работ [6, 8, 11]) придерживается автор. Тем не менее впечатляющие события на видовом уровне (вымирания) — обязательная составляющая кризисного сценария, совершенно неизбежная при определенных, хорошо известных условиях (малочисленные популяции и т. д.). Это, казалось бы, незыблемое положение в последнее время пришло в некоторое столкновение с эмпирическими фактами. Были известны и другие парадоксальные особенности мамонтовой фауны. Они перечислены ниже.

Corresponding author address: Taras Shevchenko National University of Kyiv, Institute of Geology; Vasylkivska St. 90, Kyiv, 03022 Ukraine; e-mail: popovalv@mail.ru

Парадоксы мамонтовой фауны

Парадокс № 1. Проблема продуктивности перигляциальных экосистем. Первоначальная точка зрения на причины вымирания мамонта и его спутников логически следовала из нахождения трупов мамонтов в многолетней мерзлоте. Из этого следовало, что, их убил холод, как предполагал в своей работе И. Д. Черский в 1891 г. и в последствии В. И. Громов в 1948 г., либо непосредственно, либо уничтожив кормовую базу гигантских травоядных.

И только постепенное уточнение четвертичной стратиграфии поставило исследователей перед парадоксом: четвертичные слоны и носороги, в отличие от современных, прекрасно себя чувствовали в суровых климатических условиях; их исчезновение произошло как раз при переходе к относительно теплой климатической эпохе, голоцену. В связи с этим пришлось пересмотреть вопрос о пределах климатической адаптации определенной жизненной формы в адаптивной зоне (оказалось, что они гораздо шире, чем думалось). Это явилось существенным вкладом в развитие исторической фаунистики — в очередной раз были получены доказательства методических несовершенств принципа актуализма и несостоятельности представления о руководящей роли климатических факторов в распространении фауны. Но еще более серьезным вызовом была проблема продуктивности экосистем мамонтовой фауны. Продуктивность *должна* была быть достаточно высокой для того, чтобы поддерживать устойчивые популяции гигантских и крупных фитофагов. С другой стороны, поскольку в пределе продуктивность лимитируется количеством энергии, поступающей в систему, экосистемы ледниковый а ргіогі *должны* были быть бедными (как современные тундровые).

Разрешение этого противоречия возможно на основании достаточно общих географических и экологических соображений. Аналогия четвертичных перигляциальных сообществ с современной тундрой совершенно неудовлетворительна. Никакое оледенение не может отменить того факта, что в плейстоцене, как и сегодня, территория Украины находилась приблизительно между 52°20' и 45°20' северной широты; со всеми вытекающими отсюда последствиями (отсутствие полярной ночи, достаточно длинный световой день и соответственно высокое количество солнечной энергии, поступающей в систему).

Влияние оледенений на продолжительность вегетационного периода было неоднозначным. С одной стороны, похолодание должно было бы сокращать вегетационный период. Но, с другой стороны, холодным этапам должны были соответствовать малоснежные зимы и большое количество солнечных дней в году (следствие того, что большие количества воды были аккумулированы в ледниковых покровах), и таким образом период активной продукции первичной биомассы наращивался за счет сокращения межсезоний. То, что сезонность климата во время гляциалов должна была проявляться очень резко («переходные периоды» — весна, осень — сведены к минимуму) имело и другое важное следствие. Такая ситуация благоприятствовала снижению неизбирательной смертности в популяциях¹; то есть, с точки зрения продукционно-энергетического подхода, она минимизировала потери продукции экосистем, а с точки зрения эволюции — благоприятствовала возрастанию роли естественного отбора и темпов эволюции.

Эти общие соображения были в достаточной степени подтверждены палеонтологическим данным. Реконструкции численности и трофической структуры сообществ позднего плейстоцена, а также их палеозоогеографии привели к представлениям о единой гиперзоне, трофическая структура которой больше всего напоминала таковую африканских саванн [7]. При этом

¹ «О том, что «неизбирательная элиминация» почти всегда имеет характер сезонного бедствия, пожалуй, и говорить не стоит, это слишком хорошо известно. Возврат холодов, заморозки, паводки, ливни, эпизоотии — это все сезонные явления... Трудно назвать хотя бы одну форму неизбирательной элиминации (за исключением землетрясений и вулканических извержений), которая по своей природе не была бы сезонной» [16: 184]. Все, что здесь названо С. С. Шварцем сезонными явлениями, в наибольшей степени характерно именно для межсезоний.

реконструируемая продуктивность экосистем мамонтовой фауны [6] и темпы эволюции [12] оказываются парадоксально высокими.

Такое понимание основ существования мамонтовой фауны удачно дополняется выводами В. В. Украинцевой [15], основанными на анализе содержимого пищеварительных трактов плейстоценовых травоядных, сохранившихся в вечной мерзлоте. Питание мамонта, как и следовало ожидать от такого крупного травоядного, было практически неизбирательным (то есть, выбрав место кормежки, животное собирало все растения, подвернувшиеся под хобот), однако в целом преобладали осоковые и злаки с примесью разнотравья (и это для территории севера Сибири). При этом наблюдалось существенное различие сезонной динамики минеральных и питательных веществ в ледниковые и межледниковые интервалы. Сухая, малоснежная и очень холодная, практически мгновенно наступающая зима превращала травы плейстоценовой тундростепи в высококачественный и доступный продукт быстрой заморозки. При этом высокое содержание в кормах кальция, калия, фосфора, и в особенности кремния, должно было оказывать исключительно стимулирующее воздействие на рост волосяного покрова [15]. Условия межледниковий, по В. В. Украинцевой, напротив, существенно ухудшали кормность экосистем.

Следует отметить, что палинологи и палеопедологи, как правило, дают гораздо более пессимистическую трактовку продуктивности тундростепных сообществ [3], в том числе для территории Украины. Например, для почв Дофиновского педокомплекса (18–15 тыс. лет. назад) проводятся аналогии с современной Якутией и Чукоткой, для холодных этапов реконструируются полынно-маревые ассоциации [18]. Таким образом, вопрос устойчивого существования огромной биомассы и численности травоядных в перигляциальных экосистемах все еще нельзя считать закрытым.

Парадокс № 2. Феномен безаналоговых (дисгармонических, смешанных, тундро-степных, перигляциальных) фаун. Все эти названия отражают факт сосуществования на одной территории видов, в настоящее время принадлежащих к фауне разных биомов (в основном, степного и тундрового). Вот, для примера, фауна Бетово на Десне [14] (тафоценоз, приуроченный к культурному слою мустьерской стоянки, судя по морозобойным клиньям, сформировавшийся еще до максимума последнего оледенения): *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Alopex lagopus*, *Putorius* sp., *Mustella nivalis*, *Lepus* cf. *timidus*, *Ochotona* cf. *pusilla*, *Marmota* cf. *bobak*, *Cricetus cricetus*, *Citellus* cf. *suslicus*, *Citellus* cf. *major*, *Cricetulus* aff. *migratorius*, *Spalax* aff. *microphthalmus*, *Lagurus lagurus*, *Eolagurus luteus*, *Dicrostonyx guilielmi* (доминирует), *Lemmus* sp., *Arvicola terrestris*, *Microtus gregalis*, *M. oeconomus*.

Подобный видовой список сам по себе достаточно красноречив. Обнаружение первой на Украине фауны подобного состава (новгород-северской) [9] толкнуло И. Г. Пидопличко к отказу от гипотезы четвертичных материковых оледенений [10]. Основания приблизительно следующие: если система климатической адаптации видов оказывается настолько гибкой, что тушканчик живет бок обок с песцом и копытным леммингом, приходится отказаться от представлений о ключевой роли климатических факторов в формировании облика фауны. Если так, то к чему вообще привлекать какие-то экстраординарные оледенения? Эта гипотеза избыточна.

Причиной же региональной деструкции общей природной зональности (а также формирования отложений, трактуемых геологами как ледниковые и водно-ледниковые), по мнению И. Г. Пидопличко, является изменения соотношения суши и моря в области современного Балтийского и Белого морей [10].

Были попытки обойти проблему тундростепных фаун, объяснив их состав миграциями или смешанностью разновозрастного костного материала в результате переотложения. Но впечатляющие масштабы явления (тундростепные фауны распространены циркумполярно) и использование продвинутых методов абсолютных датировок [25] свидетельствуют о том,

что такой состав фауны отражал особые свойства среды, точнее, биогеоценотического покрова (деструкцию общей природной зональности [10], гиперзональность [6], повышенную мозаичность, обусловленную средообразующим воздействием крупных и гигантских фитофагов [11]).

Парадокс № 3. Оппортунистический характер вымирания

Изменения природной среды на границе плейстоцен–голоцен. Хотя климатическая ситуация в это время была очень далека от стабильной (на промежутке в 3 тыс. лет уместаются, как минимум, три весьма суровых климатических интервала (ранний дриас, поздний дриас, бореал, разделяемые более или менее теплыми интервалами, табл. 1)), граница плейстоцен–голоцен определенно относится к естественным стратиграфическим границам. При переходе к голоцену практически прекращается лессонакопление, которое было наиболее характерным признаком плейстоцена [1]; речная сеть в основном приобретает современный облик (формируются отложения современных речных террас), сменяются археологические культуры. К этому же времени, в общем, относится и вымирание мамонтовой фауны.

Таблица 1. Стратиграфическая схема, используемая для голоцена Украины (по [16])

Table 2. Stratigraphic scheme of the Holocene proposed for the Ukrainian area (according to [16])

Звено	Стадии	Тыс. лет назад	Археологические культуры
Голоцен	субатлантик	4,96	трипольская земледельческая культура энеолит, неолит, мезолит
	суббореал		
	атлантик	7,9–8	
	бореал	9,9	
Поздний плейстоцен	пребореал	10	культуры финального палеолита эпиграветт
	поздний дриас	11	
	аллеред	12	
	ранний дриас		
	бёллинг		

Гипотезы. Обзор гипотез вымирания мамонтовой фауны можно найти, например, в работах В. В. Украинцевой, П. В. Пучкова [3, 11, 15]. На современном этапе разные гипотезы уже не столько конкурируют, сколько дополняют и корректируют друг друга, позволяя создать некий обобщенный вариант. В самых общих чертах вырисовывается сценарий «отступление к северу» [26]: после 12 тыс. лет (начало аллередского потепления) мамонт существует только за полярным кругом. В этом вытеснении мамонта на север определяющую роль сыграло сокращение открытых травянистых пространств вследствие потепления климата [21] (по Н. К. Верещагину, разрушение гиперзоны) [6]. Вклад палеолитического человека в процесс вымирания мегафауны оценивается по-разному; но, в любом случае, этот вклад сильно варьировал в зависимости от географии (Субарктика, например, в конце плейстоцена была практически безлюдна).

В масштабе биомов разрушение гиперзоны состояло в возобновлении сплошной лесной зоны между степью и тундрой. Наступление лесов и охотничья деятельность человека снижали численность мегафауны, а это, в свою очередь, нарушало коадаптации между травоядными и их кормовой базой. В течение большей части плейстоцена не только климат препятствовал развитию сплошного пояса лесов; выпас гигантских фитофагов не позволял сформироваться сомкнутому лесному покрову даже во время межледниковий. Но с аллереда редующие популяции мамонтов не могли уже поддерживать существование открытых травянистых ландшафтов, а чем более сокращались пригодные для выпаса площади, тем быстрее таяли популяции гигантских фитофагов, а вслед за ними — и менее крупных животных тундростепи,

и травоядных и хищных, среда обитания которых буквально создавалась выпасом травядных гигантов [11].

Если попытаться классифицировать существующие гипотезы вымирания мамонтовой фауны по факторам, то, за исключением взглядов такого фанатичного антиклиматиста как И. Г. Пидопличко, практически все они окажутся более или менее климатическими. Изменения климата на границе плейстоцен–голоцен могут оцениваться как ключевой фактор, вызвавший вымирание, или как некий пусковой механизм, запустивший более существенные изменения (например, растительности), вызвавшие вымирание, или предполагается, что климатические факторы действовали в комплексе с другими факторами. Но в любом случае, если здесь замешан климат, вымирание мамонтовой фауны должно разделять свойства климатостратиграфических по своей сути стратонов четвертичной системы (минимальная изохронность границ, относительная легкость глобальной корреляции). Другими словами, все произойдет глобально², быстро (см. табл. 1) и одновременно. Если же на изменения климата наложить еще и разрушение биоценологических регулирующих механизмов, то эти свойства только усилятся.

Однако тут постепенно обнаружился целый ряд важных отклонений: виды мамонтовой фауны вымирают раньше или позже этой естественной и хорошо выраженной границы плейстоцен–голоцен; но зачастую надолго переживают тундростепные ценозы.

Хронология вымирания. В Крыму и на Кавказе, по данным Барышникова, находки мамонта связаны со стоянками эпохи мустье, а в материалах позднепалеолитических стоянок отсутствуют. Поскольку носители культуры мустье продержались там относительно долго, то мамонт на этих территориях, видимо, вымирает уже 40, даже 35 тыс. лет, но вряд ли позднее [17]. В южной части степной зоны (Приазовье) позднеплейстоценовые находки мамонта вообще малочисленны и не связаны со стоянками [2]. Западнее (в Молдове) и восточнее (в низовьях Волги) позднепалеолитический человек, впрочем, охотился на мамонтов. В Венгрии последний мамонт с точной радиоуглеродной датировкой имеет возраст в 15 тыс. лет [19]. В Западной и Центральной Европе самые поздние датированные находки мамонта относятся к стадиалу Бёллинг (12,5–12 тыс. лет назад), на европейском Севере это п-ов Таймыр (9800–9700 лет назад) и Новосибирские о-ва (9700 лет назад) [20]. В пределах Северной Европы мамонты обитали в раннем дриасе 10,2 тыс. лет (Ruurmani, по [20]). Известны раннеголоценовые популяции мамонта на Гыданском полуострове [20]. Недавняя находка голоценовых мамонтов на Чукотке датируется по 14С 9000–8700 лет назад. Еще один голоценовый рефугиум обнаружен на о-вах Прибылова, Берингово море (остаток бывшей Берингии), где мамонты существовали ок. 7980–5700 лет назад в условиях богатых травянистых прибрежных пространств (по [20]). И, наконец, мамонт острова Врангель существовал до 3,5 тыс. лет назад [5].

Шерстистый носорог, *Coelodonta antiquitatis*. Время вымирания этого обычного спутника мамонта гораздо хуже документировано абсолютными датировками, но можно считать, что 13 000–12 000 лет назад на территории Евразии этот вид уже вымер, причем последние рефугиумы существовали в Зауралье и Западной Сибири [20].

Большерогий олень, *Megaloceros giganteus*, существовал до 7700 в Западной Сибири и на Южном Урале [25].

Овцебык. Населял Гыданский и Таймырский полуостров почти до нашей эры [6].

Пещерный лев, как предполагает Н. К. Верещагин [6], на Алтае мог существовать до исторического времени.

Мелкие млекопитающие. На этом фоне существование голоценовых рефугиумов мелких млекопитающих уже не удивляет. Для голоцена Украины обзор таких находок, как современных, так сделанных в прошлом веке, недавно опубликован [23]. Как и следовало ожидать,

² Точнее, не глобально, а голарктически (соответственно ареалу мамонтовой фауны).

мелкие млекопитающие оказались еще более устойчивы, чем крупные: «типично тундростепные формы» (*Ochotona pusilla*, *Spermophilus superciliosus*) имели достаточно широкое распространение вплоть до исторического времени, а в раннем голоцене была представлена даже *Microtus gregalis*.

Беспозвоночные тоже не представляют исключения (недавнее обнаружение «типично перигляциального, вымершего вида» гастропод *Pupilla loessika* на Алтае [24]).

Таким образом, явилась необходимость откорректировать существующие представления. Была предложена гипотеза «отложенного вымирания» [21]: растянутого процесса редукции ареалов, который мог длиться тысячи или даже десятки тысяч лет. Подчеркивается длительное сохранение маленьких рефугиумов мегафауны, в которых, судя по результатам изучения древней ДНК, видимо, постепенно происходит потеря генетического разнообразия и соответственно адаптивной гибкости в популяциях.

Явлениями «отложенного вымирания» в середине XX века много занимался И. Г. Пидопличко [10]. Он даже обращался к летописям в поисках свидетельств выживания вплоть до исторического времени мамонта, шерстистого носорога, пещерного льва и пещерной гиены. Причина этих нетрадиционных для палеозоолога изысканий — открытые им неожиданные закономерности вымирания³ видов тундростепной микротериофауны в голоцене. Образно выражаясь, виды проявляли склонность вести себя как Несси и снежный человек (выживать в составе малочисленных популяций, не взирая на инбридинг и генетико-автоматические процессы).

Причем, именно И. Г. Пидопличко видимо, впервые, обнаружил зримые свидетельства смертного приговора, подписанного этими процессами реликтовым популяциям. У голоценовых слепушонок, *Ellobius talpinus* [10], частота встречаемости мимомисной складки приближается к 100 %, тогда как в популяциях второй половины среднего плейстоцена этот архаический признак составлял не более 50 %, а в позднем плейстоцене, как и в современных популяциях — первые проценты. Этот приговор, как и приговор, вынесенный изменениями климата, тоже оказался отложен (не только слепушонки, но и другие представители тундростепной фауны обнаруживались в голоцене систематически)⁴. Это касалось только микротериофауны; голоценовыми находками крупных млекопитающим мамонтового комплекса И. Г. Пидопличко не располагал; но ведь их отличие от мелких млекопитающих — чисто количественное. Если у микротериофауны наблюдаются некоторые любопытные особенности распространения в геологической летописи (способность надолго пережить «свои» сообщества и длительно существовать в виде маленьких изолятов), то и у крупных млекопитающих должно быть нечто подобное. Идеи И. Г. Пидопличка встречали в научном сообществе в основном сдержанную иронию (хотя в неявном виде и заставили внести определенные коррективы в существующие представления о развитии климата, биоты и ландшафта в четвертичном периоде).

На сегодняшний день «отложенное вымирание» — прекрасно документированный клубок противоречий.

- После того, как с таким мучительным трудом наконец-то было установлено, что представители мамонтовой фауны были превосходно приспособлены к условиям плейстоценовых гляциалов и совсем не приспособлены к условиям голоцена, обнаружение этих представителей в голоцене выглядит как злая шутка. Опять, в который уже раз, воскресает вопрос о границах адаптации видов.

³ Позднее В. В. Жерихин назвал такую динамику «оппортунистической» (не путать с оппортунистической динамикой популяций!).

⁴ Интересно, что Вартанян для мамонтов о-ва Врангель тоже не рассматривает генетико-автоматические процессы как причину вымирания. Собственно, он даже не обнаружил признаков этих процессов [5]. А вот у грызунов они были [10]; но почему-то не вели к вымиранию.

• После того, как наконец-то удалось подняться до мысли, что механизмы, обеспечивающие биотическое событие, должны находиться выше популяционно-видового уровня — на уровне биоценозов или биомов [6, 8, 11, 12, 15]; оказывается, что механизмы эти не действуют или действуют из рук вон плохо.

• Наконец, процессы генного дрейфа в реликтовых популяциях животных мамонтового комплекса тоже практически не действуют. Эти процессы оставляли реликтовым популяциям целые тысячи лет [10, 21, 22, 23]. Как это согласовать с экспериментами С. Райта, которые, как известно, показывали совершенно другие результаты?

Среди перечисленных открытых вопросов, недейственность генетико-автоматических процессов находится вне компетенции данного исследования, а остальные будут рассмотрены ниже.

Черная королева⁵

Для ответа на эти вопросы целесообразно обратиться к истокам современных представлений о механизмах биоценотического кризиса: к «новому эволюционному закону» Ван Валена [27], для истолкования которого сам автор предложил гипотезу Черной королевы. Закон имел эмпирический базис: Ван Вален построил серию «кривых выживания» для целого ряда групп фауны; таким же образом, как их обычно строят в популяционных исследованиях, только выживали (вымирали) в этом случае не особи, а таксоны (виды, роды, иногда семейства) (рис. 1). В подавляющем большинстве случаев кривая выживания очень приближалась к прямой (то есть, к случаю, когда вероятность гибели особи (в популяционной экологии) или таксона (в исследовании Ван-Валена) является постоянной).

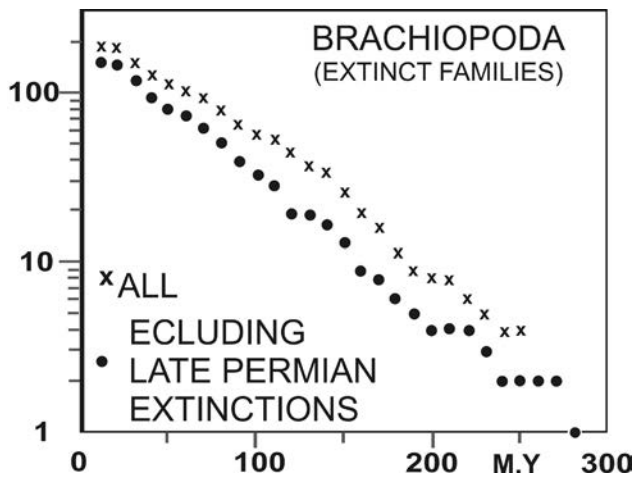


Рис. 1. Таксономическая кривая выживания для брахиопод ([27]: рис. 2, с. 3).

Кривые, подобные приведенной на рис. 1, строятся так же, как кривые выживания в популяционной экологии. Подсчитывается общее количество таксонов (в данном случае семейств брахиопод) на протяжении всей истории существования группы (в данном случае их около 200). От этого количества отнимается количество семейств брахиопод, просуществовавших не более 10 млн лет (когда бы они не вымерли — от кембрия до антропогена); затем от получившегося количества отнимается количество более долгоживущих (в течение 10–20 млн лет) семейств и т. д. Применение полулогарифмического масштаба, обычного в экологии популяций, имеет своим следствием то, что наклон кривой пропорционален вероятности вымирания в данной возрастной группе. Он, как можно здесь видеть, остается постоянным, то есть вероятность вымирания не зависит от продолжительности существования таксона.

растной группе. Он, как можно здесь видеть, остается постоянным, то есть вероятность вымирания не зависит от продолжительности существования таксона.

Fig. 1. Taxonomic survivorship curve for Brachiopoda ([27]: Fig. 2, p. 3).

Curves of this kind are built similarly to the survivorship curves of population ecology. Overall amount of taxa, whatever existed, (in this case, brachiopod families) are assessed (in this case, about 200). The number of brachiopod families, which were surviving no longer than 10 million years (whatever they became extinct, from the Cambrian till the Quaternary) is subtracted from this amount. Then the number of longer lived brachiopod families (during 10–20 million years) is subtracted from the previous amount, and so on. Semilogarithmic scale usage conditions the correspondence between the slope of the curve and the extinction probability. As it can be seen on the figure, it is constant; i. e., there aren't a relation between the extinction probability and the longevity of the taxa.

⁵ Эта глава представляет собой перевод части известной статьи Ван Валена [27], с некоторыми дополнительными объяснениями.

Отсюда следовал совершенно очевидный вывод:

«Вымирания в адаптивной зоне происходят с постоянной скоростью» (рассматриваемые макротаксоны: брахиоподы, планктонные фораминиферы и т. п. обычно достаточно четко соответствуют определенной адаптивной зоне). Это и был новый эволюционный закон. Но то же самое можно сформулировать и иначе: «Эффективная среда членов какой-нибудь гомогенной группы ухудшается с постоянной скоростью». «Гомогенная группа» во второй формулировке значит приблизительно то же, что «адаптивная зона» в первой.

Каким образом это достигается? Тут и вступает в действие Черная Королева.

Ван Вален предложил концепцию ансамбля взаимно несовместимых оптимумов по биотическим факторам (для жертвы оптимальным будет снижение вероятности быть съеденной хищником; для хищника будет оптимальным повышение вероятности того же события; то же самое — для отношений паразит–хозяин и конкурент–конкурент). Каждый вид делает, что может перед лицом этого давления. Скорее всего, результатом этого будет некий (селективный) ответ. Но этот ответ ослабит устойчивость популяции к другим, может быть, в настоящий момент несколько менее актуальным факторам.

Кроме того, каждый успешный ответ одного вида, принадлежащего к некоей адаптивной зоне, будет ложиться дополнительным грузом на остальные виды в той же адаптивной зоне. Причем, для каждого из видов (кроме преуспевшего) этот дополнительный груз будет выражаться величиной успеха преуспевшего вида, деленной на количество видов в адаптивной зоне. Чтобы продолжать чувствовать себя как раньше, каждый из видов должен повысить свою приспособленность на соответствующую величину. Большинство видов как-то справляются с этой задачей; но успешный ответ на данный вызов опять ляжет дополнительным селективным грузом на остальные виды в адаптивной зоне.

Этот процесс может продолжаться неопределенно долго. Но, в общем, для каждого вида характерен некоторый порог скорости изменения приспособленности. В пределах адаптивной зоны эти пороги имеют нормальное распределение, как и сама скорость изменения приспособленности. Площадь перекрытия этих двух распределений будет определять скорость вымираний.

На эту самодостаточную систему накладывается влияние изменений абиотических параметров среды. Их можно считать чистым негативом; дополнительной порцией нагрузок, действующей на виды в адаптивной зоне прямо или опосредованно (благоприятствуя проникновению дополнительных конкурентов, например). Эффекты этих пертурбаций не независимы друг от друга. Виды, элиминированные в результате изменений определенного типа, уже отсутствуют, когда вслед за этим приходит еще одно изменение среды того же типа. Поэтому второе событие увеличивает скорость вымирания намного слабее, чем первое (а в среднем скорость останется более или менее постоянной). В этом состоит основное отличие гипотезы Черной Королевы от представлений генной селекции. Там имеют значение частоты аллелей, их взаимодействия между собой и со средой, но не имеет никакого значения предшествующая ситуация в системе, которая сформировала данное соотношение аллелей. А в нашем случае, в случае с вымираниями в адаптивной зоне, мы видим, что исторический аспект, прошлое, все же имеет значение.

Но, строго говоря, Черная королева не нуждается в этих внешних влияниях (хотя и может инкорпорировать их в свое движение). Она сама создает постоянное самоуправляемое движение эффективной среды и соответственно эволюции видов, находящейся под влиянием этой среды.

Черная королева не отрицает эволюционный прогресс; *она к нему безразлична*. Приспособленность, которая остается константной в адаптивной зоне и обеспечивает постоянную скорость вымирания, — это приспособленность видов относительно друг друга. Абсолютная же приспособленность (например, скорость передвижения для хищников или для их жертв, нижний предел толерантности организма к холоду) возрастает. Однако это практически не влияет на скорость вымирания, которая определяется отношениями конкуренции в адаптивной группе.

Черная Королева и мамонтовая фауна

Очевидно, что даже в таком виде поведение Черной Королевы чревато негативными последствиями. Но по-настоящему зловеще ситуация начинает выглядеть, если перейти от уровня адаптивной зоны к уровню сообществ, как предлагает В. В. Жерихин [8]. Итак, прием за основную операциональную единицу⁶ биоценоз⁷, понимая его как систему реализованных ниш. Для простоты картины предположим, что ниши являются не перекрывающимися и двумерными (всего два измерения — организация носителя ниши и что-нибудь максимально простое, например, пространство).

Происходит эволюционное событие⁸, повышающее приспособленность популяции A1, в результате которого данная популяция несколько потесняет популяцию B1. Популяции B1 ничего не остается, как попытаться хотя бы частично разложить свой ущерб на собратьев по биоценозу и т. д. Рано или поздно одна из популяций потерпит такие убытки, после которых уже не сможет восстановиться. Тогда остальные участники радостно разделят между собой то небольшое, что еще оставалось от пространственной ниши исчезнувшей популяции. Этот раздел, скорее всего, изменит их относительную приспособленность и дополнительно стимулирует бег Черной королевы. Поскольку устойчивость сообщества прямо пропорциональна его биоразнообразию, она будет неуклонно снижаться. В конечном счете сообщество оказывается уязвимым даже для сравнительно незначительного уровня стресса.

Модель достаточно схематическая, и к ней можно предъявить много претензий.

- Например, почему популяции повышают свою приспособленность, именно расширяя нишу, а не сужая ее? Уже в этом заложен некий деструктив; сужение ниши, напротив, повышало бы разнообразие, позволило бы лучше экономить энергию. В нашем примере, с пространственными нишами, риски расширения ниши еще не особенно грозны; но ведь это просто предельно упрощенный случай, который имеет смысл только исходя из того, что что-то похожее можно проделать и с многомерными нишами. В случае многомерной ниши ее расширение повышало бы шансы наших популяций в отношении противостояния суровым и, в особенности, нестабильным абиотическим условиям, но в конкурентных взаимодействиях такая популяция неизбежно проигрывала бы. Другими словами, предложенная модель, помимо всего прочего (расширение ниш, риск уменьшения биоразнообразия), способствует выработке пациентности⁹ как жизненной стратегии популяций и могла бы работать только при условии, что виоленты, а равным образом и эксплеренты как-нибудь устранились бы.

⁶ Не единицу филогенеза; такая единица, по Жерихину, — сукцессионная система биоценозов [8].

⁷ Дальнейшее представляет собой, может быть, несколько вольное, творческое переложение идей Жерихина. Однако, применяя подход Жерихина к решению конкретных проблем, удовлетворить требованиям его моделей (биоценотический уровень) удастся далеко не всегда. В таком случае стоит обратить внимание на такую единицу как консорция. Ее использование позволяет упростить поставленную задачу, найти компромисс между обычной неполнотой палеонтологических данных и теоретическими установками. В конце концов, и мамонтовая фауна — не биоценоз, и не совокупность биоценозов.

⁸ Согласно В. В. Жерихину [8], даже не обязательно, чтобы это было собственно эволюционное событие. Поскольку биоценоз состоит из реализованных ниш, возможно изменение приспособленности популяции за счет того, что она по каким-нибудь причинам расширяет реализованную нишу в пределах неизменной видовой. Например, в нашем условном случае пространственных ниш, потепление климата позволяет популяции A1 расселиться в предгорьях, к чему у данной популяции не было никаких специфических ограничений (другие популяции данного вида (A2, A3 и т. д.) издавна живут в предгорьях — в более низких широтах).

⁹ Пациентность подразумевается в духе Л. Г. Раменского, как способ распределения энергозатрат (большая часть энергии уходит на борьбу с неблагоприятными факторами среды), а не в понимании, использованном В. В. Жерихиным (реализованная ниша намного меньше фундаментальной). Эта вторая интерпретация пациентности, вообще, несомненно, полезная, не подходит к рассматриваемому случаю ни по условиям модели, где ниши расширяются; ни по фактическим данным по фауне конца плейстоцена («смешанные» безаналоговые фауны, гиперзональность). Аналогично, эксплерентность в нашей модели предполагает относительно больший вклад в размножение и экспансию, а виолентность — в успех межпопуляционных взаимоотношений. Предполагаемое повышение пациентности всего сообщества в данном случае — абсолютное, а не относительное (в противоположность приспособленности популяций). Несомненно, популяции внутри мамонтовых сообществ различались по своим энергозатратным приоритетам (то есть были внутри своего сообщества виолентами, пациентами и эксплерентами); но также несомненно, что энергозатраты на приспособление к абиотическому окружению в среднем по сообществу должны были быть повышены.

Но ведь именно это и воспроизводит ключевые черты мамонтовой фауны (расширение ниш; и в первую очередь, пространственных ниш в условиях гиперзоны; но кроме того, и общее расширение пределов толерантности видов (отсюда и феномен «безаналоговых фаун») и лежащий на всем общий отпечаток патиентности¹⁰). Фактор, систематически устранявший выраженных виолентов и эксплерентов, тоже далеко искать не приходится — это климатические колебания, для случая виолентов и суровый климат гляциалов — для эксплерентов.

- Предложенная модель объясняет и формирование специфических особенностей мамонтовой фауны, и ее вымирание при помощи одних и тех же механизмов. Какой-либо специфический механизм кризиса вообще отсутствует; вымирание является просто логическим завершением данного сценария. Чисто броуновское движение, неизменное по интенсивности, было достаточным, чтобы вести мамонтовую фауну через все перепетии среднего–позднего плейстоцена, и оно же ее погубило.

Это очевидный вывод из данных, исходных для модели [27]. Кривые выживания, подобных тем, которые получил Ван Вален, являются результатом многих случайных причин гибели и обычны для разных мелких безобидных животных, например, воробьиных птиц, ящериц, которые одинаково уязвимы на всех стадиях онтогенеза¹¹. Это представление о множественных случайных причинах прекрасно согласуется с феноменом «отложенного вымирания».

Кроме того, растянутое во времени вымирание с образованием рефугиумов — естественное следствие широких ниш представителей мамонтовой фауны. Затем, деструктивный филоценогенез по В. В. Жерихину [8] предполагает преобладание процессов разрушения ранее существовавших коадаптаций над формированием новых. Вследствие этого, сообщества голоценового типа были, так сказать, менее агрессивны, и оставляли значительные возможности для длительного существования реликтов. В этом состоит принципиальное отличие от современного нам биотического события, которое, согласно классификации В. В. Жерихина, следует определить как трансформационный филоценогенез (виды вымирают быстро и безостаточно). Еще раз подчеркнем — и эволюция сообщества в направлении расширения реализованных ниш, и разрушение коадаптаций, и постоянная скорость вымираний — все это связано с тем же комплексом причин, который формирует нормальное распределение — многочисленные, случайные, разные по природе причины.

- Модель, по-видимому, предполагает постоянное сокращение таксономического разнообразия, а на самом деле структура и таксономическое разнообразие мамонтовой фауны оставались в основном неизменными на протяжении 150 тыс. лет [13].

Для поддержания стабильности в такой системе предполагается интродукция новых видов [27]. Если в случае мамонтовых фаун так и было, то постепенно там должно выявиться заметное количество криптологических видов. Но возможность широкой интродукции ограничивается развитием коадаптаций в сообществе. И тут мы переходим к следующему вопросу.

- Почему в модели не учитываются коадаптации? Такое обращение с нишами, как в предложенной модели, возможно только в случае, если коадаптации практически не имеют значения.

В данном случае, коадаптации даже не столько не учитываются, сколько постоянно разрушаются в ходе функционирования модели, и отсутствуют какие-либо механизмы, тормозящие этот процесс (вообще-то это следствие чисто технической ограниченности модели,

¹⁰ В работах В. В. Украинцевой [15] высказана потрясающая мысль: большую часть времени мамонт существовал в неоптимальных для него условиях межледниковий. Теоретически — нелепо: а как же основное ограничение процесса природного отбора? Отбор не может создавать или поддерживать что-либо неадаптивное, рассчитанное исключительно на перспективу (вот, лет так через тысячу 10 начнется оледенение, и вот тогда...). А практически, по последним данным, относительная продолжительность межледниковий еще больше, чем по оценкам, использованным Украинцевой. Так верить ли собственным глазам? Были, в конце концов, мамонт и К^о адаптированы к гляциалам или нет? Если были, то как же они переживали продолжительные межледниковья? Почему не избавлялись от адаптаций, избыточных для этих этапов (и соответственно, почему потом не вымирали)? Возможное объяснение — отбор на расширение ниш для представителей всего сообщества, и, соответственно, безаналоговые фауны и гиперзона. Конечно, это противоречит установившейся точке зрения на мамонта и шерстистого носорога, как на узкоспециализированные (несмотря на огромные ареалы) виды [6, 15]. Но, с другой стороны, никто до сих пор убедительно не показал конкретных проявлений этой специализированности.

¹¹ Это, конечно, не значит, что такие же кривые выживания должны были быть и у популяций рассматриваемого модельного сообщества.

которая, как уже было сказано, довольно условна). Но замечательно, что Ван Вален, исходя из своих (эмпирических) данных приходит к выводу, что коадаптации вряд ли играют важную роль при том сценарии, который предполагается его эволюционным законом, а В. В. Жерихин говорит, что сознательно минимизирует их в своей модели деструктивного филогенеза, чтобы сделать закономерности деструкции максимально ясными. Похоже, что Черная Королева определенно не дружит с коадаптациями. И тут предложенная модель действительно вступает в некоторое противоречие с реальностью (по отношению к коадаптациям она работает как модель их разрушения (и вымирания), но не работает как модель формирования и поддержания структуры биоценозов мамонтовой фауны). У видов мамонтовой фауны коадаптации без сомнения были высоко развиты, и по ходу вымирания они разрушались. Собственно, причина, запустившая этот процесс, и должна считаться причиной вымирания мамонтовой фауны как целого. Вопрос же о том, как примирить формирование сообществ мамонтовой фауны по предложенному выше сценарию и необходимость развития коадаптации на стадии становления фауны, пока приходится считать открытым.

Причины вымирания

Как уже упоминалось, вымирание согласно предложенной модели естественно следует из свойств самой модели, то есть вполне возможно обойтись совсем без конкретных макропричин, просто за счет накапливающегося действия многих незначительных случайных обстоятельств. Но в любом случае можно выделить две группы причин (микрочин?) вымирания мамонтовой фауны:

- 1) причины, запустившие процесс деструктивного филогенеза,
- 2) причины окончательного и необратимого вымирания конкретных популяций, иногда, судя по фактическим данным, отложенного на неопределенное время.

Явления, принадлежащие ко второй группе, были, безусловно, разнообразными; те же явления, которые обычно рассматриваются как причины вымирания — это причины-триггеры деструктивного филогенеза. Гипотеза Черной королевы дает дополнительное освещение некоторым из них.

Особая роль климатических пертурбаций позднеледникового и начала голоцена при рассмотрении событий вымирания мамонтовой фауны в рамках предложенной модели маловероятна. Напомним, что серия достаточно быстро (в геологическом времени) следующих одно за другим однотипных событий (табл. 1) вовсе не ускорит темп вымираний [27].

Представления о широком распространении массового забоя мамонтов как факторе вымирания являются избыточными; но при достижении определенного уровня напряженности в биоценозах такого грубого вмешательства и не требуется; может оказаться достаточным и воздействие некоторой ограниченной интенсивности¹².

¹² Может иметь определенное значение пространственный аспект этого ограниченного по интенсивности воздействия. Для существования мегафауны мамонтового комплекса ключевой территорией была умеренная зона Палеарктики, особенно ее северная часть — та, что сейчас под лесной зоной (а в южной, напомним, мамонт и так был редок [1]). Некоторый, по условиям модели, вовсе не обязательно значительный, антропогенный пресс на популяции гигантских фитофагов мог нарушить сукцессионные ряды тундростепи. Человек особенно удобен как нарушитель ценоценозического равновесия потому, что мог даже при значительном снижении плотностей популяции определенной добычи продолжать охоту; по «экономическим» причинам (потому что численность его собственной популяции перестала в достаточной степени контролироваться внешними факторами) или помимо них (из соображений престижа или культурных) [11]. В результате падения численности гигантских травоядных последние островки тундростепной растительности в умеренной зоне исчезали под лесом. Как бы не оценивать экологию мамонта, лесные экосистемы умеренного пояса были совершенно недостаточны для поддержания его популяций. Хотя растительной биомассы там много, но большая ее часть годится только для королевы и оборачивается она гораздо медленнее, чем в степных сообществах [11]. Правда, оставались поймы, с которыми, как предполагается, мамонты были достаточно тесно связаны и в плейстоцене [15]. Но все-таки сокращение пригодных пастбищ было сокрушительным; кроме того, поймы недоступны во время половодья. Так некогда огромный ареал мамонтовой фауны был фрагментирован, причем вид-эпифит был вытеснен из самой сердцевины, наиболее устойчивой части своих территорий, откуда он мог бы повторно расселиться при наступлении более благоприятных условий. После этого судьба отнесенных на периферию изолятов уже не составляет вопроса. Маленькие изолированные популяции всегда угрожаемы, и только дело случая, когда и в каком именно виде предстанет эта угроза (толпа охотников с копьями, джут, наступление тайги или исчезновение карликовой березки, как на о-ве Врангель [3]).

Вообще комплексные гипотезы вымирания (напр. [11, 15]) трудно прямо соотнести с данной моделью; их следует рассматривать не как конкурирующие, а как взаимодополняющие, из-за уже упомянутой недогруженности модели в отношении коадаптаций.

Выводы

В качестве механизма формирования «безаналоговых» фаун позднего плейстоцена можно предложить расширение экологических ниш и пациентизацию всего сообщества, что повышало шансы популяций в отношении противостояния суровым и, в особенности, нестабильным абиотическим условиям. В рамках предложенной модели вымирания какие-нибудь ключевые макропричины вымирания не являются необходимыми. Растянутое во времени вымирание с образованием рефугиумов естественно следует из относительно большей ширины ниш представителей мамонтовой фауны.

Кроме того, деструктивный филоценогенез предполагает преобладание процессов разрушения ранее существовавших коадаптаций над формированием новых. Вследствие этого, сообщества голоценового типа были менее агрессивны в отношении чужеродных для них видов, и оставляли значительные возможности для длительного существования реликтов. В этом состоит принципиальное отличие от современного нам биотического события, которое следует определить как трансформационный филоценогенез.

Благодарности

Автор очень признателен Л. И. Рековцу и П. В. Пучкову, чьи замечания помогли сделать эту рукопись лучше, и чьи работы, посвященные истории плейстоценовой фауны, сыграли огромную роль в формировании взглядов автора на эволюцию сообществ.

Литература

1. *Антропогенные отложения Украины / Шелкопляс, В. Н., Гожик, П. Ф., Христофорова, Т. Ф. и др.* — Киев : Наукова думка, 1986. — 152 с.
2. *Байгушова, В. С., Титов, В. В.* Природная среда и условия жизни охотников на зубров в Приазовье // Вестник антропологии. — 2007. — Вып. 15, ч. 1. — С. 115–119.
3. *Болиховская, Н. С.* Пространственно-временные закономерности развития растительности и климата северной Евразии в неоплейстоцене // Археология, этнография и антропология Евразии. — 2007. — Том 4, № 32. — С. 2–28.
4. *Буровский, А. М., Пучков, П. В.* Вымирания плейстоценовой мегафауны и их следствия: рукотворный или «чисто природный» процесс? // Stratum Plus. — 2013. — № 1. — С. 1–100.
5. *Вартанян, С. Л.* Палеогеография позднего неоплейстоцена и голоцена территории острова Врангеля : Дис. ... канд. геогр. наук : 25.00.25. — Санкт-Петербург, 2004. — 135 с.
6. *Верещагин, Н. К.* Палеогеография и палеоэкология зверей мамонтовой фауны // Общая и региональная териогеография : Сб. науч. тр. / АН СССР. Всесоюз. териол. о-во / Отв. ред. А. Г. Воронов. — Москва : Наука, 1988. — С. 19–32. — (Вопросы териологии).
7. *Верещагин, Н. К., Барышников, Г. Ф.* Экологическая структура мамонтовой фауны в Евразии // Зоол. журнал. — 1983. — Том 62, вып. 8. — С. 1245–1251.
8. *Жерихин, В. В., Раутиан, А. С.* Модели филоценогенеза и уроки экологических кризисов геологического прошлого // Журнал общей биологии. — 1997. — Том 58, № 4. — С. 20–47.
9. *Пидопличко, И. Г.* Нахождение «смешанной» — тундровой и степной фауны в четвертичных отложениях Новгорода-Северского // Природа. — 1934. — № 5. — С. 80–82.
10. *Пидопличко, И. Г.* О ледниковом периоде. — Киев : Изд-во АН УССР, 1954. — Вып. 3. — 220 с.
11. *Пучков, П. В.* Некомпенсированные вымирания в плейстоцене: предполагаемый механизм кризиса / Ин-т зоологии АН УССР. — Киев, 1989. — 60 с. — (Ин-т зоологии АН УССР; Препринт 89.8).
12. *Рековец, Л. И., Надаховский, А.* Эволюция биоценозов перигляциальной зоны в позднем плейстоцене Восточной Европы // Вестник зоологии. — 2007. — Том 41, № 3. — С. 197–206.
13. *Топачевский, В. А., Емельянов, И. Г., Рековец, Л. И., Крахмальская, Т. В.* Экологические аспекты формирования разнообразия сообществ мелких млекопитающих позднего плейстоцена Украины // Экология та ноосферология. — 2000. — Том 9, № 1–2. — С. 25–34.
14. *Тюткова, Л. А.* Позднеплейстоценовые грызуны стоянки Бетово на р. Десне // Вопросы систематики, фаунистики и палеонтологии мелких млекопитающих. — Санкт-Петербург, 1991. — С. 159–179. — (Труды ЗИН АН СССР; Том 243).
15. *Украинцева, В. В.* Растительности и климат Сибири эпохи мамонта. — Красноярск, 2002. — 192 с.

16. Шварц, С. С. Экологические закономерности эволюции. — Москва : Наука, 1980. — 278 с.
17. Шовкопляс, В. Н., Пашкевич, Г. О., Христофорова, Т. Ф. Голоценовая стадия геологической истории Украины // Тектоника и стратиграфия. — 2011. — Вып. 38. — С. 85–90.
18. Baryshnikov, G. Mammuthus primigenius from the Crimea and the Caucasus // Deinsea. — 2003. — Vol. 9. — P. 41–56. — (Advances in Mammuth research / Reumer, J. W. F, De Vos, J., Mol, D. (eds.); Proc. of the 2nd Intern. Mammoth Conf. (Rotterdam, May 16–20, 1999)).
19. Gerasimenko, N. High resolution climatic change record from the Upper Pleistocene sequences of the Eastern Ukraine // Correlations of Quaternary Fluvial, Eolian, Deltaic and Marine Sequences: 23–27th September 2013: book of abstracts. — Bucharest : GeoEcoMar, 2013. — P. 18–19.
20. Kovacs, J. Radiocarbon chronology of Late Pleistocene large mammal faunas from the Pannonian basin (Hungary) // Bulletin of Geosciences. — 2011. — Vol. 87, N 1. — P. 13–19.
21. Kuzmin, Y. V. Extinction of the woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) and woolly rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis*) in Eurasia: Review of chronological and environmental issues // Boreas. — 2010. — Vol. 39. — P. 247–261.
22. Lister, A. M., Stuart, A. The impact of climate change on large mammal distribution and extinction: Evidence from the last glacial/interglacial transition // Comptes Rendus Geoscience. — 2008. — Vol. 340. — P. 615–620.
23. Meng, S., Hoffman, H. M. Pupilla loessica Ložek 1954 (Gastropoda: Pulmonata: Pupillidae) — “A Living Fossil” in Central Asia? // Quaternary Science Journal. — 2009. — Vol. 1, N 58/1. — P. 55–69.
24. Popova, L. V. Small mammal fauna as an evidence of environmental dynamics in the Holocene of Ukrainian area // Quaternary International. — 2015. — Vol. 357. — (In press).
25. Stuart, A. J., Kosintsev, P. A., Higham, T. F. G., Lister, A. M. Pleistocene to Holocene extinction dynamics in giant deer and woolly mammoth // Nature. — 2004. — Vol. 431. — P. 684–689.
26. Stafford, T. V., Semken, H. A., Graham, R. W. et al. First accelerator mass spectrometry ¹⁴C data documenting contemporaneity of nonanalogue species in Late Pleistocene mammal communities // Geology. — 1999. — Vol. 27, N 10. — P. 903–906.
27. Sher, A. V. Late Quaternary extinction of large mammals in Northern Eurasia: a new look at the Siberian contribution // B. Huntley, W. Cramer, A. V. Morgan et al. (eds.). Past and Future Rapid Environmental Changes: the Spatial and Evolutionary responses of Terrestrial Biota. — Berlin; Heidelberg; New-York : Springer-Verlag, 1997. — P. 319–339.
28. Van Valen, L. A new evolutionary law // Evolutionary Theory. — 1973. — Vol. 1. — P. 1–30.

Доля мамутової фауни і феномен Чорної Королеви. — Попова, Л. В. — Біотична подія кінця пізнього плейстоцену — початку голоцену проінтерпретована з точки зору гіпотези Чорної Королеви Ван Валена та моделі деструкційного філоценогенезу В. В. Жеріхіна. Розширення екологічних ніш і патентизація всього угруповання пропонуються як механізми формування безаналогових фаун пізнього плейстоцену. Показано домінуючу роль багатьох випадкових причин вимирання мамутової фауни. Розтягнуте в часі вимирання з утворенням рефугіумів є наслідком більшої ширини ніш представників мамутової фауни. Крім того, деструктивний філоценогенез означає переважання процесів руйнування коадаптацій, що раніше існували, над утворенням нових. Як наслідок, угруповання голоценового типу були менш агресивні, в плані здатності до витіснення чужорідних видів, і залишали значні можливості для існування реліктів. У цьому полягає принципова відміна від сучасної нам біотичної події, яка має бути визначена як трансформаційний філоценогенез.

Ключові слова: мамутова фауна, вимирання, екологічні ніші, гіпотеза Чорної королеви, філоценогенез.

Судьба мамонтової фауни и феномен Черной Королевы. — Попова, Л. В. — Биотическое событие конца позднего плейстоцена — начала голоцена было проинтерпретировано с точки зрения гипотезы Черной Королевы Ван Валена и модели деструкционного филоценогенеза В. В. Жерихина. Расширение экологических ниш и патентизация всего сообщества предлагаются как механизмы формирования безаналоговых фаун позднего плейстоцена. Показана основная роль множественных случайных причин вымирания мамонтовой фауны. Растянутое во времени вымирание с образованием рефугиумов является следствием относительно большей ширины ниш мамонтовой фауны. Кроме того, деструкционный филоценогенез означает преобладание процессов разрушения ранее существовавших коадаптаций над образованием новых. Как следствие, сообщества голоценового типа были менее агрессивными, в плане способностей к вытеснению чужеродных видов, и оставляли значительные возможности для существования реликтов. В этом состоит принципиальное отличие от современного нам биотического события, которое должно рассматриваться как трансформационный филоценогенез.

Ключевые слова: мамонтовая фауна, вымирание, экологические ниши, гипотеза Черной Королевы, филоценогенез.

Адреса для зв'язку: Київський національний університет імені Тараса Шевченка (Інститут геології); вул. Васильківська, 90, м. Київ, 03022 Україна; e-mail: popovalv@mail.ru