

## ОЦЕНКА УСТОЙЧИВОСТИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

УДК 574.42:574.472:574.474

### ЭВОЛЮЦИЯ РАЗНООБРАЗИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ–СРЕДНЕМ ГОЛОЦЕНЕ ГОРНЫХ РЕГИОНОВ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ: МЕЖДУ ДВУМЯ МЕЖЛЕДНИКОВЬЯМИ

© 2020 г. А. Ю. Пузаченко<sup>\*,@</sup>, А. К. Маркова<sup>\*</sup>

<sup>\*</sup>Институт географии РАН, Старомонетный пер., 29, Москва, 119017 Россия

<sup>@</sup>E-mail: [puzak@igras.ru](mailto:puzak@igras.ru)

Поступила в редакцию 26.08.2019 г.

После доработки 25.10.2019 г.

Принята к публикации 25.10.2019 г.

Впервые проведены реконструкция и сравнительный анализ эволюции параметров биологического разнообразия (видовое богатство, энтропия, индекс доминирования, мера организации и др.) комплексов млекопитающих шести горных регионов Евразии в позднем плейстоцене–голоцене. Показано, что их реакции на межледниковые условия MIS5e и MIS1 принципиально различались, что не позволяет делать прямых экстраполяций при прогнозе реакции современных фаун на будущие климатические изменения. Не обнаружено снижения видового богатства в MIS5e, в то время как рубеж плейстоцена и голоцена (MIS2–MIS1) характеризуется резким уменьшением разнообразия фауны в большинстве регионов. Отмечено, что горные фауны MIS3 и первой половины MIS2 сочетали высокое биологическое разнообразие с высокой устойчивостью на фоне существенных климатических флуктуаций. Предположено что, поддержанию относительного гомеостаза видового богатства способствовала высокая функциональная избыточность сообществ в сочетании с высоким экологическим разнообразием горных биотопов.

DOI: 10.31857/S0002332920020071

Исследование ископаемых локальных фаун млекопитающих позволяет получить сравнительный материал для изучения закономерностей эволюции их состава и разнообразия в прошлом. Понимание механизмов самоорганизации и эволюционных ограничений параметров состояния живого вещества лежит в основе создания эффективных технологий управления природно-социально-экономическими процессами и прогноза сопутствующих им возможных эффектов и последствий (Пузаченко, 2017). Проблема прогноза эволюции современных экосистем на фоне изменяющихся планетарных физических условий и антропогенного воздействия происходит в том числе вследствие неопределенности представлений об общих механизмах реакции экосистем на эти факторы; о влиянии истории их формирования и других условий, ограничивающих вариативность этих механизмов и сами пределы поддержания гомеостаза (устойчивости) экосистем по отношению к внешним возмущениям; о параметрах, используемых для оценки состояния экосистем и потенциала их устойчивости.

Биологическое разнообразие (видовое богатство) — один из базовых параметров природных экосистем, от которого зависят сложность их ор-

ганизации и устойчивость по отношению к колебаниям параметров окружающей среды (Smith, 1996; Secretariat..., 2004; Butchart *et al.*, 2010; и др.). Поэтому количественная оценка изменчивости параметров биологического разнообразия в эволюционных масштабах времени представляет особый теоретический и практический интерес. Особое значение для понимания эволюции наземных экосистем имеет период времени, охватывающий последние 130 тыс. л. н. (морские изотопные стадии (MIS5–MIS1)). В это время произошли следующие климатические события: окончание рисского (саальского, московской стадии днепровского, тазовского) ледниковья, межледниковье (рисс/вюрм, эмское, микулинское, казанцевское) с оптимум ~120 тыс. л. н. (MIS5e), вюрмское (вислинское, валдайское, ермаковское (зырянское)—сартанское) ледниковье (MIS5d–MIS2, 109–11.7 тыс. л. н.) с мегаинтерстадиалом MIS3 (57–29 тыс. л. н.) (денекамп, брянский, каргинский) и современное голоценовое межледниковье (MIS1).

Для позднего плейстоцена и голоцена Западной и Восточной Европы эволюция сообществ млекопитающих хорошо документирована на локальном и в меньшем числе случаев на регио-

нальном уровнях (Эволюция..., 2008; Puzachenko, Markova, 2014; Pavelková Řičánková *et al.*, 2015; Álvarez-Lao, Méndez, 2016; Crees *et al.*, 2016; Dinnis *et al.*, 2016; Fernández-García *et al.*, 2016; Royer *et al.*, 2016; Discampsac, Royer, 2017; и др.), на Урале и юге Западной Сибири (Смирнов и др., 1990; Bachura, Kosintsev, 2007; Kosintsev *et al.*, 2016; Kuzmin *et al.*, 2017; Rudaya *et al.*, 2017; Данукалова и др., 2018; Jacobs *et al.*, 2019; и др.). Относительно высокое разнообразие млекопитающих в позднем плейстоцене и в настоящее время характерно для горных регионов. Это определяет их значение для сохранения биологического разнообразия на уровне континента.

Цель работы – реконструкция и сравнительный анализ эволюции параметров биологического разнообразия фаунистических комплексов млекопитающих шести горных регионов Евразии (Пиренеи, Альпы, Карпаты, Кавказ, Урал и Алтае-Саянский регион), а также попытка использовать параметры разнообразия для оценки состояния фаунистических комплексов и устойчивости их структуры в масштабе морских кислородно-изотопных стадий MIS5–MIS1.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены с использованием палеонтологической библиографической базы данных PALEOFAUNA (Markova *et al.*, 1995), которая была собрана и поддерживается авторами на протяжении последних 25 лет в Институте географии РАН (регистрационный номер 2011620493). В качестве основы для границ шести горных регионов приняты соответствующие границы наземных экорегионов (Olson, Dinerstein, 2002; [http://maps.tnc.org/gis\\_data.html](http://maps.tnc.org/gis_data.html)). Границы регионов по сравнению с оригинальными экорегионами были раздвинуты примерно на 40 км для того, чтобы включить в анализ местонахождения предгорных территорий.

В границах горных регионов (Пиренеи – 319, Альпы – 620, Карпаты – 279, Кавказ – 222, Урал – 211, Алтае-Саянский регион – 264) было отобрано ~1900 местонахождений млекопитающих, датированных разными методами от ~160 до 4 тыс. л. н.

Все радиоуглеродные ( $^{14}\text{C}$ ) даты калибровались с использованием калибровочной кривой Intcal13 программы OxCal 4.3 (Ramsey, Lee, 2013; Reimer *et al.*, 2013). В интервале 50...~5 тыс. л. н. была использована шкала времени, шаг которой нелинейно и положительно зависел от среднеквадратического отклонения дат (Royer *et al.*, 2016; Puzachenko, Markova, 2019). Все данные о встречаемости млекопитающих были агрегированы по 30 интервалам шкалы. Для местонахождений, датированных концом MIS6–началом MIS3, использовали шкалу с 7 интервалами: ко-

нец MIS3–начало MIS4 (~57 тыс. л. н.), MIS4 (до ~71 тыс. л. н.), MIS5a (82–71 тыс. л. н.), MIS5b–5c (~105–82 тыс. л. н.), MIS6d (~110–105 тыс. л. н.), MIS5e (~130–110 тыс. л. н.), вторая половина MIS6 (~150–130 тыс. л. н.). При выделении интервалов ориентировались на ряд LR04 относительного содержания  $\delta^{18}\text{O}$  в морских донных отложениях (Lisiecki, Raymo, 2005). Для разных регионов число интервалов шкалы для стадий MIS5–MIS4 незначительно различалось в зависимости от объема и характера исходных данных.

Для оценки параметров биологического разнообразия данные агрегировали по интервалам, соответствующим изотопным стадиям MIS5, MIS4, MIS3, MIS2 и MIS1. Для характеристики биологического разнообразия использовали индекс доминирования ( $D$ )

$$D = \sum_i (n_i/N)^2 \quad (0 < D < 1)$$

и энтропию Шеннона ( $H$ )

$$H = -\sum_i (n_i/N) \ln(n_i/N),$$

где  $n_i$  – число местонахождений вида  $i$ , а  $N$  – общее число местонахождений. С практической и теоретической точек зрения важна мера внутренней организованности системы или избыточность (redundancy) (Foerster, 1960; Пузаченко, 2016, 2017). Индекс организованности ( $R$ ) рассчитывался по формуле

$$R = 1 - H/\ln\text{NSP},$$

где NSP – число видов (number of species). Для сравнения таксономического богатства на разных изотопных стадиях использовали модификацию индекса “оборота видов” (species turnover) Вильсона и Шмида ( $\beta_i$ ):

$$\beta_i = (g + l)/2\alpha(n - 1),$$

где  $g$  – прирост числа обнаруженных таксонов между последовательными по времени стадиями MIS,  $l$  – число необнаруженных таксонов,  $\alpha$  – среднее число таксонов для всех MIS,  $n$  – число сравниваемых MIS (Mourelle, Ezcurra, 1997).

В качестве еще одного инструмента исследования структуры таксономического разнообразия использовались модели ранговых распределений (Левич, 1978; Пузаченко Ю.Г., 2013, 2016)). Упорядоченные по убыванию распределения частот встречаемости местонахождений с разными таксонами для MIS5, MIS4, MIS3, MIS2 и MIS1 сравнивались с тремя типами модельных ранговых распределений – Гиббса–Мотомуры (GM), Ципфа и Ципфа–Мандельброта (Z, ZM):

$$(GM) p(r) = \exp(\lambda + \beta r),$$

где  $p(r)$  – частота встречаемости местонахождений вида с рангом  $r$  (у наиболее часто встречаемого вида  $r = 1$ ),  $\lambda$  и  $\beta$  – параметры модели; (Z)  $p(r) =$

$= \exp(\lambda + \beta \ln(r))$ , (ZM)  $p(r) = \exp(\lambda + \beta \ln(r + d))$ , где  $d$  – дополнительный параметр, предложенный Б. Мандельбротом в 1954 г. (Мандельброт, 1973).

В экологической интерпретации разные типы распределений отражают доминирование определенных типов отношений между видами и ресурсами в сообществе. В случае распределения типа GM эти отношения носят характер линейной зависимости, в случае распределений типов Z и ZM – логарифмической зависимости. Удовлетворительное описание наблюдаемого распределения модельным распределением указывает на то, что исследуемая система находится в равновесном состоянии.

Ю.Г. Пузаченко (Пузаченко, 2016) предложил модификации рассмотренных моделей, допуская, что продолжительность существования вида в сообществе может быть пропорциональна (с разным знаком) его рангу. Мы предварительно рассмотрели соответствующие модификации распределений и выяснили, что часто модификация распределения ZM

$$\text{ZMst: } p(r) = \exp\{\lambda + \ln(r + d)[c + \beta \ln(r + d)]\}$$

давала наилучший результат аппроксимации. Данное распределение соответствует стационарному состоянию системы.

Мы используем только параметр  $-\beta$ , который в термодинамической интерпретации сообщества обратно пропорционален температуре (Булгаков, Левич, 2005; Пузаченко Ю.Г., 2013, 2016). Чем меньше абсолютное значение  $\beta$  (выше температура), тем менее выражен вклад в ранговое распределение таксона первого ранга и выше вклад обычных и редких таксонов (распределение более пологое). Значение  $\beta$  зависит от типа распределения: в случае линейной связи таксон–ресурс (распределение GM)  $\beta$  обычно меньше, чем при нелинейной связи (распределения Z и ZM).

Метод построения многомерной модели динамики фаунистических комплексов был подробно описан ранее (Puzachenko, Markova, 2014, 2016, 2019). Для “нормализации” частот использовали арксинусное преобразование (Sokal, Rohlf, 1995), для сравнения фаун разного возраста – индекс Брэя–Кертиса (Bray, Curtis, 1957; Ricotta, Podani, 2017). Матрица индексов Брэя–Кертиса обрабатывалась методом неметрического многомерного шкалирования (Davison, 1983). Размерность (число координат) моделей варьировала от 2 до 3 для разных регионов (в тексте они обозначены как BC1, BC2 и BC3). Для координат моделей определяли меру организации, которая в данном случае рассчитывалась по формуле

$$R = 1 - \sum_{d,i} H_{d,i} / d \log_2 k,$$

где  $d$  – число координат модели (размерность),  $H_{d,i}$  (бит) – энтропия распределения значений координаты  $d$ ,  $k$  – число градаций значений координат моделей при построении распределений ( $k = 1 + \log_2 N$ , где  $N$  – число интервалов шкалы).

На основе координат моделей можно построить ранговое распределение интервалов шкалы времени. С использованием значений координат методом дихотомической классификации интервалы разбивали на 2, 4, 8 и 16 групп. Для каждого из 4 уровней классификации ( $L$ ) определяли энтропию ( $H_L$ ). Затем определяли коэффициент ( $d$ ) линейной регрессии:  $H_L = dL$  ( $0 < d \leq 0$ ). Отметим, что  $d$  – частный случай обобщенной фрактальной размерности Реньи (Божкин, Паршин, 2001; Шрёдер, 2001), называется информационной размерностью.

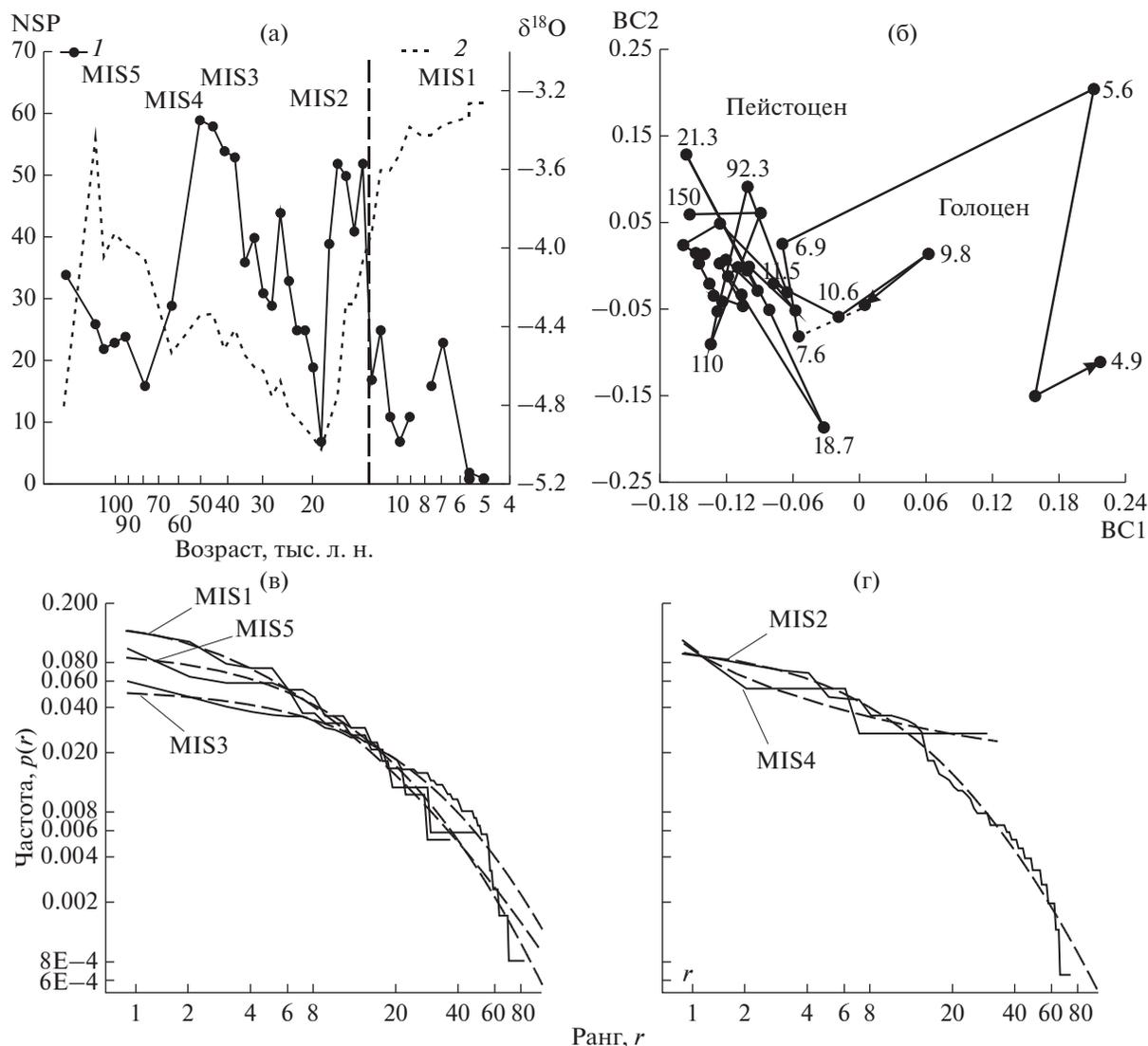
Для статистической обработки данных использовали программные продукты STATISTICA v. 8.0 (StatSoft, Tulsa, OK, USA), PAST v. 3.12 (Hammer *et al.*, 2001) и NCSS 12 Statistical Software (ncss.com/software/ncss).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

*Пиренейский регион.* Горная система Пиренеев со средней высотой ~2500 м расположена на границе континентальной Европы и Пиренейского п-ова. Горное оледенение присутствует и в настоящее время (Serrat, Ventura, 1993), а в холодные периоды позднего плейстоцена оно было более обширным.

В конце MIS6 и MIS5 в регионе наблюдалось снижение таксономического богатства млекопитающих (рис. 1а). Минимальное значение NSP отмечено в конце MIS5. Тем не менее общее число видов в MIS5 было заметно больше, чем на следующей за ней холодной стадии MIS4 (табл. 1). Конец MIS5 и MIS4, по-видимому, был наименее благоприятным периодом для млекопитающих региона, когда их разнообразие составляло 16–29 таксонов. В первой половине MIS3 (50–38 тыс. л. н.) произошел резкий подъем разнообразия, а NSP варьировало от 40 до 59 видов. Во второй половине MIS3 произошло уменьшение видового разнообразия до ~30 таксонов к началу MIS2. На протяжении следующей экстремально холодной стадии MIS2 видовое богатство вначале снижалось вплоть до максимума вюрма (~20–19 тыс. л. н., 7–19 видов), а затем резко возросло к 16 тыс. л. н. и составляло 39–52 видов практически до конца плейстоцена. Для этой стадии отмечено 73 таксона млекопитающих.

Модель эволюционной динамики фаунистического пиренейского комплекса млекопитающих состоит из двух координат (рис. 1б). В позднем плейстоцене в динамике комплекса преобладали квазициклические колебания, что отражает



**Рис. 1.** Эволюционная динамика комплекса млекопитающих Пиренейского региона. а – динамика видового богатства (1 – NSP, 2 – климатическая переменная  $\delta^{18}O$ ); б – эволюционная траектория комплекса в пространстве координат модели (BC1 и BC2), числа на графике – возраст тыс. л. н.; в, г – ранговые распределения комплексов млекопитающих для разных морских изотопных стадий (MIS) и их аппроксимации (штриховые кривые); для рис. 1–6.

стационарность эволюционного процесса в целом. Переход комплекса из состояния в плейстоцене к состоянию в голоцене маркируется смещением точек на графике вдоль координаты BC1 между ~10.6–9.8 тыс. л. н. Первая координата модели (BC1) положительно коррелирует с  $\delta^{18}O$  и отрицательно с NSP (табл. 2). Вторая координата (BC2) демонстрирует нелинейную (параболическую) зависимость с видовым богатством ( $r = 0.63, p < 0.01$ ).

Значения параметров биологического разнообразия региона для разных изотопных стадий приведены в табл. 1. Максимум разнообразия ( $H$ ) был достигнут в мегаинтерстадиале MIS3, а минимум – в стадиале MIS4 (Transitional Phase ~74–

66 тыс. л. н. и First Glacial Maximum ~66–59 тыс. л. н. (Davies *et al.*, 2003)) и в голоцене. NSP ожидаемо сильно коррелирует с  $H$  ( $r = 0.92, p = 0.02$ ). Максимум меры организации  $R$  был определен для максимума вюрмского оледенения (MIS2), а минимум – для MIS4. Минимум индекса  $D$  был получен для MIS3, а максимум – в голоцене.

Распределения ZMst наиболее точно воспроизводят наблюдаемые распределения местонахождений разных видов (рис. 1в, г). На уровне тенденции абсолютное значение  $\beta$  положительно коррелирует с видовым богатством ( $r = 0.81, p = 0.09$ ). Минимальные значения  $\beta$  получены для комплекса MIS4, ранговое распределение которого наиболее пологое (наиболее “горячее”), и

Таблица 1. Параметры разнообразия палеокомплексов млекопитающих

Изотопная стадия	NSP	$D$	$H$ , nit	$R$	Тип распределения	$ \beta $
Пиренейский регион						
MIS1	36	0.059	3.14	0.12	ZMst*	0.202
MIS2	73	0.042	3.57	0.17	ZMst	0.289
MIS3	82	0.025	3.95	0.10	ZMst	0.400
MIS4	29	0.043	3.24	0.03	ZMst	0.038
MIS5	48	0.042	3.46	0.11	ZMst	0.345
Альпийский регион						
MIS1	64	0.035	3.67	0.12	ZMst	0.168
MIS2	101	0.026	3.94	0.15	ZMst	0.373
MIS3	102	0.031	3.88	0.16	ZMst	0.199
MIS4	54	0.031	3.70	0.07	ZMst	0.201
MIS5	102	0.024	4.09	0.12	ZMst	0.112
Карпатский регион						
MIS1	39	0.046	3.34	0.09	ZMst	0.205
MIS2	83	0.035	3.78	0.14	ZM	1.339
MIS3	105	0.020	4.18	0.10	ZM	1.797
MIS4	15	0.080	2.62	0.03	ZMst	0.629
MIS5	57	0.027	3.80	0.06	ZMst	0.553
Кавказский регион						
MIS1	71	0.031	3.83	0.11	ZM	0.983
MIS2	71	0.034	3.67	0.14	ZMst	1.675
MIS3	87	0.029	3.87	0.13	ZMst	0.359
MIS4	46	0.030	3.65	0.05	ZMst	0.049
MIS5	43	0.036	3.55	0.06	ZMst	0.079
Уральский регион						
MIS1	84	0.023	3.99	0.10	GM	0.040
MIS2	78	0.026	3.85	0.12	GM	0.045
MIS3	74	0.026	3.87	0.10	GM	0.048
MIS4	53	0.027	3.78	0.05	GM	0.046
MIS5	70	0.020	4.07	0.04	ZMst	0.078
Алтае-Саянский регион						
MIS1	53	0.051	3.37	0.15	ZMst	0.179
MIS2	65	0.035	3.63	0.13	GM	0.071
MIS3	88	0.022	3.98	0.11	GM	0.038
MIS4	71	0.020	4.05	0.05	GM	0.034
MIS5	74	0.017	4.01	0.05	GM	0.027

Примечание. NSP – число таксонов,  $|\beta|$  – параметр рангового распределения. \* – st означает, что распределение не соответствует гипотезе равновесия, а в большей мере согласуется с гипотезой стационарности системы.

для максимума последнего оледенения MIS2. Низкое значение  $\beta$  также характеризует голоценовый комплекс млекопитающих.  $\beta$  коррелирует с  $D$  ( $r = -0.52, p = 0.36$ ) и  $R$  ( $r = 0.63, p = 0.26$ ). Модели для MIS3 и MIS2 плохо описывают “хвосты” эмпирических ранговых распределений. Это может

свидетельствовать о неполноте палеонтологической летописи и/или о более высокой вероятности вымирания редких видов по сравнению с обычными и многочисленными.

*Альпийский регион.* Альпы – крупнейший горный массив, полностью находящийся на террито-

**Таблица 2.** Коэффициенты корреляции Спирмена ( $r$ ) координат моделей динамики структуры комплексов млекопитающих горных регионов с переменной глобального климата  $\delta^{18}\text{O}$  и числом таксонов (NSP)

Координата модели	$\delta^{18}\text{O}$ , ‰		NSP	
	$r$	$t, p^*$	$r$	$t, p$
Пиренейский регион				
BC1	0.56	3.98, 0.0003	-0.79	-7.48, <0.0001
BC2	-0.07	—	0.42	2.73, 0.009
Альпийский регион				
BC1	0.44	3.1, <0.004	-0.62	-4.9, <0.0001
BC2	-0.56	4.12, 0.0002	-0.19	—
Карпатский регион				
BC1	0.09	—	-0.64	-4.69, <0.0001
BC2	-0.61	-4.31, 0.0002	-0.20	—
Кавказский регион				
BC1	-0.08	—	-0.50	-3.4, 0.002
BC2	-0.48	-3.2, 0.003	-0.44	-2.8, 0.008
BC3	-0.05	—	0.34	—
Уральский регион				
BC1	0.60	4.3, 0.0001	0.14	—
BC2	0.01	—	0.71	5.8, <0.0001
Алтае-Саянский регион				
BC1	0.39	—	-0.82	-9.0, <0.0001
BC2	-0.53	3.9, 0.0004	-0.13	—

Примечание. \* –  $t$ -критерий;  $p$  – статистическая значимость  $r$ .

рии Европы. Средняя высота гор ~2500 м. Современное оледенение представлено многочисленными горными ледниками (Serrat, Ventura, 1993). В риссе, возможно, было распространено покровное оледенение; в вюрме площадь, занятая льдом, была несколько меньше (Glückert, 1974), а активная деградация ледников началась уже после 23 тыс. л. н. (Monegato *et al.*, 2017). NSP в рисс-вюрмское межледниковье (MIS5e) было ненамного выше (74 таксона), чем в конце MIS6 (67 таксонов) (рис. 2а). NSP на рубеже MIS5 и MIS4 резко возросло до 85 таксонов. Похолодание MIS4 послужило причиной примерно двукратного снижения видового богатства (рис. 2а, табл. 1). Разнообразие фауны в течение последующего мегаинтерстадиала MIS3 примерно соответствовало таковому в рисс-вюрмское межледниковье (табл. 1). В течение MIS3 региональная фауна постепенно беднела, но существенное снижение NSP совпало с границей MIS2. В максимум вюрмского оледенения (MIS2), ~26–17 тыс. л. н., NSP варьировало от 63 до 18. В послеледниковье NSP стабилизировалось на уровне 64–60 таксонов. Катастрофическое снижение разнообразия произошло после потепления Бёллинга и Аллерёда и продолжилось в пребореале и бореале голоцена.

Максимальное значение  $H$  было отмечено в MIS5, а минимальные – в MIS4 и MIS1 (табл. 1).  $H$  отрицательно коррелирует с  $D$  ( $r = -0.92$ ,  $p = 0.029$ ) и положительно – с NSP ( $r = 0.87$ ,  $p = 0.05$ ). Максимальное значение  $R$  характерно для стадий MIS3 и MIS2.  $R$  коррелирует с NSP ( $r = -0.83$ ,  $p = 0.08$ ). Все ранговые распределения встречаемости местонахождений относятся к одному и тому же типу (табл. 1). При этом все модели, кроме модели для MIS4, неудовлетворительно описывают “хвосты” распределений из редких видов (рис. 2в, г).

Модель динамики альпийского комплекса, как и пиренейского, имела две координаты (рис. 2б). Начало трансформации альпийского комплекса на рубеже плейстоцена и голоцена в Альпах произошло примерно в то же время, что на Пиренеях ~10.6–9.8 тыс. л. н. В целом в эволюционной динамике комплекса преобладали квазициклические колебания. На этом фоне произошло несколько “выбросов”, наибольший из которых сопоставляется с климатическим минимумом вюрма (~19 тыс. л. н.). Аналогичный “выброс” отмечен и в динамике пиренейского комплекса (рис. 1б). На рис. 1б и 2б видно, что разброс точек для пиренейского комплекса больше, чем для альпийского. Эти различия в геометрии отражаются

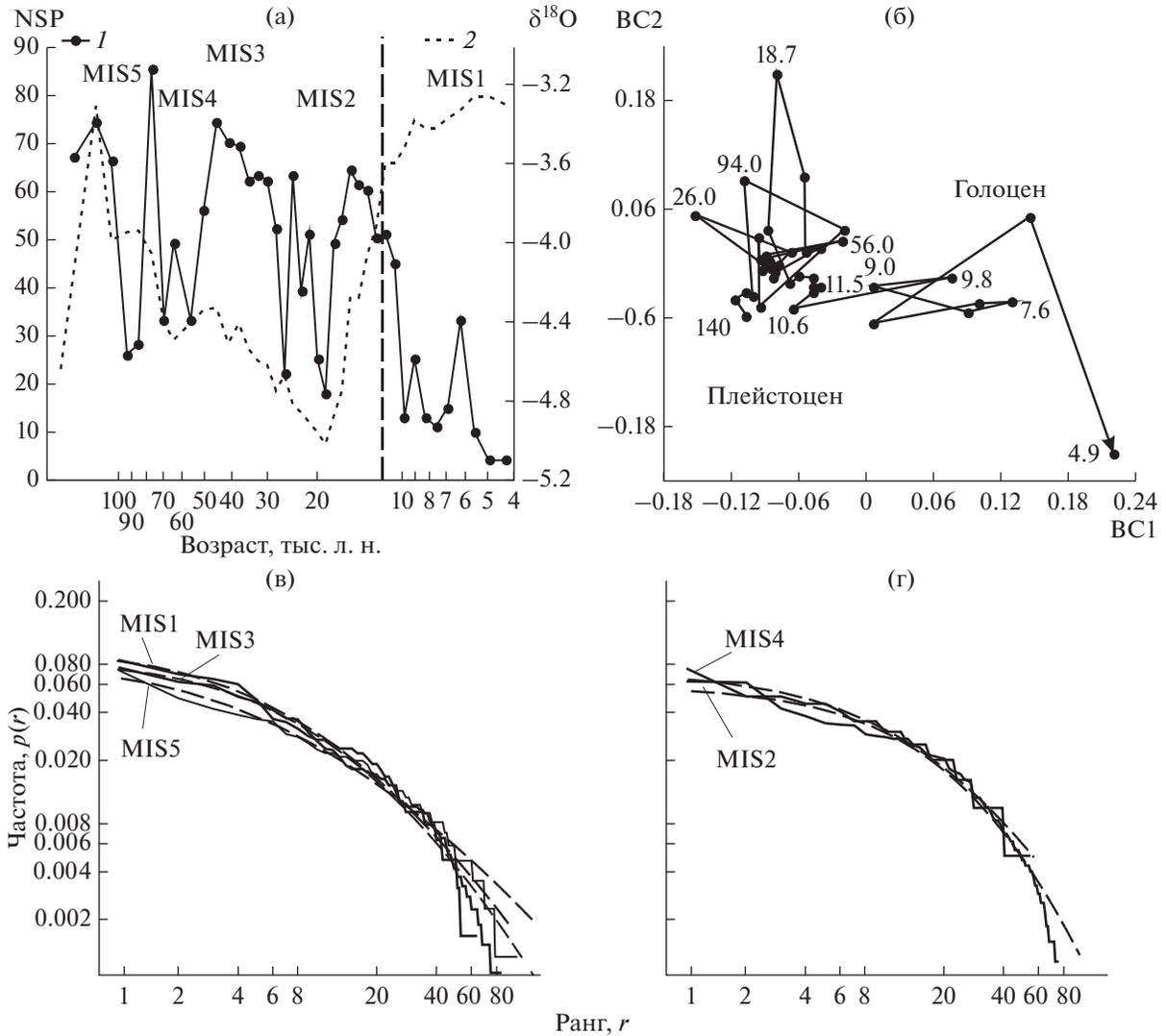


Рис. 2. Эволюционная динамика комплекса млекопитающих Альпийского региона.

на информационной размерности  $d$ , которая заметно ниже в случае альпийского комплекса (табл. 3).

**Карпатский регион.** Карпатский горный массив расположен к северо-востоку от Альп и простирается в широтно-меридиональном направлении в виде дуги, обрамляя Среднеевропейскую низменность. Высота гор 800–1200 м. В плейстоцене горные оледенения охватывали только небольшие по площади наиболее высокие участки массива. По сравнению с альпийскими ледники Карпат в позднем плейстоцене были развиты очень слабо (Zasadni, Kłaputa, 2014).

В динамике комплекса четко выделяются периоды с низким (MIS3, первая половина MIS2) и высоким видовым богатством (MIS5, MIS4, вторая половина MIS2) (рис. 3а). В конце MIS6—начале MIS5 отмечено всего 11 таксонов. В рисс-

вюрмское межледниковье и в целом в течение всей стадии MIS5 видовое богатство положительно коррелирует с  $\delta^{18}\text{O}$ . Общее число видов, обнаруженных на стадии MIS5, приближалось к 60, в

Таблица 3. Параметры разнообразия эволюционной динамики комплексов млекопитающих горных регионов

Регион	Информационная размерность	Организация, $R$
Пиренеи	0.721	0.32
Альпийский	0.697	0.49
Карпатский	0.625	0.35
Кавказский	0.781	0.29
Уральский	0.861	0.32
Алтае-Саянский	0.723	0.39

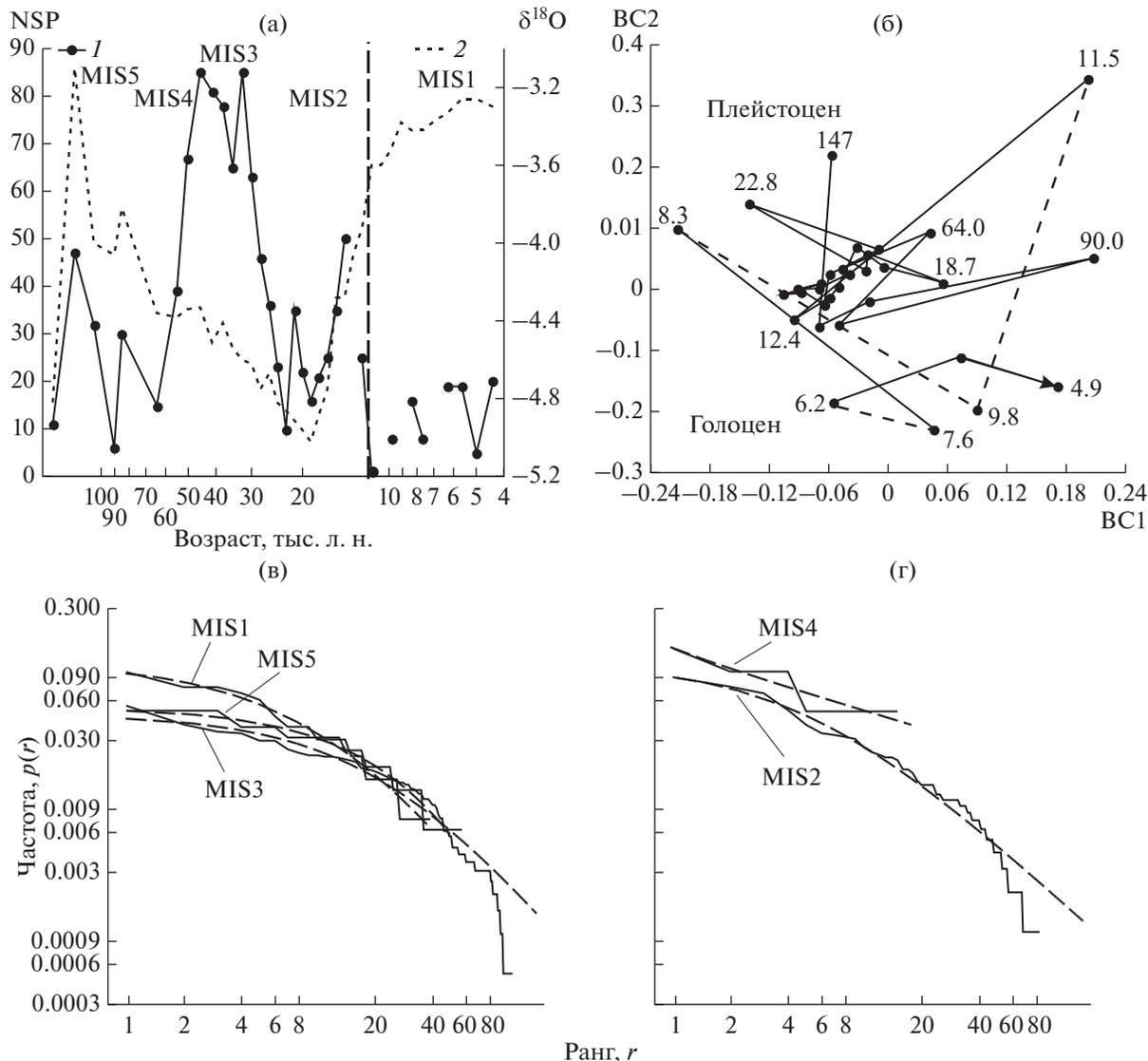


Рис. 3. Эволюционная динамика комплекса млекопитающих Карпатского региона.

том числе в MIS5a NSP варьировало от 6 до 30. С похолоданием MIS4 связано уменьшение разнообразия до 15 таксонов. MIS3 характеризовалась экстремально высоким уровнем видового богатства (63–85 видов), а их общее число для MIS3 достигло 110. Резкое снижение разнообразия совпало с первой половиной MIS2 (~28–18.7 тыс. л. н.), когда число видов варьировало от 46 до 10. В последниковые видовое богатство восстановилось до ~50 таксонов. После потепления Бёллинга–Аллера в палеонтологической летописи региона появляются более-менее значительные лакуны. На основании имеющихся данных можно только предполагать резкое снижение разнообразия фауны на границе плейстоцена и голоцена (рис. 3а).

Максимум *H* для этого региона наблюдается для MIS3, а минимумы – для MIS4 и MIS1 (табл. 1).

*H* отрицательно коррелирует с *D* ( $r = -0.99, p = 0.002$ ) и положительно – с NSP ( $r = 0.94, p = 0.02$ ); *D* изменяется от 0.02 (MIS3) до 0.035 (MIS2). Возможно, более высокое значение *D* для MIS1 – артефакт недостатка данных.  $R \leq 0.1$ , а его максимальное значение относится к стадии MIS2. *R* коррелирует (на уровне тенденции) с NSP ( $r = 0.74, p = 0.15$ ), *D* ( $r = -0.62, p = 0.27$ ) и *H* ( $r = 0.66, p = 0.22$ ).

Ранговые распределения встречаемости таксонов соответствуют моделям ZMst (MIS5, MIS4, MIS1) и ZM (MIS3, MIS2). Последние две модели неудовлетворительно описывают “хвост” распределений из редких видов (рис. 3в, г).  $\beta$  коррелирует с NSP ( $r = 0.77, p = 0.12$ ), *H* ( $r = 0.85, p = 0.06$ ) и *D* ( $r = -0.85, p = 0.07$ ).

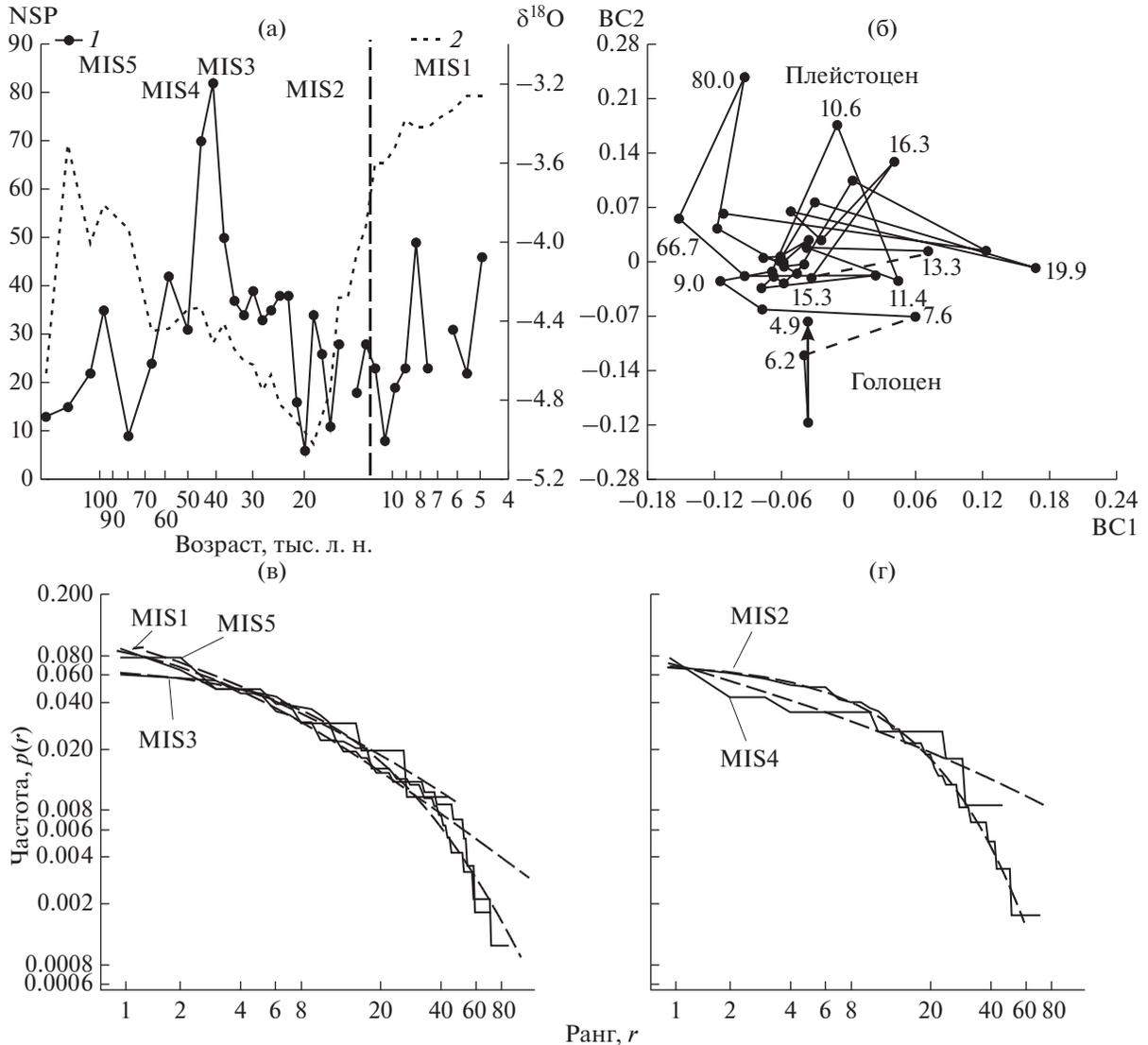


Рис. 4. Эволюционная динамика комплекса млекопитающих Кавказского региона.

Одна из двух координат модели эволюции данного фаунистического комплекса BC1 не коррелирует с  $\delta^{18}O$ , а коррелирует только с NSP (табл. 2). Координата BC2 отрицательно коррелирует с климатической переменной и не связана с числом таксонов. График эволюции комплекса (рис. 4б) характеризуется плотным расположением точек, на фоне которого выделяются выбросы, связанные с резкими уменьшениями NSP. Соответственно, информационная размерность в этом случае была ниже, чем в случае моделей альпийского и пиренейского комплексов (табл. 3).

**Кавказский регион.** Горная система Кавказа расположена на географической границе Европы и Азии и включает в себя две горные подсистемы Большого и Малого Кавказа. Большой Кавказ относится к регионам с развитым современным

оледенением (Kotlyakov *et al.*, 1993). В плейстоцене развитие ледников, по-видимому, несильно отличалось от современного уровня (Керимов, 2008; Магомедова, 2009). Начало среднего плейстоцена (~100–70 тыс. л. н.) на Кавказе совпало с пиком вулканической активности (Чернышев и др., 2008).

По имеющимся данным последнее плейстоценовое межледниковье не отразилось на таксономическом богатстве млекопитающих Кавказа. Число видов, которые датируются подстадией MIS5e, составляет ~15, в то время как в середине предшествующей стадии MIS6 зафиксировано 16 видов. Несколько позже (MIS5c) число видов возрастает до 35, а к концу MIS5 уменьшается до 9 (рис. 4а). Всего на стадии MIS5 отмечено 43 вида млекопитающих (табл. 1). Видовое богатство

MIS4 осталось примерно таким же, как и на предыдущей изотопной стадии. Максимального видового богатства (50–80 видов) фаунистический комплекс Кавказа достиг на относительно коротком интервале времени в первой половине MIS3 (~45–38 тыс. л. н.). Во второй половине MIS3 и в начале MIS2 NSP составил 33–39, а во второй половине MIS2 – 34–10 таксонов.

Все изотопные стадии характеризуются близкими значениями  $H$  (табл. 1).  $H$  коррелирует с NSP ( $r = 0.88, p = 0.05$ ),  $D$  ( $r = -0.77, p = 0.12$ ) и  $R$  ( $r = 0.64, p = 0.24$ );  $D = 0.03-0.036$ . Значения  $R$  для MIS5–MIS4 примерно в 2 раза меньше таковых на стадиях MIS3–MIS1. Ранговые распределения соответствуют в основном модели ZMst, а в случае MIS1 – ZM (табл. 1, рис. 4в, г). Вероятно, это может быть связано с относительно медленной трансформацией фауны млекопитающих Кавказа в голоцене (до периода интенсивного антропогенного воздействия). Отметим, что ZM-модель для MIS1 недостаточно хорошо описывает “хвост” рангового распределения.

Эволюция кавказского комплекса описывается в рамках трехмерной модели (табл. 2). Ни одна из трех координат не демонстрирует сильной корреляции ни с климатической переменной, ни с числом таксонов. При этом первая координата отрицательно коррелирует с частотами встречаемости снежной полевки, сурка, кустарниковой полевки, серого хомячка и других видов, и положительно – с более теплолюбивыми видами (благородный олень, кабан, косуля). Вторая координата воспроизводит частоту встречаемости местонахождений с выдрой, водяной полевкой, обыкновенной полевкой и другими видами, а третья – с сайгой, волком, леопардом, кударским медведем и др. В проекции модели на координаты BC1 и BC2 (рис. 4б) имеются “выбросы”, маркирующие наиболее низкие значения NSP. По сравнению с уже рассмотренными нами моделями график на рис. 4б выглядит более “рыхлым”, и это соответствует высокой амплитуде колебаний NSP на рис. 4а. Следовательно, информационная размерность (рассчитывалась по всем трем координатам) здесь выше, чем в моделях эволюции горных комплексов Европы (табл. 3).

**Уральский регион.** Уральская горная система – относительно узкая (~150 км) полоса на географической границе Европы и Азии протяженностью ~2500 км. Незначительное современное оледенение обнаружено на Полярном, Приполярном и Северном Урале (Kotlyakov *et al.*, 1993). По разным моделям оледенение среднепозднего плейстоцена на Полярном и Приполярном Урале было преимущественно горным (Шейнкман, Плюсин, 2015) или было, наоборот, преимущественно покровным предгорным шельфового происхождения, а в максимум сарганского оледенения (~20 тыс. л. н.)

на всем протяжении горной системы покровное оледенение отсутствовало (Svendsen *et al.*, 2004; Астахов и др., 2015).

Характерная особенность эволюции уральского комплекса млекопитающих – отсутствие периодов с четко выраженными максимумами и минимумами NSP (табл. 1, рис. 5а). Только в течение MIS4 таксономическое богатство несколько уменьшалось по сравнению с таковым в другие изотопные стадии, включая MIS1. Местонахождения региона, датируемые казанцевским межледниковьем (MIS5e), содержат очень разнообразную в экологическом отношении фауну (Fadeeva *et al.*, 2017; Фадеева и др., 2019). В MIS4 видовое богатство несколько уменьшается (табл. 5). Мегаинтерстадиал MIS3 не выделяется по значениям NSP. Внутри этой стадии число таксонов колебалось от 55 (~45.2 тыс. л. н.) до 32 (~37.7 тыс. л. н.). Видовое богатство комплекса в MIS2 оставалось в целом столь же высоким. Локально ~24–22 тыс. л. н. оно составляло 27–14 видов. Потепление в конце MIS2 и переход к климатической ситуации голоцена практически не отразились на видовом богатстве. Более того, в пребореале голоцена (~10.8 тыс. л. н.) NSP возросло до 71 вида.

Региональный максимум  $H$  был отмечен в межледниковье MIS5, а минимум – в MIS4 (табл. 1). В голоцене значение  $H$  было практически близко к максимальному.  $H$  не демонстрирует корреляции с NSP и  $R$ , но сильно отрицательно коррелирует с  $D$  ( $r = -0.98, p = 0.003$ ). Можно предположить, что для уральского комплекса рост разнообразия сопровождался увеличением полидоминантности. Это соответствует относительно невысоким значениям  $D$  (0.02–0.027). Значения  $R$  были минимальны на стадиях MIS5 и MIS4. Максимальное значение  $R$  отменено в стадиал MIS2. На уровне тенденции  $R$  демонстрирует положительную связь с NSP ( $r = 0.72, p = 0.17$ ).

В отличие от европейских и кавказского горных регионов, ранговые распределения лучше всего соответствуют GM-модели (табл. 1, рис. 5в, г). Только распределение для стадии MIS5 соответствует модели ZMst. Параметр  $\beta$  варьирует независимо от параметров  $H$ ,  $D$  и  $R$ . Его максимум наблюдается на стадии MIS5, а минимум – на стадии MIS1.

Координата BC1 в модели эволюции уральского комплекса коррелирует с  $\delta^{18}\text{O}$ , а координата BC2 – с NSP (табл. 2). На рис. 5б выделяется ряд этапов эволюционного процесса: I – MIS5 (с высокой амплитудой колебаний), II – MIS4–первая половина MIS3, III – вторая половина MIS3–MIS2 (до климатического минимума включительно), IV – вторая половина MIS2–начало MIS1, V – средний голоцен. Информационная размерность модели (0.861) максимальна по сравнению с аналогичной размерностью модели в

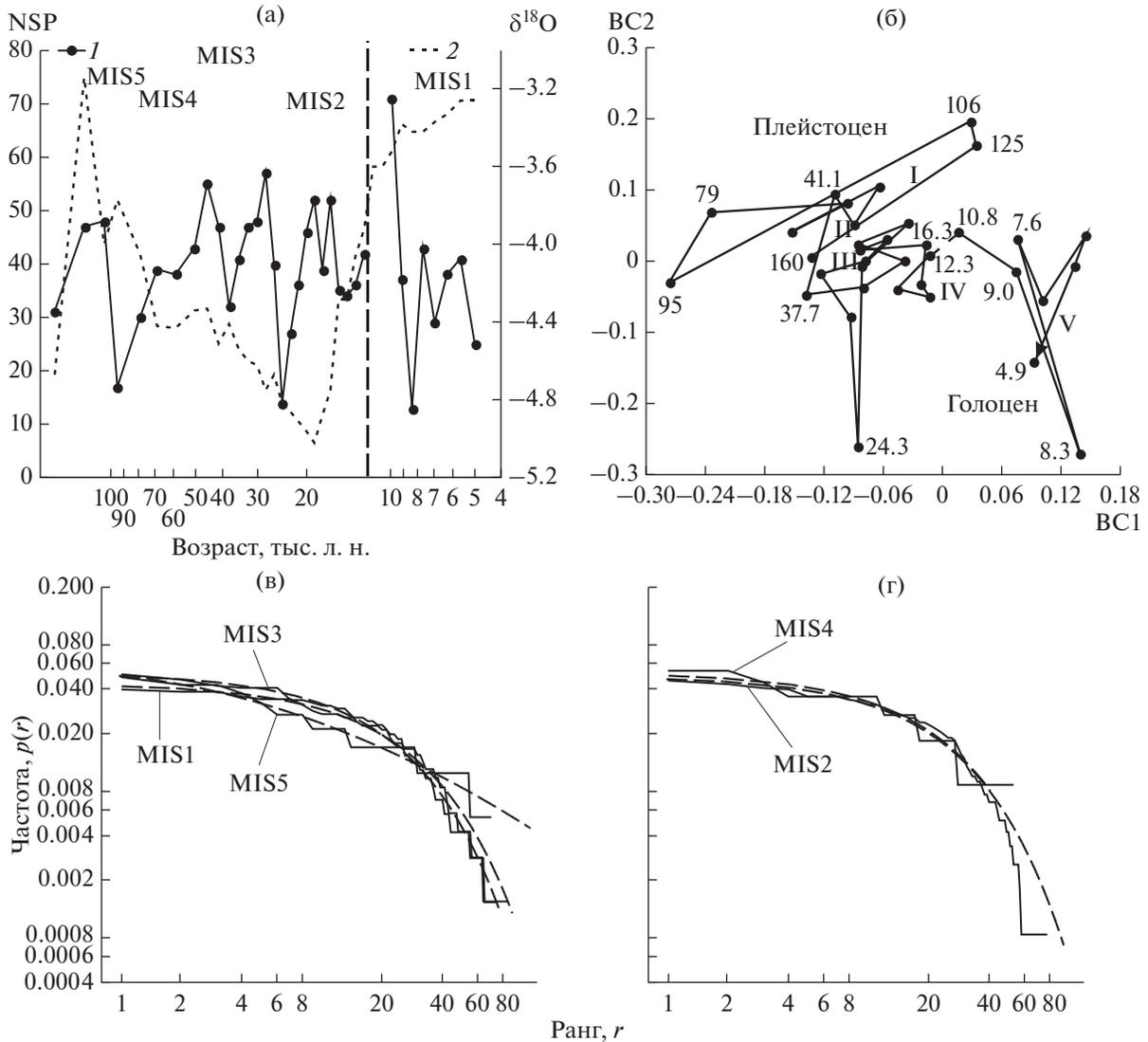


Рис. 5. Эволюционная динамика комплекса млекопитающих Уральского региона.

остальных регионах (табл. 3). Относительно высокая фрактальная размерность определяется геометрией траектории эволюции комплекса, которая занимает значительную часть координатной плоскости координат BC1 и BC2.

**Алтае-Саянский регион.** Горная система Алтай и Саян расположена на юге Сибири в центре Азиатского континента. Протяженность системы с запада на восток составляет 1600, с юга на север — 1300 км. Высоты изменяются от 500 до 4500 м. В регионе существует современное оледенение (Kotlyakov *et al.*, 1993). Состав и масштабы плейстоценовых оледенений в регионе — предмет дискуссии (Галахов и др., 2005; Окишев, 2011).

В динамике алтае-саянского комплекса прослеживается тренд на падение таксономического богатства, охватывающий стадии MIS3–MIS1

(рис. ба). Максимальное число таксонов было отмечено в мегаинтерстадиале MIS3, а минимальное — в голоцене. Палеофауна казанцевского межледниковья (MIS5e) включала в себя 68 таксонов. Высокое значение NSP сохранялось в течение MIS4–MIS3. На стадии MIS2 разнообразие заметно сокращалось, и эта тенденция к потере разнообразия сохранялась до голоцена. Особенно резкое снижение видового богатства произошло на рубеже плейстоцена и голоцена.

В соответствии с динамикой NSP изменяется  $H$  (табл. 1) ( $r = 0.82$ ,  $p = 0.09$ ); минимальное значение  $H$  было отмечено для голоцена,  $H > 4$  — для MIS5 и MIS4.  $H$  отрицательно коррелирует с  $D$  ( $r = -0.99$ ,  $p = 0.002$ ) и  $R$  ( $r = -0.87$ ,  $p = 0.05$ ). Значения  $D$  возрастают от MIS5 к MIS1.  $R$  принимает

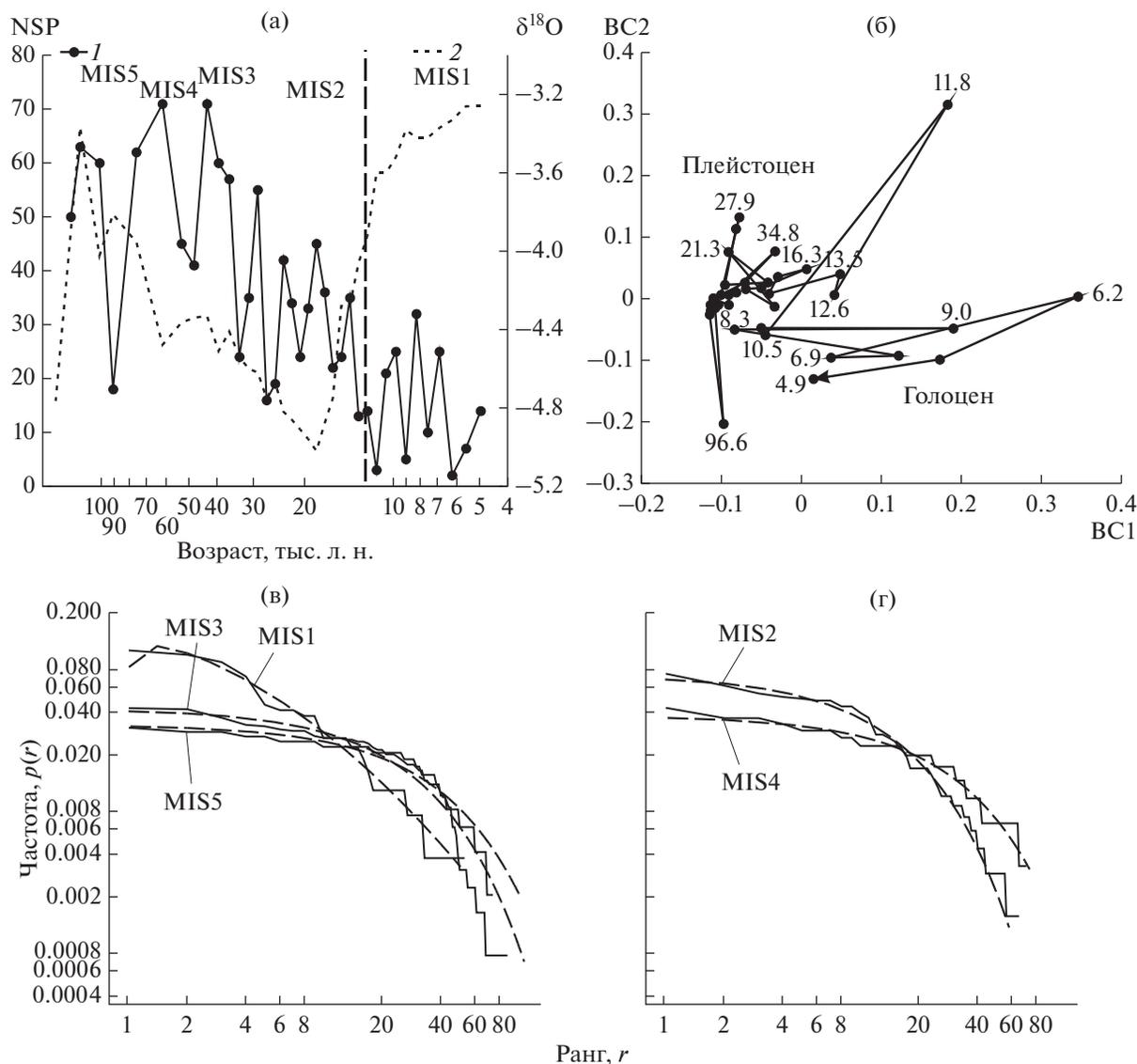


Рис. 6. Эволюционная динамика комплекса млекопитающих Алтае-Саянского региона.

крайне низкие значения в первой половине позднего плейстоцена, а затем растет от MIS3 к MIS1.

Для всех изотопных стадий, кроме MIS1, ранговые распределения местонахождений разных таксонов соответствуют GM-модели (табл. 1, рис. 6в, г). Для рангового распределения MIS1 наиболее адекватна модель ZM, что, возможно, отражает смену характера доминирующих отношений вид-среда в голоцене. Отметим, что модель GM, будучи наилучшей по статистическим критериям, не воспроизводит “хвосты” ранговых распределений стадий MIS5–MIS3 (рис. 6в). Значения  $\beta$  ранговых распределений демонстрируют высокую корреляцию со значениями  $D$  ( $r = 0.97, p = 0.006$ ) и  $H$  ( $r = -0.94, p = 0.02$ ). На уровне тенденции  $\beta$  положительно связан с  $R$  ( $r = 0.78, p = 0.12$ ).

Эволюция алтае-саянского комплекса млекопитающих воспроизводится двумя координатами модели. Координата BC1 коррелирует только с параметром NSP (табл. 2, рис. 6б). Координата BC1 отрицательно коррелирует с  $\delta^{18}O$ . На графике рис. 6б отражены радикальные изменения, произошедшие с комплексом при переходе от плейстоцена к голоцену 13.5–8.3 тыс. л. н. Информационная размерность для данной модели оказывается близкой к значениям этого параметра для фаунистического комплекса Пиреней (табл. 3).

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ параметров биологического разнообразия исследованных фаунистических комплек-

сов горных регионов обнаруживает свойства их эволюции, инвариантные относительно специфических региональных особенностей – состава фаун и истории их формирования. Первая и самая очевидная особенность горных комплексов состоит в сосуществовании на относительно ограниченной территории таксонов из разных экологических групп. Высокое разнообразие потенциальных экологических ниш обеспечивало поддержание высокого таксономического богатства на фоне существенных флуктуаций глобального климата позднего плейстоцена. Высокое таксономическое разнообразие – условие функциональной “избыточности” в сообществах млекопитающих второй половины позднего плейстоцена. В частности, на фактических данных об изотопном ( $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ ) составе костных тканей млекопитающих основана гипотеза функциональной экологической избыточности экосистем “мамонтной степи” (resilient system model) (Schwartz-Narbonne *et al.*, 2019). В рамках этой модели механизм гомеостаза на экосистемном уровне осуществляется за счет широкого перекрытия пищевых ниш видов, что могло обеспечивать поддержание устойчивости функционирования позднплейстоценовых экосистем в случае исключения (вымирания, эмиграции) отдельных видов за счет расширения ниш оставшихся. При этом пещерный медведь или мамонт (Kuitems *et al.*, 2019; и др.) на протяжении MIS4–первой половины MIS2 сохраняли относительно узкие и специфические пищевые ниши, в то время как бурый медведь, антилопа сайга, северный олень и лошадь могли изменять пищевую специализацию (dietary flexibility). Высокое разнообразие консументов поддерживалось, вероятно, за счет высокой продуктивности и высокой пищевой ценности продуцентов криоксерофитных экосистем.

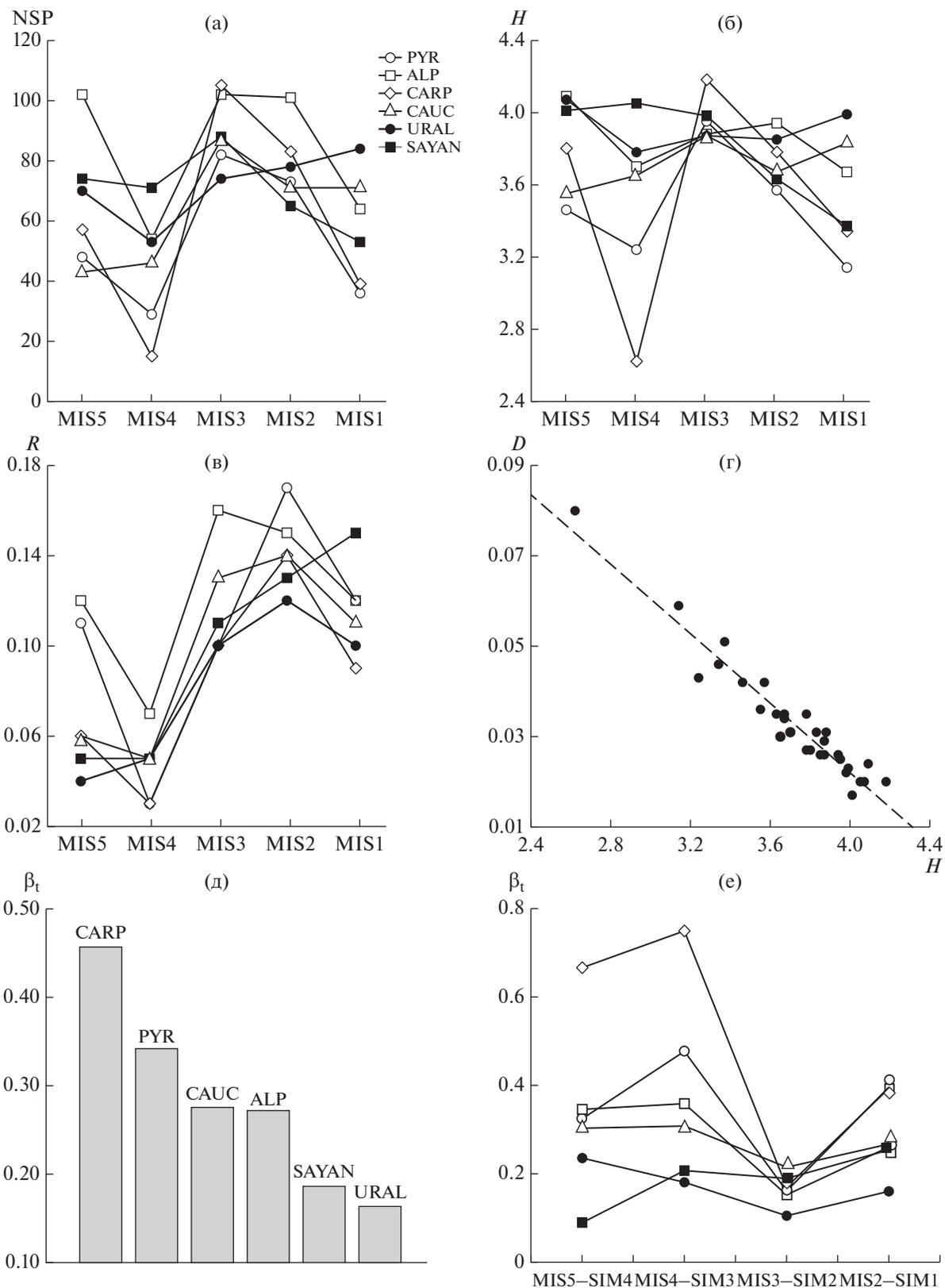
Менее очевидные общие черты в эволюции региональных фаун удалось обнаружить на основе анализа количественных параметров биологического разнообразия. Общая особенность эволюции всех комплексов состоит в том, что таксономическое богатство межледниковья MIS5e и в целом относительно теплой стадии MIS5 было не выше, а чаще даже ниже, чем в более холодный мегаинтерстадиал MIS3 (рис. 7а). Принимая во внимание резкое снижение таксономического богатства при потеплении на рубеже позднего плейстоцена и голоцена, можно сделать вывод о в целом негативном влиянии глобального потепления климата на позднплейстоценовые комплексы млекопитающих большинства из исследованных горных регионов.

Упорядоченные относительно MIS данные о NSP демонстрируют уменьшение видового богатства в MIS4. MIS4 (переходное похолодание, нижний пленигациал, средневислинский ледниковый максимум = первый максимум вислин-

ского (валдайского, ермаковского, сартанского) оледенения позднего плейстоцена (Svendsen *et al.*, 2004)) характеризовалась существенным похолоданием и ростом ледникового покрова на северо-западе Евразии, что отразилось в уменьшении NSP за счет некомпенсируемого вымирания представителей теплолюбивой фауны среднего плейстоцена. Из этого правила “выпадает” кавказский комплекс, поскольку таксономическое богатство на предшествующей стадии MIS5 было здесь еще ниже.

Стадия MIS3 в отношении разнообразия, безусловно, была наиболее благоприятным периодом в истории большинства горных фаунистических комплексов. Однако для альпийского комплекса высокое значение NSP сохранялось и на стадии MIS2, а на Среднем и Южном Урале значение NSP увеличивалось на протяжении MIS3–MIS1. В четырех из шести региональных фаун видовое богатство снижалось на стадии максимума последнего оледенения (MIS2), но нигде это снижение не было сопоставимо со снижением разнообразия в MIS4. В четырех регионах наблюдалось отчетливое снижение разнообразия при переходе к голоцену. Однако и здесь есть важные исключения – комплексы Уральского региона и Кавказа.

Мера организации – второй параметр, который демонстрирует высокую согласованность изменений в разных региональных комплексах (рис. 7в). Минимальные значения  $R$  предсказываются для модели распределения, в которой местонахождения с разными таксонами встречаются с почти равными частотами (Пузаченко А.Ю., 2013). Вследствие низкой функциональной избыточности гипотетическое сообщество млекопитающих с низким уровнем организации будет находиться в структурно-неустойчивом состоянии. Сообщество при  $R < 0.1$  относится к категории вероятностных (стохастических) систем, при  $R > \sim 0.31$  – к категории детерминированных, а промежуточные значения параметра позволяют рассматривать систему как квазидетерминированную (Бир, 1963; Крамаренко, 2005). На основе перечисленных критериев можно предположить, что региональные фаунистические комплексы на стадии MIS4 находились в неустойчивом состоянии с стохастической динамикой параметров разнообразия. На стадии MIS5 в подобном неустойчивом состоянии находились четыре комплекса (рис. 7в). Для пиренейского и альпийского комплексов в это время было установлено, что  $R > 0.1$ . Это может указывать на относительно более сложную организацию фауны данных регионов. Организованность комплексов стадии MIS3 и особенно стадии MIS2 была максимальной (исключение – Алтае-Саянский регион, где значение  $R$  в голоцене выше, чем в позднем плейстоцене). Такая динамика параметра соответствует представлениям о благоприятных условиях этих



**Рис. 7.** Сравнение эволюции комплексов млекопитающих горных регионов. а – видовое богатство (NSP); б – разнообразие ( $H$ ); в – организация ( $R$ ), г – зависимость индекса  $D$  от  $H$  ( $r = -0.97, p < 0.0001$ ); индекс оборота видов ( $\beta_t$ ) для стадий MIS5–MIS1 (д) и последовательных во времени пар стадий MIS5–MIS4, MIS4–MIS3, MIS3–MIS2, MIS2–MIS1 (е). Горные регионы: PYR – Пиренейский, ALP – Альпийский, CARP – Карпатский, CAUC – Кавказский, URAL – Уральский, SAYAN – Алтае-Саянский; для рис. 7, 8.

стадий для криоксерофильного ядра евразийских горных фаун. При интерпретации параметра  $R$  надо принять во внимание, что в отличие от равнины в горных условиях существенную “стабилизирующую” роль играет высокое разнообразие биотопов (= разнообразие потенциальных экологических ниш). Это разнообразие горных экосистем может обеспечивать условия для существования устойчивых сообществ с низким уровнем внутренней организации. Возможно, именно этот фактор для исследованных нами горных комплексов ответствен за не очень существенное снижение значения  $R$  в голоцене по сравнению с MIS4.

В отличие от  $R$  индекс разнообразия  $H$  не демонстрирует высокой согласованности изменений в разные изотопные стадии (рис. 7б). В большинстве регионов наблюдается снижение  $H$  на стадии MIS4, отражающее снижение видового богатства. В целом  $H$  изменяется прямо пропорционально логарифму  $NSP$  ( $H = 0.76 + 1.65 \lg NSP$ ,  $r = 0.91$ ,  $p < 0.0001$ ). Также  $H$  демонстрирует отрицательную корреляцию с  $D$  (рис. 7г). Это, вероятно, отражает связь роста видового богатства с увеличением полидоминантности фаунистических комплексов.

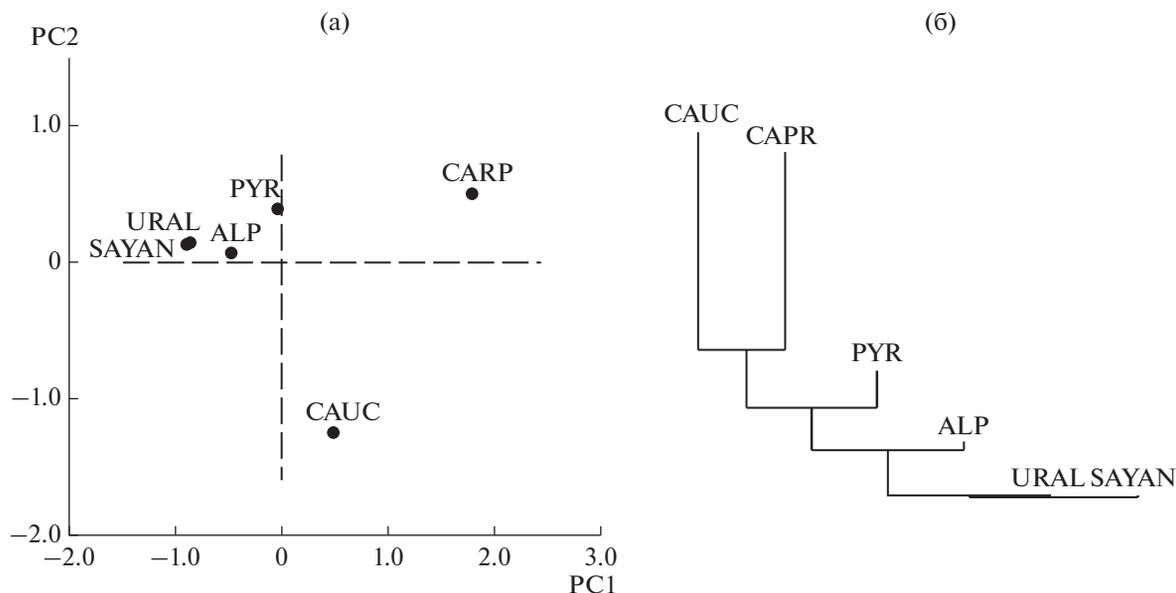
Важным фактором изменений  $NSP$  млекопитающих в позднем плейстоцене и голоцене было исчезновение ряда видов из региональных списков (в том числе обусловленное вымиранием) и появление в них новых видов. В совокупности оба процесса (оборот видов) создавали положительное или отрицательное сальдо эволюции таксономического богатства. Значения этого процесса сильно различались в разных региональных комплексах (рис. 7д). Из шести регионов максимальное значение  $\beta_t$  в позднем плейстоцене–голоцене было определено для карпатского фаунистического комплекса. На втором месте стоит пиренейский региональный комплекс. Примерно в равной мере оборот таксонов затронул региональные комплексы Альп и Кавказа. В наименьшей степени трансформировались фаунистические комплексы Урала и Алтае-Саянского региона.

Трансформации региональных фаун различались не только по масштабам, но и по неравномерному распределению во времени (рис. 7е). Из данных, приведенных в табл. 1, следует, что положительное сальдо на всем интервале MIS6–MIS1 не наблюдается ни в одном из регионов. Между стадиями MIS5 и MIS4 только кавказский и алтае-саянский комплексы сохраняют таксономическое богатство. В палеонтологической летописи Кавказа число вновь обнаруженных таксонов, датированных MIS4, было больше числа исчезнувших из нее, а в Алтае-Саянском регионе состав фаун MIS5 и MIS4 различался несущественно (минимальное значение  $\beta_t$ ). Относительно низкое значение  $\beta_t$  получено для уральского фау-

нистического комплекса в сочетании со средним значением отрицательного сальдо. Наибольшие потери, обусловленные некомпенсированным вымиранием, понесли фаунистические комплексы Карпат и Альп. Интервал MIS4–MIS3 везде характеризовался большим положительным сальдо видового богатства и ростом  $\beta_t$ , за исключением Уральского региона. При переходе от MIS3 к MIS2 практически везде наблюдалась вторая по счету, но гораздо слабее выраженная по интенсивности волна вымирания. Переход от плейстоцена к голоцену для западных горных комплексов сопровождался существенным снижением таксономического богатства при росте значения  $\beta_t$  (рис. 7е). В меньшей степени этот процесс затронул Алтае-Саянский регион и практически не отразился на видовом богатстве кавказского фаунистического комплекса. Уральский регион сохранил положительное сальдо на фоне небольшого прироста  $\beta_t$ . Таким образом, современному уральскому комплексу млекопитающих присущи черты фауны, сформировавшейся в основном 50–30 тыс. л. н. Современный облик кавказского фаунистического комплекса сформировался позднее, в первой половине MIS2. Фауна Алтае-Саянского региона также носит реликтовый характер, несмотря на существенную потерю видового разнообразия на интервале MIS3–MIS1.

Мы использовали аппроксимацию наблюдаемых ранговых распределений местонахождений с разными таксонами тремя типами моделей. Зависимость типа модели рангового распределения от структуры разнообразия позволяет интерпретировать  $\beta$ . Он может коррелировать с  $D$  и  $H$  или  $R$ . Однако на уровне данных по всем регионам изменчивость  $\beta$  не зависит от других параметров разнообразия. Между частотой первого ранга распределений и длиной “хвоста” имеется теоретическая связь (Левич, 1978). В соответствии с подходом А.П. Левича, в случае линейной зависимости между встречаемостью вида и объемом потребляемого им гипотетического ресурса (модель G) значение  $\beta$  обычно меньше, чем при нелинейной (логарифмической) связи между ними (модели Z и ZM). Можно предположить, что для систем с низкими значениями  $R$  и стохастической динамикой смены состояний абсолютное значение  $\beta$  будет меньше такового в системах с более детерминированной динамикой и высокой внутренней организацией. Если  $|\beta|$  увеличивается во времени, можно предполагать, что внутренняя структура сообщества усложняется, а его устойчивость вследствие этого повышается.

Ранговые распределения пиренейского, альпийского, карпатского и кавказского фаунистических комплексов совместимы с моделью типа ZM, а уральского и алтае-саянского — с моделью GM. На этом основании можно предположить,



**Рис. 8.** Классификация фаунистических комплексов горных регионов по параметрам биологического разнообразия (табл. 2). а – проекция комплексов на первые главные компоненты (PC1, PC2); б – NJ-дендрограмма (дистанция Евклида) на основе PC1 и PC2.

что в первом случае межвидовые отношения в поддержании структуры комплексов и степень перекрытия видовых ниш играли более существенную роль, чем во втором.

Параметры разнообразия – макроскопические переменные, отражающие состояние фаунистического комплекса, в целом могут быть использованы в качестве переменных для построения модели, обобщающей их изменчивость во всех региональных фаунистических комплексах. На рис. 8 представлено относительное положение регионов в пространстве первых главных компонент (PC) и NJ-дендрограмма, отражающая сходство комплексов биологического разнообразия. Наиболее подобны комплексы Уральского и Алтае-Саянского регионов, а наиболее обособлены комплексы Кавказа и Карпат.

Координаты моделей эволюции фаунистических комплексов (BC) с формальной точки зрения и по условию их получения содержат независимую информацию об изменениях состояний комплекса на каждом интервале временной шкалы. Число координат модели соответствует числу степеней свободы или числу параметров порядка системы (Хакен, 1991; Пузаченко, 2010). На графиках эволюции состояний системы в пространстве координат модели (рис. 1–6) практически во всех случаях удается идентифицировать по крайней мере два макроскопических состояния, соответствующих плейстоцену, и состояние, переходное от плейстоцена к голоцену. Время перехода между этими состояниями и его выраженность варьируют от региона к региону. Информацион-

ная размерность ( $d$ ) в этом случае позволяет проводить количественное сравнение траекторий эволюции разных фаунистических комплексов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В той или иной степени проявляли себя вне зависимости от региона, т.е. были инвариантны относительно локальной структуры фауны, следующие общие эволюционные закономерности в фауне: реакции региональных фаун на межледниковые условия MIS5 (MIS5e) и MIS1 принципиально различались, что не позволяет делать прямых экстраполяций и прогнозов влияния на современные фауны будущих изменений глобального климата; наиболее масштабное вымирание, сопровождавшееся резким снижением видового богатства и упрощением структуры фаунистических комплексов, произошло в первой половине среднего плейстоцена (MIS5–MIS4); мегаинтерстадиал MIS3 характеризуется наиболее высоким видовым разнообразием; волна некомпенсированного вымирания во второй половине MIS2 и в начале голоцена была сильнее выражена в европейских фаунистических комплексах Пиреней, Альп, Карпат и Кавказа.

Вероятно, высокий уровень видового разнообразия, установившийся в MIS3 и первой половине MIS2, – одно из условий относительной гомеостатической устойчивости “дисгармоничных” фаун млекопитающих, обеспечивающее их высокую экологическую функциональную избыточность, и отражает сложность организации позднплей-

стоценовых экосистем в целом. На возможность такой интерпретации указывает мера организации, которая в большинстве случаев достигала максимальных значений на стадиях MIS3 и MIS2.

Анализ ранговых распределений позволил сформулировать гипотезу о разных механизмах поддержания гомеостаза и уровня видовой разнообразия между европейскими и азиатскими (Урал и Алтае-Саянский регион) горными комплексами. В первой группе ведущую роль, вероятно, играли положительные и отрицательные межвидовые взаимодействия в условиях широкого пересечения экологических ниш и нелинейной зависимости встречаемости видов от колебания обилия ресурсов среды. Во второй группе в качестве ведущего фактора устойчивости выступало высокое биотопическое разнообразие при невысоком перекрытии экологических ниш и преобладании более жестких линейных отношений организм—ресурс.

Влияние глобальных изменений климата в целом и во второй половине позднего плейстоцена проявлялось по-разному в зависимости от региона. В четырех из шести регионов потепление негативно сказывалось на видовом богатстве, а в двух (Урал, Кавказ) колебания видовой богатства млекопитающих практически не зависели от температурного фактора.

Голоценовые фаунистические комплексы Урала, Кавказа и Алтае-Саянской горной системы в наибольшей степени сохранили черты позднеплейстоценовых комплексов, чем определяется их особая роль в поддержании биологического разнообразия млекопитающих в северной части Евразии.

Работа выполнена в рамках программы исследования фауны млекопитающих микулинского межледниковья при финансовой поддержке РФФИ (грант 17-01-00100-а), а также по программе Государственного задания Института географии РАН “Оценка физико-географических, гидрологических и биотических изменений окружающей среды и их последствий для создания основ устойчивого природопользования” (№ 0148-2019-0007, АААА-А19-119021990093-8).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астахов В.И., Назаров Д.В., Семенова Л.Р., Спиридонов М.А., Шкатова В.К.* К проблеме картографирования северного плейстоцена // Рег. геол. и метал. 2015. № 62. С. 20–33.
- Бир С.* Кибернетика и управление производством. М.: Физматгиз, 1963. 275 с.
- Божкин С.В., Паршин Д.А.* Фракталы и мультифракталы. Ижевск: НИЦ “Регулярная и хаотическая динамика”, 2001. 128 с.
- Булгаков Н.Г., Левич А.П.* Описание, происхождение и применение ранговых распределений в экологии сообществ // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 2005. № 1. С. 18–24.
- Галахов В.П.* Колебания ледников и изменение климата в позднем голоцене по материалам исследованных ледников и ледниковых отложений бассейна Актру (Центральный Алтай, Северо-Чуйский хребет): монография В.П. Галахов, А.Н. Назаров, Н.Ф. Харламова. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2005. 132 с.
- Данукалова Г.А., Юрин В.И., Косинцев П.А., Осипова Е.М., Курманов Р.Г.* Биостратиграфические исследования отложений верхнего плейстоцена и голоцена пещеры Сикийз-Тамак 7 (Южный Урал, Россия) // Геол. вестн. 2018. № 1. С. 144–161.
- Керимов М.Г.* О плейстоценовом оледенении Большого и Малого Кавказа (в пределах Азербайджана) // Уч. зап. Рос. гос. гидромет. ун-та. 2008. № 6. С. 54–59.
- Крамаренко С.С.* Метод использования энтропийно-информационного анализа для количественных признаков // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2005. Т. 7. № 1. С. 242–247.
- Левич А.П.* Информация как структура систем // Семиотика и информация. 1978. № 10. С. 116–132.
- Магомедова М.З.* Биоэкологическое обоснование пересмотра оледенения Кавказа: Автореф. дис. канд. биол. наук. Махачкала: ДГУ, 2009. 27 с.
- Мандельброт Б.* Теория информации и психологическая теория частот слов // Математические методы в социальных науках. М.: Прогресс, 1973. С. 326–337.
- Окишев П.А.* Рельеф и оледенение Русского Алтая. Томск: Изд-во ТГУ, 2011. 382 с.
- Пузаченко А.Ю.* Инварианты и динамика морфологического разнообразия (на примере черепа млекопитающих): Автореф. дис. докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 2013. 48 с.
- Пузаченко Ю.Г.* Инварианты динамической геосистемы // Изв. РАН. Сер. геогр. 2010. № 5. С. 6–16.
- Пузаченко Ю.Г.* Термодинамическая основа учения о биосфере и ноосфере В.И. Вернадского (к 150-летию академика В.И. Вернадского) // Изв. РАН. Сер. геогр. 2013. № 4. С. 5–20.
- Пузаченко Ю.Г.* Ранговые распределения в экологии и неэкстенсивная термодинамика // Аспекты био-разнообразия: Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 54. Вып. 2. М.: КМК, 2016. С. 401–830.
- Пузаченко Ю.Г.* Теоретико-методологические основы долговременных эколого-географических исследований на территории заповедников // Вопр. геогр. 2017. Т. 143. С. 192–233.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А., Панова Н.К., Коробейников Ю.И., Ольшванг В.Н., Ерохин Н.Г., Быкова Г.В.* Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 244 с.
- Фадеева Т.В., Косинцев П.А., Гимранов Д.О.* Млекопитающие горной части Южного Урала в последнее межледниковье // Зоол. журн. 2019. Т. 98. № 11. С. 1304–1322.
- Хакен Г.* Синергетика. М.: Мир, 1991. 404 с.
- Чернышев И.В., Лебедев В.А., Бубнов С.Н., Арутюнян Е.В., Баирова Э.Д., Гольцман Ю.В., Медведева Е.С., Олейникова Т.И., Чугаев А.В.* Новейший вулканизм Кавказа и закономерности его проявления во времени и пространстве (по данным геохронологических исследований) // Изменение окружающей

- среды и климата. Природные и связанные с ними техногенные катастрофы. Т. 2. Новейший вулканизм Северной Евразии: закономерности развития, вулканическая опасность, связь с глубинными процессами и изменениями природной среды и климата / Отв. ред. Коваленко В.И., Ярмолюк В.В., Богатиков О.А. М.: ИГЕМ РАН, ИФЗ РАН, 2008. С. 206–234.
- Шейнкман В.С., Плюсин В.М. Оледенение севера Западной Сибири – спорные вопросы и пути их решения // Лед и снег. 2015. № 1(129). С. 103–120.
- Шрёдер М. Фракталы, хаос, степенные законы: Миниатюры из бесконечного рая. Ижевск: НИЦ “Регулярная и хаотическая динамика”, 2001. 528 с.
- Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.) / Отв. ред. Маркова А.К., ван Колфсхотен Т.М.: КМК, 2008. 556 с.
- Álvarez-Lao D.J., Méndez M. Latitudinal gradients and indicator species in ungulate paleoassemblages during the MIS3 in W Europe // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2016. № 449. P. 455–462.
- Bachura O., Kosintsev P. Late Pleistocene and Holocene small- and large-mammal faunas from the Northern Urals // Quat. Int. 2007. V. 160. P. 121–128.
- Bray J.R., Curtis J.T. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin // Ecol. Monogr. 1957. V. 27. P. 325–349.
- Butchart S.H.M., Walpole M., Collen B., Van Strien A., Scharlemann J.P.W., Almond R.E.A., Baillie J.E.M., Bomhard B., Brown C., Bruno J., Carpenter K.E., Carr G.M., Chanson J., Chenery A.M., Csirke J., Davidson N.C., Dentener F., Foster M., Galli A., Galloway J.N., Genovesi P., Gregory R.D., Hockings M., Kapos V., Lamarque J., Francois L.F., Loh J., McGeoch M.A., McRae L., Minasyan A., Morcillo M.H., Oldfield Th.E.E., Pauly D., Quader S., Revenga C., Sauer J.R., Skolnik B., Spear D., Stanwell-Smith D., Stuart S.N., Symes A., Tierney M., Tyrrell T.D., Vié J.Ch., Watson R. Global biodiversity: Indicators of recent declines // Science. 2010. V. 5982. № 328. P. 1164–1168.
- Crees J.J., Carbone C., Sommer R.S., Benecke N., Turvey S.T. Millennial-scale faunal record reveals differential resilience of European large mammals to human impacts across the Holocene // Proc. R. Soc. 2016. B. 283: 20152152.
- Davies W., van Andel T.H., Weninger B. The human presence in Europe during the last glacial period I: Human migrations and the changing climate / Eds Van Andel T., Van Andel T.H., Davies W. Neanderthals and modern humans in the European landscape during the last glaciation. McDonald Institute for Archaeological Research. Retrieved. 2003. P. 31–56.
- Davison M.L. Introduction to multidimensional scaling and its applications // Appl. Psychol. Measurement. 1983. V. 7. P. 373–379.
- Dinnis R., Pate A., Reynolds N. Mid-to-late marine isotope stage 3 mammal faunas of Britain: a new look // Proc. Geol. Assoc. 2016. V. 127. P. 435–444.
- Discamps E., Royer A. Reconstructing palaeoenvironmental conditions faced by Mousterian hunters during MIS5 to 3 in southwestern France: A multi-scale approach using data from large and small mammal communities // Quat. Int. 2017. V. 433. P. 64–87.
- Fadeeva T., Gimranov D., Kosintsev P. New data on Late Pleistocene mammalian fauna from Ignatievskaya cave, Southern Urals // Quaternary stratigraphy and hominids around Europe: Tautavel (Eastern Pyrenees): Intern. Conf. INQUA-SEQS 2017 (Tautavel, France, September 10–15, 2017). Tautavel; Ufa, 2017. P. 61–62.
- Fernández-García M., López-García J.M., Lorenzo C. Palaeoecological implications of rodents as proxies for the Late Pleistocene-Holocene environmental and climatic changes in northeastern Iberia // Comptes Rendus – Palevol. 2016. V. 15. P. 707–719.
- Foerster von H. On self-organizing systems and their environments. The Interdisciplinary Symposium on Self-Organizing Systems, May 5, 1959, Chicago, Illinois / Eds Yovits M.C., Cameron S. Self-Organizing Systems. London: Pergamon Press, 1960. P. 31–50.
- Glückert G. On Pleistocene glaciations in the German Alpine foreland // Bull. Geol. Soc. Finland. 1974. V. 46. P. 117–131.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electr. 2001. V. 4. P. 1–9.
- Jacobs Z., Li B., Shunkov M.V., Kozlikin M.B., Bolikhovskaya N.S., Agadjanian A.K., Uliyanov V.A., Vasiliev S.K., O’Gorman K., Derevianko A.P., Roberts R.G. Timing of archaic hominin occupation of Denisova Cave in southern Siberia // Nature. 2019. V. 565. P. 594–599.
- Kosintsev P.A., Gasilin V.V., Gimranov D.O., Bachura O.P. Carnivores (Mammalia, Carnivora) of the Urals in the Late Pleistocene and Holocene // Quat. Int. 2016. V. 420. P. 145–155.
- Kotlyakov V.M., Dyakova A.M., Koryakin V.S., Kravtsova V.I., Osipova G.B., Varnakova G.M., Vinogradov V.N., Vinogradov O.N., Zverkova N.M. Glaciers of the former Soviet Union // Glaciers of Europe. Satellite Image Atlas of Glaciers of the World / Eds Williams R.S., Jr., Ferrigno J.G. U.S. Geological survey professional paper. 1993. 1386. F-1. P. 1–123.
- Kuitemans M., van Kolfschoten T., Tikhonov A.N., van der Plicht J. Woolly mammoth  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values remained amazingly stable throughout the last ~50000 years in north-eastern Siberia // Quat. Int. 2019. V. 500. P. 120–127.
- Kuzmin Y.V., Kosintsev P.A., Vasiliev S.K., Fadeeva T.V., Hodgins G.W.L. The northernmost and latest occurrence of the fossil porcupine (*Hystrix brachyura vinogradovi* Argypulo, 1941) in the Altai Mountains in the Late Pleistocene (ca. 32.000–41.000 cal BP) // Quat. Sci. Rev. 2017. V. 161. P. 117–122.
- Lisiecki L.E., Raymo M.E. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic  $\text{D}_{18}\text{O}$  records // Paleooceanography. 2005. V. 1. № 20. P. 1–17.
- Markova A.K., Smirnov N.G., Kozharinov A.V., Kazantseva N.E., Simakova A.N., Kitaev L.M. Late Pleistocene distribution and diversity of mammals in Northern Eurasia (PALEOFAUNA database) // Paleontol. Evol. 1995. V. 28/29. P. 5–143.
- Monegato G., Scardia G., Hajdas I., Rizzini F., Piccin A. The Alpine LGM in the boreal ice-sheets game // Sci. Rep. 2017. V. 7. P. 2078.
- Mourelle C., Ezcurra E. Differentiation diversity of Argentine cacti and its relationship to environmental factors // J. Veg. Sc. 1997. V. 8. P. 547–558.
- Olson D.M., Dinerstein E. The Global 200: Priority ecoregions for global conservation // Ann. Missouri Bot. Garden. 2002. V. 89. P. 125–126.
- Pavelková Řičánková V., Robovský J., Riegert J., Zrzavý J. Regional patterns of postglacial changes in the Palearc-

- tic mammalian diversity indicate retreat to Siberian steppes rather than extinction // *Sci. Rep.* 2015. V. 5. 12682.
- Puzachenko A.Yu., Markova A.K.* Mammal diversity during the Pleistocene–Holocene transition in Eastern Europe // *Integrat. Zool.* 2014. V. 9. P. 461–470.
- Puzachenko A.Y., Markova A.K.* Diversity dynamics of large- and medium-sized mammals in the Late Pleistocene and the Holocene on the East European Plain: Systems approach // *Quat. Int.* 2016. V. 420. P. 391–401.
- Puzachenko A.Y., Markova A.K.* Evolution of mammal species composition and species richness during the Late Pleistocene - Holocene transition in Europe: A general view at the regional scale // *Quat. Int.* 2019. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2018.12.025>
- Ramsey B.C., Lee Sh.* Recent and planned developments of the program OxCal // *Radiocarbon.* 2013. V. 55. P. 720–730.
- Reimer P.J., Bard E., Bayliss A., Beck J.W., Blackwell P.G., Ramsey C.B., Buck C.E., Cheng E.H.L.R., Friedrich M., Grootes P.M., Guilderson T.P., Hafliðason H., Hajdas I., Hatté C., Heaton T.J., Hoffmann D.L., Hogg A.G., Hughen K.A., Kaiser K.F., Kromer B., Manning S.W., Niu M., Reimer R.W., Richards D.A., Scott E.M., Southon J.R., Staff R.A., Turney C.S.M., van der Plicht J.* Intcal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0–50,000 years cal BP // *Radiocarbon.* 2013. V. 55. P. 1869–1887.
- Ricotta C., Podani J.* On some properties of the Bray-Curtis dissimilarity and their ecological meaning // *Ecol. Compl.* 2017. V. 31. P. 201–205.
- Royer R.R., Montuire S., Legendre S., Discamps E., Jeannet M., Lécuyer Ch.* Investigating the Influence of climate changes on rodent communities at a regional-scale (MIS1-3, Southwestern France) // *PloS One.* 2016. V. 11. № 1. e0145600.
- Rudaya N., Vasiliev S., Viola B., Talamo S., Markin S.* Palaeoenvironments during the period of the Neanderthals settlement in Chagyrskaya cave (Altai Mountains, Russia) // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2017. V. 467. P. 265–276.
- Schwartz-Narbonne R., Longstaffe F.J., Kardynal K.J., Druckenmiller P., Hobson K.A., Jass C. N., Metcalfe J.Z., Zazula G.* Reframing the mammoth steppe: Insights from analysis of isotopic niches // *Quat. Sci. Rev.* 2019. V. 215. P. 1–21.
- Secretariat of the Convention on Biological Diversity.* The Addis Ababa Principles and Guidelines for the Sustainable Use of Biodiversity. Montreal: Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2004. 21 p.
- Serrat D., Ventura J.* Glaciers of the Pyrenees, Spain and France // *Glaciers of Europe. Satellite Image Atlas of Glaciers of the World.* U.S. Eds Williams R.S., Jr., Ferrigno J.G. Geol. survey prof. paper. 1993. 1386. E-2. P. 49–61.
- Smith F.* Biological diversity, ecosystem stability and economic development // *Ecol. Econ.* 1996. V. 3. № 16. P. 191–203.
- Sokal R.R., Rohlf F.J.* Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. 3rd ed. N.Y.: W.H. Freeman and Co., 1995. 887 p.
- Svendsen J.I., Alexanderson H., Astakhov V.I., Demidov I., Dowdeswell J.A., Svend F., Gataullin V., Henriksen M., Christian H., Houmark-Nielsen M., Hubberten H.W., Ingólfsson O., Jakobsson M., Kjær K.H., Larsen E., Lokrantz H., Lunkka J.P., Lyså A., Mangerud J., Matviouchkov A., Murray A., Möller P., Niessen F., Nikolskaya O., Polyak L., Saarnisto M., Siegers Ch., Siegert M.J., Spielhagen R.F., Stein R.* Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia // *Quat. Sci. Rev.* 2004. V. 23. № 11–13. P. 1229–1271
- Zasadni J., Kłapyta P.* The Tatra Mountains during the Last Glacial Maximum // *J. Maps.* 2014. V. 10. № 3. P. 440–456.

## The Evolution of Mammalian Diversity in the Late Pleistocene – Middle Holocene of the Mountainous Regions of Northern Eurasia: Between Two Interglacials

A. Yu. Puzachenko<sup>1, #</sup> and A. K. Markova<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Geography Russian Academy of Science, Staromonetny per., 29, Moscow, 119017 Russia*

<sup>#</sup>*e-mail: puzak@igras.ru*

For the first time, reconstruction was carried out and a comparative analysis of the evolution of the parameters of biological diversity (species richness, entropy, dominance index, measure of organization, etc.) of mammalian complexes of six mountain regions of Eurasia in the Late Pleistocene – Holocene was carried out. It was shown that their reactions to the interglacial conditions MIS5e and MIS1 were fundamentally different, which does not allow direct extrapolations in predicting the reaction of modern faunas to future climate changes. Mountain fauna in MIS3 and the first half of MIS2 combined high biological diversity with high resistance. The maintenance of the relative homeostasis of species richness was probably facilitated by the high functional redundancy of the communities, combined with the high ecological diversity of mountain biotopes.