

УДК 569.614:575.858(470.3+476+477)

## О КОСВЕННЫХ СВИДЕТЕЛЬСТВАХ СИМПАТРИЧЕСКОГО ВИДООБРАЗОВАНИЯ И МЕЖВИДОВЫХ КОНТАКТАХ В ЭВОЛЮЦИИ РОДА *MAMMUTHUS* В ПЛЕЙСТОЦЕНЕ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

Чубур А.А.

*Брянский государственный университет имени академика И.Г. Петровского, Брянск,  
e-mail: fennecfox66@gmail.com*

Результаты изучения остатков мамонтов из культурных слоев стоянок среднепалеолитического возраста Восточной Европы заставляют признать, что прогрессивные и предковые формы мамонта, представляющие с точки зрения эволюционной биологии последовательные этапы эволюции, могли продолжительное время сосуществовать. По всей вероятности, мы имеем дело не с филетическим видообразованием, когда одна форма постепенно сменяется другой по всему ареалу. Следует говорить о симпатрическом видообразовании. В этом случае появление новых форм и смена ими форм предковых происходит в каких-то определенных частях ареала предковой формы. Наиболее вероятной причиной возникновения новых форм должна была стать сезонная изоляция на фоне нарастающих изменений природной среды. В дальнейшем ареалы уже сформировавшейся прогрессивной и все еще существующей архаичной формы могли пересекаться (например, вследствие сезонных миграций). Так, степной слон мог совершать заходы на север в теплый сезон, в то время как более холодовыносливый шерстистый мамонт в это же время мог откочевывать еще севернее. Палеонтологам и геологам следует быть осторожней с датировками отложений по отдельно взятым зубам хоботных.

**Ключевые слова:** мамонт шерстистый, мамонт степной, симпатрическое видообразование, архаичный вид, предковый вид, сосуществование

## ABOUT INDIRECT EVIDENCE OF SYMPATRIC SPECIATION AND INTERSPECIFIC CONTACTS IN THE EVOLUTION OF THE GENUS *MAMMUTHUS* IN THE PLEISTOCENE OF EASTERN EUROPE

Chubur A.A.

*Bryansk State University named after Academician I.G. Petrovskiy, Bryansk,  
e-mail: fennecfox66@gmail.com*

The results of studying the remains of mammoths from the cultural layers of the Middle Paleolithic age sites in Eastern Europe make it necessary to recognize that the progressive and archaic forms of the mammoth, representing from the point of view of evolutionary biology the successive stages of evolution, could coexist for a long time. In all likelihood, we are not dealing with phyletic speciation, when one form is gradually replaced by another throughout the area. We should talk about sympatric speciation. In this case, the emergence of new forms and the replacement of the ancestral forms by them occurs in some specific parts of the range of the ancestral form. The most likely reason for the emergence of new forms was to be seasonal isolation against the background of increasing changes in the natural environment. In the future, the ranges of the already formed progressive and still existing archaic form could intersect (for example, due to seasonal migrations). Thus, the steppe elephant could make calls to the north during the warm season, while the more cold-tolerant woolly mammoth at the same time could migrate further north. Paleontologists and geologists should be careful with the dating of the sediments on the individual teeth of the proboscis.

**Keywords:** woolly mammoth, steppe mammoth, sympatric speciation, archaic species, ancestral species, coexistence

Долгое время предполагалось, что на территории Восточной Европы филетическая линия рода *Mammuthus* представляла собой ряд сменяющих друг друга во времени и пространстве близких (и, естественно, генетически связанных) видов хоботных. В последнее десятилетие развернувшиеся сравнительно-морфологические и генетические исследования продемонстрировали более сложную картину. Оказалось, что популяции предковых и эволюционно продвинутых форм могли сосуществовать и даже контактировать с взаимной передачей генов, ибо виды были близки (как, например, колумбийский мамонт и шерстистый мамонт на территории Североамериканского

континента [1]). Учитывая то, что североамериканский колумбийский мамонт по результатам генетических исследований оказался синонимом евразийского степного (хазарского) или трогонтериевого мамонта [2], логична постановка вопроса о сосуществовании, сходном взаимодействии и взаимовлиянии степного и шерстистого мамонтов в Евразии.

Изучать филогению, внутривидовую и межвидовую изменчивость рода *Mammuthus* можно не только непосредственно анализируя геном ископаемых животных, тем более, что в связи с условиями захоронения и особенностями сохранности пригодный для изучения генетический материал досту-

пен далеко не с каждого местонахождения древней фауны. Одним из наиболее выразительных маркеров изменчивости хоботных является морфология зубной системы.

Методика измерения зубов рода *Mammuthus* и систематизации данных, разработанная А.Н. Зудиным и И.Е. Фороновой на основе морфометрических признаков последних моляров дала возможность анализировать глобальные и региональные особенности филетической линии. В 1990-х гг. она позволила путем преобразования в адаптивные пики облаков точек на двумерной диаграмме. Диаграмма строилась по двум базовым показателям: средняя длина пластины (эмалевого кармана) и средняя толщина эмали. Она позволила детальной проследить эволюцию слонов линии *Mammuthus* [3].

По данным И.Е. Фороновой и А.Н. Зудина, подтвержденным множеством других исследователей, длина пластины со временем постепенно уменьшается на фоне колебаний толщины эмали в эмалевых карманах зуба. Эти колебания исследователи связали с особенностями питания (давящая эмаль для сочных кормов при влажном и более теплом климате и режущая тонкая, в зависимости от климата и сочности кормов). Только в рамках вида *Mammuthus primigenius* на территории Европы было выделено не менее 9 адаптивных пиков [4], объединяющихся в три «плато», за которыми с переменным успехом пытаются закрепить статус как минимум трех подвидов. Предполагалось, что адаптивные пики и, соответственно, виды и подвиды евразийских мамонтов связаны с климатическими ритмами плейстоцена и носят гетерохронный характер.

Нами по указанной методике были изучены зубы (последние моляры) мамонтов, полученные при исследованиях среднепалеолитического местонахождения Хотылево 1 (Россия, Брянская обл., бассейн р. Десна) и хранящиеся в фондах Брянского государственного краеведческого музея. В качестве сравнительного материала привлечены последние коренные зубы мамонта с верхнепалеолитической стоянки Хотылево 2, также всесторонне изученные автором [5].

Последние моляры мамонта из местонахождения Хотылево 1, изученные автором, распределились по нескольким адаптивным пикам, традиционно считающимся гетерохронными [6].

Три зуба оказались в адаптивном пике, связываемом с близкой к позднему степному слону толстоэмалевой формы *Mammuthus intermedius Jourdan (1861)*, датируемой периодом от интеррисса (рославльское и одинцовское время по восточноевропей-

ской геохронологической шкале) [7; 8], до микулинского межледниковья [9].

Четвертый зуб примыкает к этой группе, не входя в нее. При аналогичной длине пластины он имеет более тонкую эмаль и лежит вне адаптивного пика, демонстрируя широкий диапазон внутривидовой изменчивости.

Следующий зуб лежит в эволюционно более продвинутом толстоэмалевом адаптивном пике, связываемом с мамонтами из грота Чокурча (калиброванная радиоуглеродная дата мустьерского культурного слоя из которого происходят зубы ~48400 лет назад) [10].

Еще 6 зубов принадлежат эволюционно еще более молодому толстоэмалевому пик, связываемому с *Mammuthus primigenius jatzkovi*. Эта форма мамонта считается переходной между так называемыми ранним и поздним типами шерстистого мамонта. Данный таксон был выделен по скелету мамонта, найденному близ Одессы, у южных границ ареала шерстистого мамонта, и датируется средневалдайским мегаинтерстадиалом и началом позднего валдая, судя по зубам из культурных слоев палеолита Восточной Европы, например Хотылево 2 (криогигротическая фаза позднего валдая, Гмелинский интерстадиал – он же Тюрсак по западноевропейской шкале) [5].

Несмотря на восприятие исследованных зубов, как гетерохронных с точки зрения эволюционной биологии, полученные для культурных горизонтов Хотылево 1 (откуда извлечены исследованные зубы) палеомагнитные датировки лежат в зоне геомагнитного экскурса Каргаполово – Лашамп 39000–45000 лет назад [11; 12], финал которого близок к времени вулканической катастрофы на Флегрейских полях, приведшей к гибели большей части европейской популяции неандертальцев [13]. Серия калиброванных радиоуглеродных дат для культурных горизонтов Хотылево 1 оказалась в пределах 42000–54000 л.н. [14; 15] и показывает, что хронологический разброс относительно невелик и все выявленные культурные горизонты лежат в рамках средневалдайского мегаинтерстадиала.

Таким образом, мамонтов из Хотылево 1, несмотря на различную морфологию и принадлежность к разным адаптивным пикам, следует относить к одному хронологическому эпизоду протяженностью не более 10 тысяч лет. Такой результат требует объяснений.

Во времени и пространстве в Хотылево 1 практически сосуществуют как минимум представители трех, казавшихся ранее последовательными, адаптивных пиков

одного филетического ряда. Это поздний степной слон, так называемый ранний шерстистый мамонт, и выделяемая В.В. Щегловой в отдельный подвид переходная форма между ранним и поздним шерстистым мамонтом [16].

Интересна точка зрения А.О. Аверьянова, полагающего, что видовые названия мамонтов *Mammiuthus chosaricus*, *Mammiuthus primigenius Fraasi* и *Mammiuthus primigenius jatzkovi* являются синонимами и обозначают один вид, пока не получивший описания голотипа и утвержденного названия. Вторым и последним валидным видом для территории Европы он считает, соответственно, позднеплейстоценового *M. primigenius* [17]. Такой подход, как будто кардинально решает проблему, включая все наблюдаемые в Хотылево 1 разновидности третьих моляров мамонтов в рамки одного вида. На деле же проблема просто переносится на подвидовой уровень (уровень адаптивных пиков).

На самом деле прогрессивные и предковые формы мамонта, представляющие с точки зрения эволюционной биологии последовательные этапы эволюции, могли продолжительное время сосуществовать. Это не противоречит нашим знаниям о видообразовании, но уточняет картину эволюции мамонтов. Еще относительно недавно эволюция европейских слонов представлялась исследователям филетической – то есть постепенной трансформацией одного вида в другой в пределах всего ареала, хотя и оговаривалось, что при детальном изучении «идеализированная» филетическая эволюция часто оказывается дивергентной [18].

В нашем случае следует вести речь не о филетическом видообразовании, когда одна форма постепенно сменяется другой по всему ареалу, а о симпатрическом видообразовании – появлении новых форм и смена ими форм предковых в каких-то определенных частях ареала предковой формы. Наиболее вероятным фактором, способствовавшим появлению новых форм, могла быть сезонная изоляция популяций в пределах ареала вида на фоне нарастающих изменений природной среды. Такая экологическая изоляция обычно связана со смещением сроков спаривания или с разными местами размножения. Скорее всего, мы имеем дело с последним вариантом.

Процесс формирования новых видов и подвидов (вероятно, адаптивные пики должны иметь такой статус) происходил не по всему ареалу предкового вида одновременно, а в определенных его частях, становившихся затем центрами распространения.

В этом процессе ареалы сформировавшейся прогрессивной и все еще существующей предковой архаичной форм могли пересекаться вследствие сезонных миграций (хоботные – номады, не живущие круглый год в одной местности), в результате чего несколько близких видов или подвидов становились добычей первобытных охотников и собирателей с одного и того же стойбища.

Так, поздний степной слон мог совершать заходы на север в теплый сезон, в то время как более холодовыносливый шерстистый мамонт в это же время мог откочевывать еще севернее. Не вполне ясно, возможна ли была при встрече представителей двух видов гибридизация, поскольку нам точно не известен ни сезон гона у мамонтов, ни размах сезонных миграций, однако и такую возможность в свете новых данных совсем игнорировать нельзя. Так, нельзя исключать вероятности, что собственно *Mammuthus intermedius* является в таком случае результатом гибридизации трогонтериевого и шерстистого мамонта, а не промежуточной эволюционной формой – по аналогии с *Mammuthus jeffersonii* в Северной Америке.

Отметим, что трогонтериевый мамонт в Северной Америке попал в сюжеты наскальной живописи возрастом около 15 000 лет назад [19]. Имеются также данные о наличии позднеплейстоценовой популяции степного (трогонтериевого) мамонта на территории Китая [20]. В Европе, скорее всего, наблюдается сходное явление, на которое просто не обращали внимания. Вероятно, есть смысл в радиоизотопном датировании остатков степного мамонта Европы, стратиграфическое положение которых не ясно или может трактоваться неоднозначно.

В свете сказанного ничуть не удивляет и находка вместе с останками толстоэмалевого «позднего мамонта» нижней челюсти некрупного молодого степного слона (определение Е.Н. Мащенко, Палеонтологический институт РАН и М.В. Саблина, Зоологический институт РАН: personal communication, 2011) в русле р. Судость у подножия I надпойменной террасы, на окраине позднепалеолитической стоянки Юдиново. До получения радиоуглеродных дат находки, автор склонен считать её по тафономии и сохранности синхронной позднеплейстоценовым остаткам мамонта с территории и окрестностей древнего поселения, датированного началом позднеледниковья (около 15 000 лет назад – как и упомянутая несколько выше наскальная живопись с изображением степного слона в Северной Америке). Если предположение получит подтверждение в виде абсолют-

ной даты – то в Юдиново обнаружен самый поздний степной слон.

В то же время есть основания предполагать, что вымирание основной части популяции трогонтериевого мамонта связано в южных районах Восточной Европы с уже упоминавшейся вулканической катастрофой на Апеннинском полуострове, именно эти территории подверглись значительному выпадению вулканических осадков, уничтожавших пастбища растительной мегафауны.

Трудности таксономического обоснования хронологически последовательных подвидов шерстистого мамонта ввиду значительной внутривидовой изменчивости подтверждают именно симпатрический путь видообразования, при котором формируются новые подвиды и виды, морфологически очень близкие к исходной форме.

Сосуществование прогрессивных и архаичных видов одной филетической линии, наблюдающееся у хоботных, ввиду относительно быстрых и частых изменений природной среды плейстоцена, могло иметь место среди иных животных. В этой связи в заключение коснемся крайне дискуссионной, но имеющей право на существование гипотезы, связанной с другим плейстоценовым видом млекопитающих.

Как известно, останки ископаемых гоминид встречаются на несколько порядков реже остатков мегафауны. Так, в пределах Восточно-Европейской равнины неизвестны останки иных ископаемых людей, кроме *Homo sapiens*. Несмотря на это по следам материальной культуры мы видим, что вхождение Восточной Европы в ареал этого вида предшествовало заселению данной территории параллельной эволюционной ветвью рода *Homo* – неандертальцами, хотя останков самих представителей «альтернативного человечества» для этой географической территории пока нет. Некоторое время оба вида сосуществовали и даже скрещивались [14; 21; 22]. В свою очередь с неандертальцами на более раннем этапе могли сосуществовать и реликтовые популяции *Homo erectus*, проникшие северней известного нам ареала этого вида и приспособившись к меняющейся среде, но сохранившие архаическую технику обработки камня. На эту мысль наталкивают находки архаичных изделий неподалеку от упомянутого в связи с эволюцией мамонтов Хотылёво – на местонахождении Неготино 4 [23].

Бросается в глаза типологическое сходство архаичных чопперовидных и скребловидных изделий из Неготино и из позднеолдованских и раннеашельских местонахождений Тамани – Синяя Балка

(Богатыри), Кермек, Родники и ряда других [24; 25].

Таманские местонахождения имеют датировки, превышающие миллион лет. Геологически датировать Неготинский палеолит ранним плейстоценом или эоплейстоценом нет абсолютно никаких оснований. Однако, учитывая сходство изделий и, одновременно, их разительное отличие от мустье Хотылёвского и Бетовского куста памятников, приходится невольно задуматься о потенциальной возможности локального сосуществования пришедшего с юга и ставшего вымирающим реликтом *Homo erectus* и расселившихся из Западной Европы на Восточно-Европейскую равнину *Homo neandertalensis*.

Если возможно у мамонтов – почему должно быть невозможно у людей, существо экологически более лабильных? По крайней мере изучение эволюции генома вечных спутников гоминид – вшей – привело американских исследователей к выводу, что локальные контакты между популяциями *Homo erectus* и *Homo sapiens* окончательно прекратились лишь около 25 000 лет назад [26].

### Выводы

1. Следует признать, что в первой половине Средневалдайского потепления в Восточной Европе уже существовала прогрессивная толстоэмалевая форма шерстистого мамонта, предшествовавшая появлению подвида *Mammuthus primigenius primigenius*, которая была наиболее многочисленной как минимум в центральных областях Восточной Европы, где лежит Хотылёвский куст среднепалеолитических памятников.

2. Следует также признать, что относимый многими исследователями к среднему плейстоцену таксон *Mammuthus intermedius* (ранняя форма шерстистого мамонта или поздняя форма его предка – степного слона) доживает как минимум до Средневалдайского потепления, сосуществуя с популяцией эволюционно более продвинутых мамонтов.

3. Нельзя исключать вероятности, что собственно *Mammuthus intermedius* является в таком случае результатом гибридизации трогонтериевого и шерстистого мамонта, а не промежуточной эволюционной формой.

4. Накапливающиеся абсолютные даты и учет проявившегося на материалах Хотылёво 1 фактора эволюционной дивергенции должны убедить палеонтологов и геологов в том, что следует намного осторожней относиться к датировке отдельно взятых зубов хоботных и вмещающих их геологических

отложений, только на основании некоторой архаичности или, напротив, прогрессивности морфологических признаков.

5. В свете новых данных, сформулированную в ранних работах гипотезу автора о значительных хронологических разрывах между культурными горизонтами Хотылево I, основанную на видовом разнообразии мамонтов, вероятно, следует отвергнуть.

6. Существование прогрессивных и архаичных видов одной филетической линии, наблюдающееся у хоботных, ввиду относительно быстрых и частых изменений природной среды плейстоцена, могло иметь место среди других млекопитающих, включая и гоминид.

### Список литературы

1. Enk J., Devault A., Debruyne R., King C.E., Treangen T., O'Rourke D., Salzberg S.L., Fisher D., MacPhee R., Poinar H. Complete Columbian mammoth mitogenome suggests interbreeding with woolly mammoths. *Genome Biology*. 2011. № 12 (5).
2. Lister A.M., Sher A.V. Evolution and dispersal of mammoths across the Northern Hemisphere. *Science*. 2015. Vol. 350. Issue 6262. P. 805–809.
3. Foronova I.V., Zudin A.N. The structure of the lineage Archidiskodon-*Mammuthus* in Eurasia and peculiarities of its evolution. Mammoths and the mammoth fauna: studies of an extinct ecosystem – Deinsea. 1999. № 6. P. 103–118.
4. Foronova I.V., Zudin A.N. Discreteness of evolution and variability in mammoth lineage: method for group study. *The World of Elephants: International Congress, Rome*. Rome, 2001. P. 540–543.
5. Чубур А.А. Палеонтология, археозоология и тафonomia верхнепалеолитического поселения Хотылево 2 (по материалам раскопок 1994–2003 гг.) // Ежегодник НИИ фундаментальных и прикладных исследований. 2011. № 1 (2). С. 114–127.
6. Чубур А.А. Мамонты из палеолитического местонахождения Хотылево I (Брянская область, Россия) // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2013. № 10–2. С. 167–170.
7. Foronova I.V. *Mammuthus intermedius* (Proboscidea, Elephantidae) from the late Middle Pleistocene of the southern Western and Central Siberia, Russia: the problem of intermediate elements in the mammoth lineage. *Russian journal of theriology*, 2014. № 13 (2). P. 71–82.
8. Головачёв М.В., Титов В.В. Остатки *Mammuthus Intermedius* Jourdan, 1861 из типовых местонахождений хазарской фауны Нижней Волги // Труды Зоологического института РАН. 2018. Т. 322. № 3. С. 268–284.
9. Labe B., Guérin C. Réhabilitation de *Mammuthus intermedius* (Jourdan, 1861), un mammoth (Mammalia, Elephantidae) du Pléistocène moyen récent d'Europe. *Comptes Rendus Palevol*. 2005. Vol. 4. Issue 3. P. 235–242.
10. Чабай В.П. Роль крымского микока в поисках генетической подосновы костенковско-стрелецкой культуры // Археологический альманах. Вып. 20. Донецк, 2009. С. 129–148.
11. Ocherednoi, A., Salnaya N., Voskresenskaya E., Vishnyatsky L. New geoarcheological studies at the Middle Paleolithic sites of Khotylevo I and Betovo (Bryansk oblast, Russia): Some preliminary results. *Quaternary International*. 2014. Vol. 326–327. P. 250–260.
12. Сальная Н.В., Галле И., Очередной А.К., Антипов И.В. Археоманетология для решения теоретических и практических задач смежных дисциплин // Научная конференция молодых ученых и аспирантов ИФЗ РАН. 2017. С. 66.
13. Golovanova L.V., Doronichev V.B., Cleghorn N.E., Koulikova M.A., Sapelko T.V., Shackley S. Significance of Ecological Factors in the Middle to Upper Paleolithic Transition. *Current Anthropology*. 2010. Vol. 51. No. 5. P. 655–691.
14. Очередной А.К., Вишняцкий Л.Б., Нехорошев П.Е., Воскресенская Е.В., Иосифиди А.Г., Сальная Н.В. Новый этап комплексных исследований памятников среднего палеолита Хотылево I и Бетово // Труды III (XIX) Всероссийского археологического съезда. СПб.: ИИМК РАН, 2011. С. 77–78.
15. Вишняцкий Л.Б., Очередной А.К., Хоффекер Дж.Ф., Воскресенская Е.В., Нехорошев П.Е., Питулько В.В., Холлидэй В.Т. Возраст стоянок Хотылево I и Бетово в свете результатов радиоуглеродного датирования (предварительное сообщение) // Записки Института истории материальной культуры. 2015. № 12. С. 9–18.
16. Щеглова В.В. О фауне антропогенных млекопитающих Белоруссии // Палеонтология и стратиграфия БССР, вып. IV. Минск: Наука и техника, 1963. С. 216–248.
17. Аверьянов А.О. Репродуктивная стратегия и систематика шерстистого мамонта, *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) // Отчетная научная сессия Экологического института РАН по итогам работ 1996 года. СПб., 1997. С. 6–7.
18. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. Учеб. для биол. спец. вузов. Изд. 6-е, испр. М.: Высшая школа, 2006. 310 с.
19. Malotki E., Wallace H.D. Columbian mammoth petroglyphs from the San Juan River near Bluff, Utah, United States. *Rock Art Research*. 2011. № 28(2). P. 143–152.
20. GuangBiao W., SongMei H., KeFu Yu., YaMei H., Xin L., ChangZhu J., Yuan W., JianXin Z., WenHua W. New materials of the steppe mammoth, *Mammuthus trogontherii*, with discussion on the origin and evolutionary patterns of mammoths. *Science China Earth Sciences* 2010. № 53 (7). P. 956–963.
21. Gibbons A. Close Encounters Of the Prehistoric Kind. *Science*, 7 May 2010. Vol. 328. P. 680–684.
22. Федоров П.П., Чубур А.А. Где ты, брат мой? // Химия и жизнь – XXI век. 2015. № 7. С. 50–54.
23. Чубур А.А., Миненко В.В. Новое нижнепалеолитическое местонахождение в Неготино // Археологические исследования центральной России. Липецк, 2006. С. 46–49.
24. Shchelinsky V.E., Dodonov A.E., Baigusheva V.S., Kulakov S.A., Simakova A.N., Tesakov A.S., Titov V.V. Early palaeolithic sites on the taman Peninsula (Southern azov sea region, Russia): Bogatyri/Sinyaya Balka and Rodniki. *Quaternary International*. 2010. Vol. 223. P. 28–35.
25. Щелинский В.Е. Новая раннепалеолитическая стоянка на Таманском полуострове (Южное Приазовье) // Палеолит и мезолит Восточной Европы. М.: Таус, 2011. С. 37–58.
26. Clayton D.H., Bush S.E., Johnson K.P. Coevolution of Life on Hosts: Integrating Ecology and History. University of Chicago Press, 2015. 320 p.