

УДК: 575.82[5]: 57.071.74

Стазис и периодичность в эволюции глобальной экосистемы: минимальная логистическая модель

Лихошвай В.А.^{*1,2}, Фадеев С.И.^{2,3}, Хлебодарова Т.М.^{1}**

¹*Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики СО РАН,
Новосибирск, Россия*

²*Новосибирский национальный исследовательский государственный
университет, Новосибирск, Россия*

³*Институт математики СО РАН им. С.Л. Соболева, Новосибирск, Россия*

Аннотация. Характерной особенностью палеонтологической летописи Земли является стационарный режим функционирования (стазис) экосистем в докембрии (старше 550 млн. лет до н.э.) и периодичность изменения видового разнообразия в последние 500 млн. лет. Причина данных явлений до сих пор не ясна. Мы представляем минимальную логистическую модель развития биоты, которая предсказывает для экосистем стазис, если в них доминирует бесполой тип размножения и циклическое развитие для экосистем, размножающихся половым путем. Представленные в работе теоретические исследования объясняют документированные факты глобальных вымираний, наблюдаемых в палеонтологической летописи Земли в последние 500 млн. лет, отражением внутренних глобальных свойств живой системы, к которым относятся рождение, гибель и эволюционный отбор наиболее приспособленных организмов к условиям обитания.

Ключевые слова: моделирование, эволюция, глобальные вымирания, периодичность, стазис.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время в палеонтологической летописи документировано относительное постоянство разнообразия видов на Земле в докембрийский период [1]. В то же время в палеонтологической летописи Земли последних 500 млн. лет, последовавших за Великим Кембрийским Взрывом разнообразия, выявлено как минимум шесть глобальных вымираний [2]. Возникновение ряда из них можно объяснить внешними причинами, например, глобальными изменениями климата [3, 4], уровня моря [5], катастрофами, типа вулканической деятельности [6, 7], падения метеорита [8–10] и другими причинами [4, 11]. Однако, в целом, они не могут объяснить продолжительность и периодичность вымираний, которая была продемонстрирована на примере динамики разнообразия морской биоты на протяжении последних 500 млн. лет их эволюции [12–16]. Необходимо признать, что убедительного объяснения причин перехода от стазиса к циклической эволюции в развитии биоты Земли до сих пор не существует [16].

Наличие в истории планеты примеров серьезных внешних воздействий без последующего вымирания [Цит. по 11, С. 973] позволяет предположить существование внутренних причин, лежащих в основе периодической динамики массовых вымираний

*likho@bionet.nsc.ru

**tamara@bionet.nsc.ru

биоты, которые в разные периоды могли совпадать с глобальными катастрофами или провоцироваться ими.

Нами разработана простейшая логистическая модель развития биоты, в которую заложено три глобальных закона, определяющих систему как живую. Это рождение организмов, их гибель и эволюция, в течение которой приспособленность живых организмов к условиям окружающей среды увеличивается. В рамках этой модели продемонстрировано, что динамическое взаимодействие данных факторов обеспечивает постоянство разнообразия экосистем, размножающихся бесполом путем, и периодичность изменения биоразнообразия биот, размножающихся половым путем.

1. МИНИМАЛЬНАЯ ЛОГИСТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ЭКОСИСТЕМЫ

1.1. Уравнение самовоспроизводства

Минимальная логистическая модель описывает развитие экосистемы на основе действия трех основных процессов, определяющих экосистему как живую, самовоспроизводящуюся и самоадаптирующуюся: размножение особей, гибель особей, эволюция экосистемы в направлении ее приспособления к существующим условиям обитания.

Введём обозначения: x – плотность биоты экосистемы, W – относительная скорость воспроизводства (размножения), Y – относительная скорость смертности индивидуумов. При этом дифференциальное уравнение, описывающее саморазвитие биоты, имеет вид:

$$\frac{dx}{dt} = x(W - Y). \quad (1)$$

Правая часть уравнения (1) представляет разность мгновенной скорости самовоспроизводства xW и мгновенной скорости отмирания xY . Нужно заметить, что термин «смертность» не совсем точно отражает суть процесса. Более точно следует говорить о процессе утраты возможности особей давать потомство. Однако для краткости изложения здесь используется данный термин.

1.2. Эволюционное уравнение

Состояние экосистемы в каждый текущий момент времени t определяется действием законов самовоспроизводства W и смертности Y , выражения которых зависят от ряда параметров. Однако, в процессе эволюции экосистемы, при которой сохраняется постоянство структуры законов W и Y , некоторые из этих параметров подвержены изменениям, являясь функциями от времени. В дальнейшем, такого рода параметры будем называть эволюционирующими параметрами экосистемы.

Пусть компоненты вектор-функции $U(t) = (u_1(t), \dots, u_n(t))$ представляют набор эволюционирующих параметров экосистемы. Приведём вывод дифференциального уравнения, называемого эволюционным уравнением, относительно функции $u(t) = u_k(t) \in U(t)$. Система из дифференциального уравнения (1), описывающего саморазвитие биоты, и эволюционных уравнений представляет математическую модель экосистемы.

Пусть в текущий момент времени значение эволюционного параметра равно $u(t)$. Тогда скорость его изменения во времени удовлетворяет общему уравнению:

$$\frac{du}{dt} = E_u \cdot u,$$

где E_u – параметр скорости изменения $u(t)$. Далее учтем, что значение параметра E_u формируется в результате протекания двух последовательных процессов, состоящих из изменения значения эволюционирующего параметра за счет мутаций, которые

возникают в процессе самовоспроизводства особей, и эволюционного отбора мутаций, которые повышают приспособленность экосистемы. Вероятность изменения значения параметра $u(t)$ в момент времени t обозначим через P_u , а через Ω_u – параметр скорости изменения значения параметра $u(t)$ под воздействием эволюционного отбора. Тогда $E_u = P_u \cdot \Omega_u$ и, следовательно, скорость эволюционного изменения $u(t)$ принимает вид:

$$\frac{du}{dt} = P_u \cdot \Omega_u \cdot u.$$

Здесь P_u и Ω_u , в общем случае, также не являются постоянными величинами, а зависят от состояния экосистемы.

Выражение P_u определим из фундаментального свойства живых систем, которое состоит в наличии неточностей, мутаций, при копировании генома индивидуума в процессе его самовоспроизводства. В результате получаем, что P_u пропорционально удельной интенсивности саморазмножения индивидуума:

$$P_u = p_u \cdot W,$$

где p_u – константа мутационной изменчивости эволюционирующего параметра $u(t)$. В общем случае p_u также может быть не постоянной величиной, так как в процессе эволюции точность репликации может меняться, но для целей работы достаточно считать, что p_u – постоянное число.

Для определения Ω_u считаем, что в каждый момент времени t приспособленность экосистемы к условиям внешней среды может быть оценена значением функционала приспособленности $F(t, U(t))$. Пусть он нам известен. Тогда, за малое время Δt текущее значение функционала приспособленности изменится на величину:

$$S_1 = \frac{d}{dt} F(t, U(t)) \Delta t \equiv \frac{d}{dt} F(t, U'(t), u(t)) \Delta t,$$

где $U'(t)$ – вектор-функция с компонентами $U(t)$ за исключением $u(t)$. Представим теперь, что в момент времени t произошла мутация, которая внесла вариацию в значение параметра $u(t)$, и он стал равен $u(t) \pm \Delta u$. В этом случае выражение для прироста функционала приспособленности, достигнутого за счет мутационного изменения эволюционирующего параметра, принимает вид:

$$S_2 = \frac{d}{dt} F(t, U'(t), u(t) + \Delta u) \Delta t \approx \left(\frac{d}{dt} F(t, U(t)) + \frac{\partial}{\partial u} \frac{d}{dt} F(t, U(t)) \Delta u \right) \Delta t.$$

Следовательно,

$$S_2 - S_1 \approx \frac{\partial}{\partial u} \frac{d}{dt} F(t, U(t)) \Delta u \Delta t = \Omega_u \Delta u \Delta t, \quad \Omega_u = \frac{\partial}{\partial u} \frac{d}{dt} F(t, U(t)).$$

В итоге, каждый эволюционирующий параметр удовлетворяет стандартному эволюционному уравнению:

$$\frac{du}{dt} = p_u u W \frac{\partial}{\partial u} \frac{d}{dt} F(t, U(t)). \quad (2)$$

Заметим, что в уравнение (2) входит не сам функционал приспособленности, а его полная производная по времени. Этим эволюционное уравнение (2) отличается от аналогичного уравнения, использованного ранее в моделях эволюции [17].

1.3 Законы самовоспроизводства, смертности и функционал приспособленности экосистемы

A priori существует две естественные меры для оценки степени приспособленности экосистемы к условиям обитания. Мера W отражает относительную, удельную эффективность самовоспроизводства биоты, а мера xW – абсолютную скорость ее воспроизводства. Заранее нельзя исключить, что каждая из них может выступать в качестве функционала приспособленности. Для определённости введём обозначения:

$$F_1 = W, \quad F_2 = xW. \quad (3)$$

Вообще говоря, не исключена возможность того, что законы эволюции могут определяться и другими типами функционалов приспособленности. В работе мы ограничиваемся рассмотрением функционалов (3) как максимально простых. С учётом двух типов функционалов приспособленности (3) рассмотрим два типа самовоспроизводства экосистемы: размножение бесполом путём и размножение половым путём.

Скорость самовоспроизводства индивидуумов экосистемы, размножающейся бесполом путем, опишем классической логистической функцией:

$$v_{sin} = xW, \quad W = k(1 - x/C) \quad (4)$$

где k – константа скорости самовоспроизводства. Сомножитель $(1 - x/C)$ описывает негативное влияние плотности биоты на эффективность самовоспроизводства. В выражении v_{sin} множитель x соответствует бесполому типу размножения.

Скорость самовоспроизводства индивидуумов экосистемы, размножающейся половым путем, опишем функцией:

$$v_{sin} = xW, \quad W = kx(1 - x/C). \quad (5)$$

В (5) логистическая функция $v_{sin} = xW$, $W = kx(1 - x/C)$ описывает половой тип самовоспроизводства, в котором, как и в (4), множителем $(1 - x/C)$ учтено негативное влияние внешней среды на скорость размножения. Сомножитель x в W возникает в силу того, что в рамках модели половой тип самовоспроизводства подразумевает встречу двух особей.

Таким образом, всего, с учётом двух функционалов приспособленности и двух типов размножения будет рассмотрено четыре варианта моделей экосистем: два варианта для модели (1),(4) с бесполом типом размножения и функционалами приспособленности (3) и, аналогично, два варианта для модели (1),(5) с теми же функционалами приспособленности.

В работе мы ограничимся рассмотрением простейшего случая эволюции по единственному параметру D (относительная скорость гибели индивидуумов), полагая, что в (1) относительная скорость смертности Y равна D (закон смертности особей экосистемы). По предположению остальные параметры моделей (1),(4) и (1),(5), к которым относятся k и C , не подвержены мутационному изменению и эволюционному отбору. В дальнейшем, значения параметров k и C будем считать постоянными и, не ограничивая общности, равными 1. В результате дифференциальное уравнение, описывающее саморазвитие биоты, принимает вид:

$$\frac{dx}{dt} = x(W - D),$$

где $W = 1 - x$ для экосистемы, размножающейся бесполом путём, и $W = x(1 - x)$ для экосистемы, размножающейся половым путём.

1.4. Простейшие модели эволюции экосистемы

Приведём формулировки эволюционных уравнений с единственным эволюционным параметром D , которые следуют из (2), для двух функционалов приспособленности, определённых в (3). При этом производные по времени от F_1 и F_2 записываются в виде:

$$\frac{dF_i}{dt} = \frac{dF_i}{dx} \frac{dx}{dt} = \frac{dF_i}{dx} x(W - D), \quad \frac{\partial}{\partial D} \left(\frac{dF_i}{dt} \right) = -x \frac{dF_i}{dx}, \quad i = 1, 2.$$

Здесь $F_1 = W = 1 - x$, $F_2 = xW = x(1 - x)$ – бесполой тип размножения и $F_1 = W = x(1 - x)$, $F_2 = xW = x^2(1 - x)$ – половой тип размножения. В результате эволюционные уравнения, соответствующие функционалам приспособленности F_1 и F_2 , записываются в виде:

для бесполого типа размножения

$$\frac{dD}{dt} = p_u DW \frac{\partial}{\partial D} \frac{dF_1}{dt} = p_u D(1 - x)x, \quad (6)$$

$$\frac{dD}{dt} = p_u DW \frac{\partial}{\partial D} \frac{dF_2}{dt} = p_u D(1 - x)(2x - 1), \quad (7)$$

для полового типа размножения

$$\frac{dD}{dt} = p_u DW \frac{\partial}{\partial D} \frac{dF_1}{dt} = p_u Dx^2(1 - x)(2x - 1), \quad (8)$$

$$\frac{dD}{dt} = p_u DW \frac{\partial}{\partial D} \frac{dF_2}{dt} = p_u Dx^3(1 - x)(3x - 2). \quad (9)$$

Замыкают формулировки моделей развития экосистемы уравнения саморазвития биоты, которые рассматриваются совместно с уравнениями (6)–(9):

$$\frac{dx}{dt} = x(1 - x - D) \quad (10)$$

для бесполого типа размножения, и

$$\frac{dx}{dt} = x(x(1 - x) - D) \quad (11)$$

для полового типа размножения.

Таким образом, сформулированы четыре варианта моделей эволюции экосистем: (6),(10) и (7),(10) – для бесполого типа размножения, (8),(11) и (9),(11) – для полового типа размножения.

2. РЕЗУЛЬТАТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ

Изучение динамики функционирования рассматриваемых моделей экосистем, представленных автономными системами из двух уравнений с параметром $p > 0$, естественно связать с исследованием поведения фазовых траекторий в области $G = \{0 < x < 1, D > 0\}$, фазовой плоскости (x, D) . При этом координатами точек фазовых траекторий являются значения функций $x(t)$, $D(t)$, определяемых решением систем (6),(10), (7),(10), (8),(11) и (9),(11). Фазовый портрет систем с достаточно плотным заполнением определённой области G графиками фазовых траекторий, учитывающих поведение фазовых траекторий в окрестностях особых точек, даёт наглядное представление о типах особых точек и предельных свойствах решений автономных систем при $t \rightarrow \infty$ и, следовательно, об устойчивости предельных решений. С этой целью графики фазовых траекторий сопровождают стрелки, указывающие на

направление движения точки кривой с координатами $x(t)$, $D(t)$, отвечающее росту времени t .

Поведение фазовых траекторий автономных систем (6),(10), (7),(10), (8),(11) и (9),(11) определяется расположением и типом особых точек. Легко заметить, что расположение особых точек фазовых портретов систем не зависит от значения p и, кроме того, как будет показано в дальнейшем, тип особых точек не меняется, если $p > 1/2$. При выполнении этого условия фазовые портреты качественно имеют тот же вид, что и в рассмотренных примерах с конкретными значениями p .

2.1. Анализ модели динамики функционирования модели экосистемы с бесполом типом размножения

Эволюция, обусловленная функционалом F_1 . Система (6),(10) описывает динамику функционирования экосистемы с бесполом типом размножения, эволюция которой определяется функционалом приспособленности F_1 . На рисунке 1 представлен фазовый портрет системы (6),(10). Графики фазовых траекторий построены при $p = 1$.

Вид правых частей системы (6),(10) указывает, что прямая $x = 0$ в фазовой плоскости состоит из особых точек. Кроме того, имеется особая точка A с координатами $x = 1$, $D = 0$. Из стандартного анализа поведения фазовых траекторий, связанного с линеаризацией правых частей системы (6),(10) в окрестности точки A , следует, что независимо от p собственные числа матрицы коэффициентов линеаризованной системы равны 0 и -1 . Собственный вектор, соответствующий нулевому собственному числу, задаёт в фазовой плоскости направление с тангенсом угла, равным -1 , вдоль которого из точки A выходит фазовая траектория H , играющая роль сепаратрисы.

Как следует из рисунка 1, точки фазовых траекторий с координатами $x(t)$, $D(t)$ стремятся с ростом t к прямой $x = 0$, если точки начальных данных $x(0)$, $D(0)$ для решения системы (6),(10) расположены в области фазовой плоскости, расположенной над сепаратрисой H . При этом функция $x(t)$ монотонно убывает, а функция $D(t)$ монотонно возрастает. В области фазовой плоскости, расположенной под сепаратрисой, точки фазовых траекторий $x(t)$, $D(t)$ с ростом t также стремятся к прямой $x = 0$. При этом функция $D(t)$ монотонно растёт, а функция $x(t)$ стремится к нулю не обязательно монотонно в зависимости от положения начальной точки. Направление движения точек фазовых траекторий, отвечающее росту t , показывает, что стационарное решение $x = 0$ системы (6),(10) является устойчивым при $D > 1$ и неустойчивым при $D < 1$. Стационарное решение $x = 1$, $D = 0$ – неустойчиво.

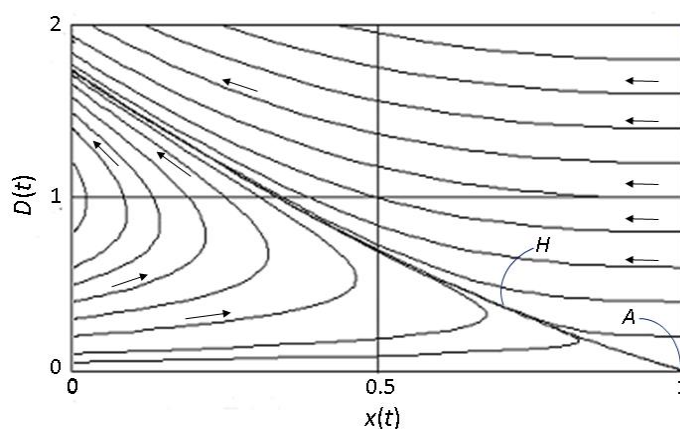


Рис. 1. Фазовый портрет системы дифференциальных уравнений (6),(10), $p = 1$. Результаты интегрирования системы (7), представленные семейством фазовых траекторий в области $G = \{0 < x < 1, D > 0\}$, H – сепаратриса, A – особая точка с координатами $x = 1$, $D = 0$. Стрелки указывают на направление движения точки кривой с координатами $x(t)$, $D(t)$ с ростом времени t .

Примеры поведения решения системы (6),(10) при $p = 1$ с различными расположенными начальными данными по отношению к сепаратрисе H приведены на рисунке 2. Графики функции $x(t)$ на рисунках 2,а и 2,б, на которых $x(t)$ с ростом t стремится к нулю, иллюстрируют вырождение и гибель биоты. Их поведение находится в соответствии с фазовым портретом на рисунке 1. На рисунке 2,а функция $D(t)$ монотонно растёт, а функция $x(t)$ монотонно стремится к нулю, а на рисунке 2,б при монотонном росте функции $D(t)$ функция $x(t)$ монотонно стремится к нулю после достижения максимального значения.

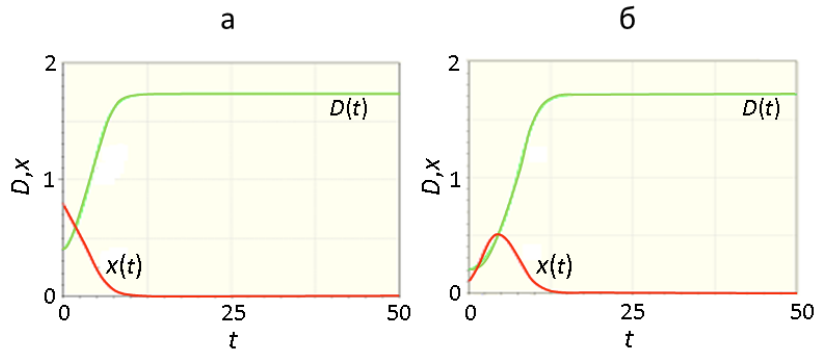


Рис. 2. Динамика эволюции экосистемы, размножающейся бесполом путём, предсказанная по модели (6),(10) для функционала приспособленности F_1 . Графики компонентов $x(t)$ и $D(t)$ построены для $p = 1$ при начальных данных: $x(0) = 0.8, D(0) = 0.4$ (а) и $x(0) = 0.1, D(0) = 0.2$ (б).

Таким образом, для функционала приспособленности F_1 наблюдается гарантированное вырождение и гибель биоты, так как с ростом t все решения уравнения (6),(10) с начальными данными из области G стремятся к стационарному решению $x = 0, D > 1$.

Эволюция, обусловленная функционалом F_2 . В этом случае динамика функционирования экосистемы с бесполом типом размножения описывается системой (7),(10). На рисунке 3 представлены графики фазовых траекторий, $p = 10$. Как и для системы (6),(10), вид правых частей системы (7),(10) указывает, что прямая $x = 0$ в фазовой плоскости состоит из особых точек. Особая точка A с координатами $x = 1, D = 0$ того же типа, что и на рисунке 1, т. е., собственные числа матрицы коэффициентов линеаризованной системы (7),(10) в окрестности точки A равны 0 и -1 . Из точки A выходит фазовая траектория H_1 , координаты точек которой $x(t), D(t)$, являющиеся решением системы (8), с ростом t стремятся к стационарным значениям – координатам особой точки $B = \{x = 1/2, D = 1/2\}$. Матрица линеаризованной системы (7),(10) в окрестности особой точки B имеет комплексно сопряженные собственные числа с отрицательной вещественной частью при $p > 1/2$ (в рассматриваемом случае $p = 10$). Таким образом, особая точка B – устойчивый фокус.

Среди фазовых траекторий выделяется траектория H_2 с началом в точке C_1 на прямой $x = 1$, которая в дальнейшем заканчивается в точке C_2 на прямой $x = 0$. Направление фазовых траекторий на рисунке 3 показывает, что точки всех траекторий, для которых начальные точки расположены выше графика траектории H_2 , стремятся с ростом t к прямой $x = 0$. Следовательно, стационарное решение $x = 0$ в этой области является устойчивым.

Если начальные точки расположены под графиком траектории H_2 , то с ростом t точки траекторий стремятся к устойчивому фокусу B . Таким образом, в этой области решение системы (7),(10) выходит на устойчивое стационарное решение, определяемое компонентами точки B . При этом стационарное решение $x = 0$ неустойчиво.

Примеры поведения решения системы (7),(10) при $p = 10$ в зависимости от расположения точек начальных данных в фазовой плоскости по отношению к графику фазовой траектории H_2 представлены на рисунке 4.

На рисунке 4,а приведены графики компонент $x(t)$ и $D(t)$ для случая, когда фазовая траектория выходит из точки начальных данных $x(0) = 0.9$, $D(0) = 5$, расположенной над графиком фазовой траектории H_2 , и, следовательно, стремится с ростом t к точке прямой $x = 0$, расположенной над точкой C_2 .

На рисунке 4,б приведены графики компонент, которые при $t = 0$ принимают значения $x(0) = 0.9$, $D(0) = 1.5$, т. е., точка начальных данных в фазовой плоскости расположена под H_2 . При этом компоненты решения системы (7),(10) с ростом t описывают затухающие колебания, стремясь к стационарному решению, компоненты которого в фазовой плоскости является координатами особой точки $B = \{x = 1/2, D = 1/2\}$, типа «устойчивый фокус».

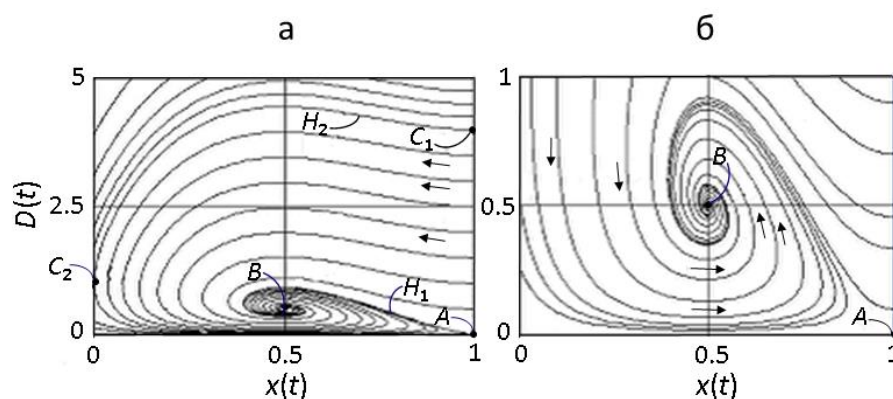


Рис. 3. Фазовый портрет системы дифференциальных уравнений (7),(10), где $p = 10$ (а), и его фрагмент (б) с более детальным представлением фазовых траекторий в окрестности особых точек A и B . Фазовая траектория H_2 , соединяющая точки C_1 и C_2 , служит границей двух областей: точки траектории, начинающейся с точек, расположенных выше графика H_2 , стремятся с ростом t к прямой $x = 0$, состоящей из особых точек, а точки траектории, у которых начальные точки расположены под графиком H_2 , с ростом t стремятся к устойчивому фокусу B .

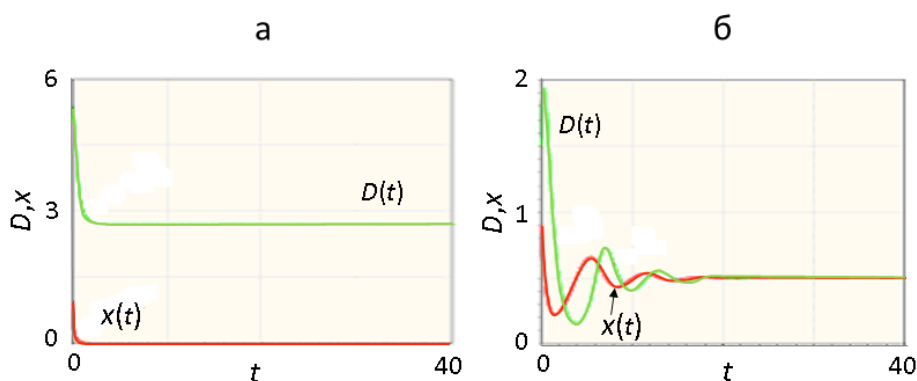


Рис. 4. Динамика эволюции экосистемы, размножающейся бесполом путём, предсказанная по модели (7),(10) для функционала приспособленности F_1 . Графики компонент $x(t)$ и $D(t)$ построены при $p = 10$ и начальных данных: а – $x(0) = 0.9$, $D(0) = 5$, б – $x(0) = 0.9$, $D(0) = 1.5$. На левом рисунке начальная точка фазовой траектории находится над графиком H_2 , на правом – под графиком H_2 .

Биологическая интерпретация результатов анализа моделей экосистемы с бесполом типом размножения. Выше показано, что если экосистема размножается бесполом путем, то у нее имеется единственный сценарий эволюции, в результате которого экосистема выходит на стационар.

Однако модели (6),(10) и (7),(10) имеют качественно разные типы стационаров. У модели (6),(10) единственным предельным устойчивым состоянием является вырожденный стационар $x = 0, D = 0.5$. Напротив, в модели (7),(10) наблюдается выход эволюционных траекторий на невырожденное стационарное решение $x = 0.5, D = 0.5$.

Т. е. из представленных данных следует, что только для экосистем, закон эволюции которых определяется функционалом F_2 , прогнозируется возможность устойчивого существования популяции в течение неограниченного времени, в то время как для экосистем, закон эволюции которых определяется функционалом F_1 , прогнозируется гарантированное вымирание.

В связи с этим встает вопрос об адекватности использования функционала F_1 при моделировании эволюции экосистем с бесполом типом размножения. Мы обсудим этот вопрос в разделе 2.3.

2.2. Анализ динамики функционирования модели экосистемы с половым типом размножения

Эволюция, обусловленная функционалом F_1 . Динамика функционирования экосистемы с половым типом размножения, эволюция которой определяется функционалами приспособленности F_1 , описывается системой (8),(11). Графики фазовых траекторий системы, $p = 100$, представлены на рисунке 5.

Фазовый портрет системы (8),(11) содержит особую точку $A = \{x = 1, D = 0\}$ того же типа, что и в системах (6),(10) и (7),(10). Из особой точки A выходит фазовая траектория H , точки которой с ростом t стремятся к особой точке $C = \{x = 0, D = 0\}$. Фазовая траектория H и прямая $D = 0$ ограничивают область R с замкнутыми фазовыми траекториями, окружающими особую точку $B = \{x = 0.5, D = 0.25\}$. Матрица линеаризованной системы (8),(11) в окрестности точки B имеет комплексно сопряженные собственные числа с нулевой вещественной частью при произвольном положительном значении p . Таким образом, особая точка B – центр.

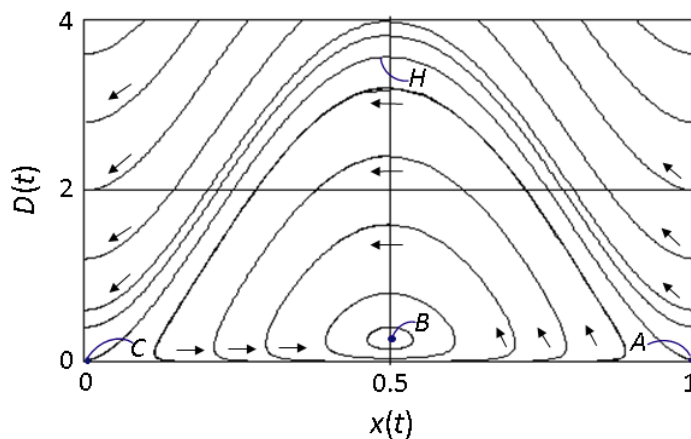


Рис. 5. Фазовый портрет системы дифференциальных уравнений (8),(11), где $p = 100$. Фазовая траектория H соединяет особые точки A и C , выделяя область R с замкнутыми фазовыми траекториями, окружающими особую точку B типа центр. Вне этой области замкнутые траектории отсутствуют, а точки траекторий стремятся с ростом t к прямой $x = 0$, состоящей из особых точек. Автоколебания системы (9), представленные замкнутыми фазовыми траекториями в области R , являются устойчивыми.

При начальных условиях из области R система (8),(11) описывает устойчивые периодические решения, представленные замкнутыми фазовыми траекториями. Вне области R точки фазовых траекторий стремятся с ростом t к прямой $x = 0$, состоящей из особых точек, которые устойчивы.

На рисунке 6 приведен пример циклического сценария поведения решения системы (8),(11) при конкретных начальных данных из области R (см. рис. 5).

Эволюция, обусловленная функционалом F_2 . Динамика функционирования экосистемы с половым типом размножения, эволюция которой определяется функционалами приспособленности F_2 описывается системой (9),(11), $p = 100$. Фазовый портрет системы представлен на рисунке 7. Описание фазового портрета системы (10) во многом совпадает с описанием фазового портрета системы (7),(10), поскольку поведение фазовых траекторий определяется особыми точками $A = \{x = 1, D = 0\}$ и $B = \{x = 2/3, D = 2/9\}$ того же типа. В данном случае из точки A выходит фазовая траектория H_1 , точки которой с ростом t стремятся к особой точке B .

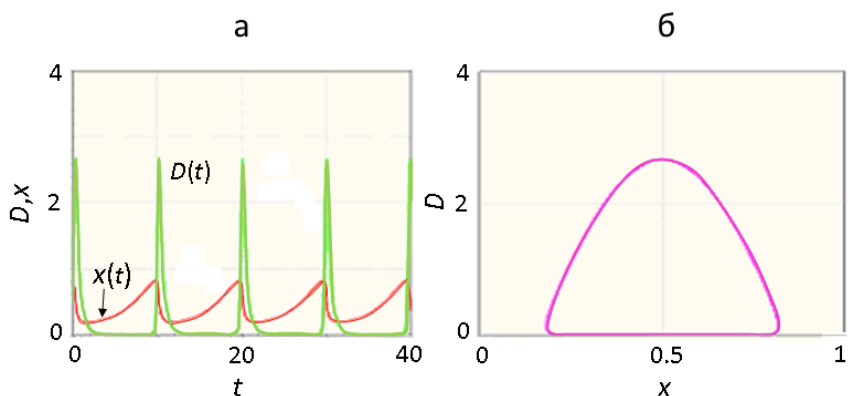


Рис. 6. Циклическая динамика эволюции экосистемы с половым типом размножения, предсказанная по модели (8),(11) для функционала приспособленности F_1 : **а** – графики компонент $x(t)$ и $D(t)$, описывающие периодическое решение, построены при $p = 100$ и начальных данных $x(0) = 0.8$, $D(0) = 0.5$; **б** – это же решение в фазовой плоскости.

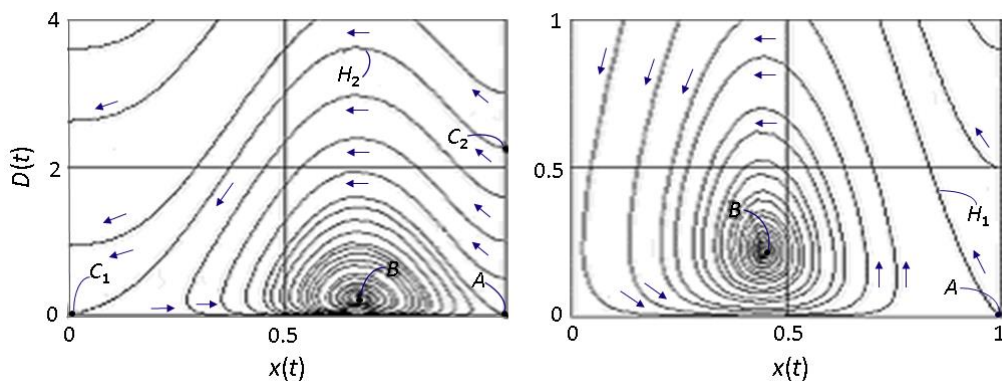


Рис. 7. Фазовый портрет системы дифференциальных уравнений (9),(11), где $p = 100$ (**а**), и его фрагмент (**б**) с более детальным представлением фазовых траекторий в окрестности особой точки B типа «устойчивый фокус». Точки фазовой траектории H_1 , выходящей из особой точки A , стремятся с ростом t к особой точке B . Точки фазовой траектории H_2 , начинающейся в точке C_1 стремятся с ростом t к особой точке C_2 и, таким образом, фазовая траектория H_2 , является границей двух областей: точки траекторий с начальными точками, расположенными выше графика H_2 , стремятся с ростом t к прямой $x = 0$, состоящей из особых точек, а точки траектории с начальными точками, расположенными под графиком H_2 , с ростом t стремятся к устойчивому фокусу B .

На прямой $x = 1$ существует точка C_1 такая, что фазовая траектория H_2 , выходящая из точки C_1 , с ростом t точки стремится к особой точке $C_2 = \{x = 0, D = 0\}$. Направление фазовых траекторий на рисунке 7 показывает, что точки всех траекторий, для которых начальные точки расположены выше графика траектории H_2 , стремятся с ростом t к прямой $x = 0$. Следовательно, в этой области стационарное решение $x = 0$ является

устойчивым. Если начальные точки расположены ниже графика траектории H_2 , то с ростом t точки траекторий стремятся к особой точке B .

На рисунке 8 приведены примеры, которые иллюстрируют два сценария поведения решения системы (9),(11), в зависимости от выбора начальных данных, т. е. начальной точки фазовой траектории в фазовой плоскости с координатами $x(0)$ и $D(0)$ (см. рис. 7).

На рисунке 8,а приведены графики компонентов $x(t)$ и $D(t)$ решения системы (9),(11) с начальными данными $x(0) = 0.9$, $D(0) = 3$. В этом случае, как следует из фазового портрета на рисунке 7, начальная точка фазовой траектории находится над графиком фазовой траектории H_2 . При этом точки фазовой траектории с координатами $x(t)$, $D(t)$, с ростом t стремятся к стационарному решению, которое в фазовой плоскости представлено точкой на прямой $x = 0$, расположенной выше особой точки $C_2 = \{0, 0\}$.

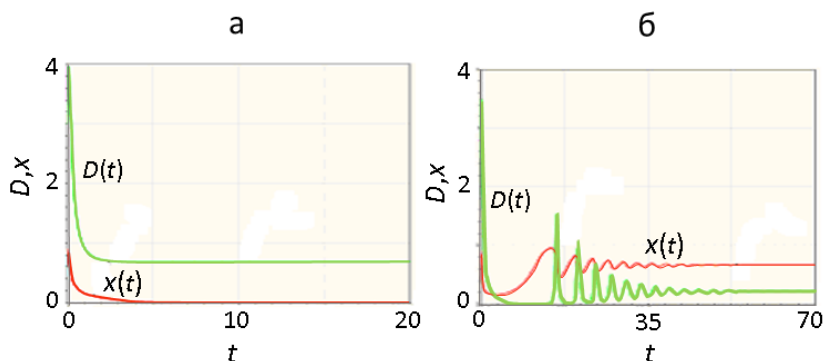


Рис. 8. Динамика эволюции экосистемы с половым типом размножения, предсказанная по модели (9),(11), для функционала приспособленности F_2 , $p = 100$: **а** – начальная точка $x(0) = 0.9$, $D(0) = 3$ расположена выше фазовой траектории H_2 ; **б** – начальная точка $x(0) = 0.9$, $D(0) = 2.5$ расположена ниже фазовой траектории H_2 .

На рисунке 8,б, представлено решение системы (9),(11) с начальными данными $x(0) = 0.9$, $D(0) = 2.5$. Поскольку начальная точка фазовой траектории находится под графиком фазовой траекторией H_2 , то компоненты решения системы (9),(11), описывая затухающие колебания, с ростом t стремятся к стационарному решению, которое в фазовой плоскости представлено особой точкой $B = \{x = 2/3, D = 2/9\}$ типа «устойчивый фокус».

Биологическая интерпретация результатов анализа моделей экосистемы с половым типом размножения. Выше показано, что если экосистема, размножающаяся половым путем, эволюционирует в соответствии с системой (9),(11), то у нее имеется единственный сценарий эволюции, в результате которого состояние экосистемы стремится (возможно, через затухающие колебания) к единственному ненулевому стационару. В этом случае для экосистемы прогнозируется неограниченное время функционирования в области некоторого устойчивого стационара. Циклическое поведение у такой системы может быть только на начальном этапе. В дальнейшем автоколебания, которые определяются внутренними условиями, у нее должны отсутствовать.

Напротив, если экосистема эволюционирует в соответствии с моделью (8),(11), то возможны два сценария эволюции. Первый сценарий ведет к вырождению, гибели системы. Этот сценарий аналогичен сценарию вырожденной эволюции экосистемы, размножающейся неполовым путем, который прогнозируется системой (6),(10). Второй сценарий развивается в форме возникновения автоколебаний. В этом состоянии система может находиться неограниченное время, не вырождаясь. При этом каждая точка из области колебаний принадлежит циклу. Данный сценарий качественно подобен циклическому режиму изменения разнообразия морской биоты,

наблюдавшемся в палеонтологической летописи Земли последних 500 млн. лет её эволюции [12–16].

2.3 Об адекватности использования функционала F_1 при моделировании эволюции экосистем с бесполом типом размножения

В разделах 2.1 и 2.2 мы представили результаты анализа простейших моделей развития больших экосистем (6),(10), (7),(10), (8),(11) и (9),(11), законы эволюции которых определяются функционалами приспособленности F_1 (имеет смысл удельной эффективности самовоспроизводства экосистемы) и F_2 (имеет смысл абсолютной эффективности самовоспроизводства экосистемы), соответственно. В результате были получены данные, что в модели (6),(10), описывающей эволюцию экосистемы с бесполом типом размножения по функционалу F_1 , наблюдается гарантированное вырождение (гибель) популяции. Одновременно, для этого же функционала в модели (8),(11), описывающей экосистемы с половым типом размножения, наблюдается наличие области незатухающей циклической эволюции, что свидетельствует об адекватности использования функционала F_1 для описания циклической эволюции «половых» экосистем.

Поскольку микробные сообщества, по крайней мере, цианобактерии, устойчиво существуют и развиваются, как минимум два миллиарда лет [1] и размножаются по бесполому типу, то возникает законный вопрос: является ли прогноз о вырождении экосистем, развивающихся в соответствии с моделью (6),(10), свидетельством того, что функционал F_1 не может использоваться для моделирования эволюции экосистем, размножающихся по бесполому типу? Предположим, что это так. Тогда в рамках рассмотренных моделей, таковым является функционал F_2 . Действительно, согласно представленным результатам (см. раздел 2.2), он обеспечивает сколь угодно длительное, устойчивое невырожденное стационарное существование «бесполой» экосистемы. В результате приходим к необходимости поиска биологических аргументов для объяснения различий законов эволюции экосистем, размножающихся по бесполому (определяется функционалом F_2) и половому (определяется функционалом F_1). Поскольку, биологические предпосылки для этого нам не известны, то мы склонны полагать, что законы эволюции для обоих типов экосистем задаются одинаковыми по биологическому смыслу функционалами. Поскольку только при использовании функционала F_1 в модели эволюции экосистемы, размножающейся по половому типу, наблюдается циклический режим эволюции, наблюдаемый в палеонтологической летописи Земли в течение последних 500 млн. лет её эволюции [12–16], то мы полагаем, что и для экосистем, размножающихся по бесполому типу, из двух функционалов приспособленности F_1 и F_2 наиболее соответствующим природе протекающих на Земле эволюционных процессов является функционал F_1 .

Исходя из этого, мы полагаем, что вырождение экосистемы, наблюдаемое для модели (6),(10), может быть связано с излишней простотой данной модели. Т. е. функционал F_1 обеспечивает гомеостаз, но на уровне вырождения. Чтобы исключить вырождение, необходимо усложнить модель. Простейший вариант – ввести в модель предположение, что параметр D имеет верхнюю границу значения D_{\max} , определяемую физиологическими и физическими условиями обитания, и оно меньше максимальной удельной скорости самовоспроизводства, которое в модели (6),(10), равно 1, т. е. $D \leq D_{\max} < 1$. Введя это ограничение мы получили у системы (6),(10) невырожденный стационар при $x = 1 - D_{\max}$, $D = D_{\max}$.

2.4 Гипотезы об эволюционном стазисе и циклическом развитии больших экосистем

Полученные результаты позволяют выдвинуть следующие гипотезы:

I. Гипотеза о стазисе экосистем, размножающихся бесполом путем

Экосистемы, в которых доминирует бесполой тип размножения, в условиях постоянства внешних условий эволюционируют в режиме стазиса, основной характеристикой которого является относительное постоянство видового разнообразия.

II. Гипотеза о циклическом развитии экосистем, размножающихся половым путем

Экосистемы, в которых доминирует половой тип размножения, в условиях постоянства внешних условий демонстрируют циклический режим эволюции, основной характеристикой которого является значительное колебание видового разнообразия.

Из этих гипотез также следует, что Кембрийский взрыв многообразия является переходной зоной, в течение которого сформировались большие экосистемы, в которых половой способ размножения, требующий встречи двух особей, является доминирующим.

К таким экосистемам относится морская биота фанерозоя, относительно которой к настоящему времени собраны наиболее полные данные, демонстрирующие цикличность развития данной экосистемы в последние 500 млн. лет [12–16].

3. ОБСУЖДЕНИЕ

Не вызывает сомнения, что биота Земли, как глобальная экосистема, является системой динамической, открытой и нелинейной на всех уровнях ее организации, от популяционного до планетарного, однако на каждом уровне имеются свои факторы, влияющие на ее функционирование. С этой точки зрения, объяснение глобальных периодических колебаний разнообразия живых организмов, наблюдаемых в палеонтологической летописи Земли в последние 500 млн. лет [12–16], исключительно внешними (абиотическими) факторами, не представляется единственно возможным вариантом решения данной эволюционной проблемы.

Да, отдельные эпизоды глобальных (катастрофических) вымираний биоты в истории планеты совпадают с воздействием внешних факторов. Например, к таковым могут относиться падения мега-астероидов или вулканическая деятельность в определенном регионе планеты [6–10]. Но могут ли они определять периодичность (цикличность) вымираний? Тот факт, что вслед за этими воздействиями наблюдается вымирание, еще не объясняет явления периодичности вымираний, которые в течение 500 млн. лет наблюдались не менее шести раз и, как показано, средняя длительность одного цикла (между вымираниями) равняется $\sim 62 \pm 3$ млн. лет [16]. Более того, в истории планеты есть примеры серьезных внешних воздействий без последующего вымирания, и есть вымирания, которым не предшествуют глобальные внешние катастрофы [Цит. по: 11, С. 973].

С другой стороны, необходимо отдавать себе отчет в том, что такие внешние абиотические воздействия, как глобальное изменение климата [3, 4, 18] и уровня моря [5], повышение вулканической активности в планетарном масштабе [6, 7], могут накладывать на динамику развития биоты в целом свой отпечаток, в том числе и вызывать массовые вымирания, поскольку они суть проявления функционирования динамических систем более высокого планетарного порядка, нежели экосистемы, даже такого уровня, как морская биота или наземная в целом. Однако детальное обсуждение возможностей возникновения наблюдаемой в фанерозое периодичности в динамике разнообразия (морской) биоты с точки зрения планетарных воздействий и солнечной активности не позволило определить природу неизвестного периодического абиотического процесса, который мог бы лежать в основе, наблюдаемой в фанерозое, периодичности биоты [16].

Альтернативной гипотезе внешних воздействий является гипотеза, согласно которой наблюдаемая периодичность колебаний разнообразия видов на планете, является результатом (следствием) реализации внутренних законов развития больших экосистем. Очевидно, что проверка данной гипотезы подразумевает выявление внутренних законов саморазвития больших экосистем, которые порождают в них колебательную динамику. О возможности существования таких причин указывалось в работах Маркова А.В. с соавторами по моделированию динамики фанерозойской морской биоты [19–21]. И хотя в этих работах внутренние причины периодичности вымираний не исследовались, а глобальные вымирания вводились в модель как данность, обсуждая результаты моделирования, авторы отмечали, что причины «этапности» следует искать в структуре развивающихся сообществ [20]. При этом обращалось внимание на тот факт, что формы жизни, размножающиеся по половому типу, обладают повышенной способностью к адаптивной диверсификации [21]. Однако до настоящего времени гипотеза внутренних причин не имеет конструктивного решения.

В представленной работе исследовались законы эволюции экосистем методами математического моделирования. Была разработана серия простейших логистических моделей эволюции экосистемы, в которых в самом общем виде были описаны законы ее размножения и гибели. В моделях рассмотрены два типа размножения: бесполой, характерный для прокариот, и половой, присущий высшим организмам, как животным, так и растениям. Эволюционный процесс описан как процесс саморазвития экосистемы, в течение которого происходит локальное возрастание приспособленности особей к условиям существования вследствие мутационной изменчивости.

На основании анализа динамики функционирования такой модели эволюции биоты были высказаны гипотезы, согласно которым экосистемы, размножающиеся бесполом и половым типами, реализуют разные эволюционные законы саморазвития. Эти различия обусловлены именно различиями в типах самовоспроизводства: «бесполое» экосистемы демонстрируют стазис, а «половые» экосистемы эволюционируют циклически.

Цикличность экосистем с половым типом размножения ярко проявлена в динамике изменения переменной x . Если принять во внимание фрактальность эволюции [22], которая выражается в подобии законов, управляющих динамикой изменения плотности популяции, разнообразия видов, родов и более высоких таксонов на разных временных масштабах, то, принимая в расчетах по модели (8),(11) за единицу времени интервал примерно пять млн. лет, не составляет труда подобрать значения параметров, при которых функция $x(t)$, которая на таких временных масштабах интерпретируется как относительное родовое разнообразие, на качественном уровне вполне удовлетворительно совмещается с колебательной динамикой изменения разнообразия родов живых организмов в палеонтологической летописи Земли (рис. 9, розовая кривая).

Таким образом, постоянство разнообразия в докембрии [1] мы объясняем доминированием в этот период развития биоты бесполого способа размножения, а наблюдаемую в палеонтологической летописи последних пятисот млн. лет незатухающую периодичность [12–16] – доминированием полового типа размножения, которые являются следствием внутренних нелинейных законов развития живых организмов на Земле.

Т. е., переход от стазиса к циклической эволюции мы связываем с появлением в докембрии нового, полового типа размножения, который в кембрийский период 630–530 млн. лет назад привел к формированию больших экосистем, в которых половой тип размножения занял доминирующее положение, и это привело к формированию в таких системах колебательного типа функционирования. С этой точки зрения, нет

необходимости прибегать к использованию внешних факторов для объяснения цикличности развития в фанерозойский период [12–16].

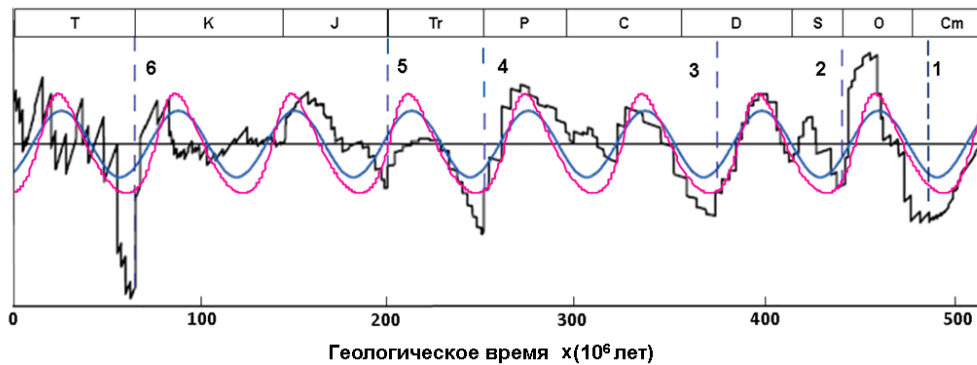


Рис. 9. Динамика разнообразия морской биоты в фанерозое (черная кривая [Привод. по: 16, С. 208]) и переменной $x(t)$ (розовая линия), рассчитанной по модели (10) с параметрами $p = 25$, $x_0 = 0.6$, $D_0 = 0.1$. Сверху указаны основные геологические периоды, согласно [2]; вертикальной прерывистой чертой показаны времена описанных шести глобальных вымираний биоты на Земле: 1 – в позднем Кембрии, 2 – на границе Ордовика и Силура, 3 – в позднем Девоне, 4 – на границе Перми и Триаса, 5 – на границе юрского периода и Триаса; 6 – на границе Мела и Палеогена. Синяя кривая – синусоида [Привод. по: 16, С. 208].

Высказанные гипотезы не отвергают возможности внешних воздействий, в том числе, подобных документированным в палеонтологической летописи: падение астероида ~ 65 млн. лет назад [8–10], трапповые извержения ~ 200 млн. лет назад [23], глобальное изменение климата на Земле – оледенение Гондваны [24, 25] ~ 440 млн. лет назад и другие явления, которые способны кардинально менять динамику функционирования экосистем.

Если подходить строго, то практически для всех основных массовых вымираний, зарегистрированных в палеонтологической летописи Земли (см. рис. 9) описан набор абиогенных факторов, которые могли бы быть причиной наблюдаемых явлений, возможно за исключением девонского вымирания (рис. 9, вертикальная штрих-линия 3), когда неожиданно исчезли почти все бесчелюстные. Однако в целом они не объясняют их периодичности [12–16].

Более того, эти документированные внешние воздействия достаточно разнообразны и единой точки зрения на причины тех или иных вымираний до сих пор нет. Это касается и вымирания на границе Мела и Палеогена (рис. 9, вертикальная штрих-линия б) [7–11, 18, 26], и вымирания на границе Юрского периода и Триаса (рис. 9, вертикальная штрих-линия 5) [18, 23, 29–33], и вымирания в поздней Перми (рис. 9, вертикальная штрих-линия 4) [6, 34–36].

Эти данные не доказывают, но и не опровергают, предположение о том, что наблюдаемая в палеонтологической летописи Земли периодичность вымираний может быть отражением внутренней структуры биоты, эволюционирующей в направлении увеличения приспособленности. Но они дают серьезные основания для этой гипотезы, особенно если учесть наличие в истории планеты примеров серьезных внешних воздействий без последующего вымирания [Цит. по 11, С. 973].

Также необходимо отметить, что последнее массовое вымирание наблюдалось около 65 млн. лет назад и, если выявленная периодичность в разнообразии биоты, которая составляет 62 ± 3 млн. лет [16], определяется внутренними свойствами данной экосистемы, то, независимо от сложившихся внешних условий, мы должны наблюдать очередное значительное снижение биоразнообразия на Земле. И то, что это происходит, не подлежит сомнению [37, 38].

Работа выполнена в рамках государственного задания по проекту № 0324-2016-0008 и при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант № 16-01-00237а). Мы благодарим Татьяну Калымбетову и Алену Моисееву за техническую поддержку работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Butterfield N.J. Macroevolution and macroecology through deep time. *Palaeontology*. 2007. V. 50. Part 1. P. 41–55.
2. Raup D.M., Sepkoski J.J. Jr. Mass extinctions in the marine fossil record. *Science*. 1982. V. 215. № 4539. P. 1501–1503.
3. MacLeod N. The causes of Phanerozoic extinctions. In: *Evolution on Planet Earth*. Eds. Rothschild L., Lister A. London: Academic Press, 2003. P. 253–277.
4. Huey R.B., Ward P.D. Hypoxia, global warming, and terrestrial late Permian extinctions. *Science*. 2005. V. 308. № 5720. P. 398–401.
5. Peters S.E. Environmental determinants of extinction selectivity in the fossil record. *Nature*. 2008. V. 454. № 7204. P. 626–629.
6. Wignall P.B., Sun Y., Bond D.P., Izon G., Newton R.J., Védrine S., Widdowson M., Ali J.R., Lai X., Jiang H., Cope H., Bottrell S.H. Volcanism, mass extinction, and carbon isotope fluctuations in the Middle Permian of China. *Science*. 2009. V. 324. № 5931. P. 1179–1182.
7. Courtillot V., Fluteau F. Cretaceous extinctions: the volcanic hypothesis. *Science*. 2010. V. 328. № 5981. P. 973–974.
8. Alvarez L.W., Alvarez W., Asaro F., Michel H.V. Extraterrestrial cause for the cretaceous–tertiary extinction. *Science*. 1980. V. 208. № 4448. P. 1095–1108.
9. Alvarez L.W., Alvarez W., Asaro F., Michel H.V. Asteroid extinction hypothesis. *Science*. 1981. V. 211. № 4483. P. 654–656.
10. Schulte P., Alegret L., Arenillas I., Arz J.A., Barton P.J., Bown P.R., Bralower T.J., Christeson G.L., Claeys P., Cockell C.S. et al. The Chicxulub asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous–Paleogene boundary. *Science*. 2010. V. 327. № 5970. P. 1214–1218.
11. Archibald J.D., Clemens W.A., Padian K., Rowe T., Macleod N., Barrett P.M., Gale A., Holroyd P., Sues H.D., Arens N.C. et al. Cretaceous extinctions: multiple causes. *Science*. 2010. V. 328. № 5981. P. 973.
12. Raup D.M., Sepkoski J.J. Periodicity of extinctions in the geologic past. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1984. V. 81. № 3. P. 801–805.
13. Raup D.M., Sepkoski J.J. Jr. Periodic extinction of families and genera. *Science*. 1986. V. 231. P. 833–836.
14. Sepkoski J.J. Jr. Extinctions of life. *Los Alamos Sci*. 1988. V. 16. P. 36–49.
15. Sepkoski J.J. Jr. Periodicity in extinction and the problem of catastrophism in the history of life. *J. Geol. Soc. London*. 1989. V. 146. P. 7–19.
16. Rohde R.A., Muller R.A. Cycles in fossil diversity. *Nature*. 2005. V. 434. № 7030. P. 208–210.
17. Sznajd-Weron K., Weron R.L. A new model of mass extinctions. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*. 2001. V. 293. № 3–4. P. 559–565.
18. Guex J., Pilet S., Müntener O., Bartolini A., Spangenberg J., Schoene B., Sell B., Schaltegger U. Thermal erosion of cratonic lithosphere as a potential trigger for mass–extinction. *Sci. Rep.* 2016. V. 6. Article No. 23168. doi: [10.1038/srep23168](https://doi.org/10.1038/srep23168).
19. Markov A.V. Dynamics of the marine faunal diversity in the phanerozoic: a new approach. *Paleontol. J.* 2001. V. 35. № 1. P. 1–9.
20. Марков А.В. Новый подход в моделировании динамики разнообразия фанерозойской морской биоты. *Журнал общей биологии*. 2001. Т. 62. № 6. С. 460–471.

21. Марков А.В., Коротаев А.В. Динамика разнообразия фанерозойских морских животных соответствует модели гиперболического роста. *Журнал общей биологии*. 2007. Т. 68. № 1. С. 3–18.
22. Dieckmann U., Law R. The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic ecological processes. *J. Math. Biol.* 1996. V. 34. № 5–6. P. 579–612.
23. Marzoli A., Renne P.R., Piccirillo E.M., Ernesto M., Bellieni G., De Min A. Extensive 200-million-year-Old continental flood basalts of the central atlantic magmatic province. *Science*. 1999. V. 284. № 5414. P. 616–618.
24. Finnegan S., Bergmann K., Eiler J.M., Jones D.S., Fike D.A., Eisenman I., Hughes N.C., Tripathi A.K., Fischer W.W. The magnitude and duration of Late Ordovician-Early Silurian glaciation. *Science*. 2011. V. 331. № 6019. P. 903–906.
25. Finnegan S., Heim N.A., Peters S.E., Fischer W.W. Climate change and the selective signature of the Late Ordovician mass extinction. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2012. V. 109. № 18. P. 6829–6834.
26. Keller G., Adatte T., Pardo A., Bajpai S., Khosla A., Samant B. Cretaceous extinctions: evidence overlooked. *Science*. 2010. V. 328. № 5981. P. 974–975.
27. Olsen P.E. Giant lava flows, mass extinctions, and mantle plumes. *Science*. 1999. V. 284. P. 604–605.
28. Hallam A., Wignall P.B. Mass extinctions and sea-level changes. *Earth Sci. Rev.* 1999. V. 48. P. 217–250.
29. McElwain J.C., Beerling D.J., Woodward F.I. Fossil plants and global warming at the Triassic-Jurassic boundary. *Science*. 1999. V. 285. P. 1386–1390.
30. Tanner L.H., Hubert J.F., Coffey B.P., McInerney D.P. Stability of atmospheric CO₂ levels across the Triassic/Jurassic boundary. *Nature*. 2001. V. 411. № 6838. P. 675–677.
31. Beerling D. CO₂ and the end-Triassic mass extinction. *Nature*. 2002. V. 415. № 6870. P. 386–387.
32. Petersen H.I., Lindström S. Synchronous wildfire activity rise and mire deforestation at the triassic-jurassic boundary. *PLoS One*. 2012. V. 7. № 10. Article No. e47236.
33. Bacon K.L., Belcher C.M., Haworth M., McElwain J.C. Increased atmospheric SO₂ detected from changes in leaf physiognomy across the Triassic-Jurassic boundary interval of East Greenland. *PLoS One*. 2013. V. 8. № 4. Article No. e60614.
34. Knoll A.H., Bambach R.K., Canfield D.E., Grotzinger J.P. Comparative Earth history and Late Permian mass extinction. *Science*. 1996. V. 273. P. 452–457.
35. Shen Y., Farquhar J., Zhang H., Masterson A., Zhang T., Wing B.A. Multiple S-isotopic evidence for episodic shoaling of anoxic water during Late Permian mass extinction. *Nat. Commun.* 2011. V. 2. Article No. 210. doi: [10.1038/ncomms1217](https://doi.org/10.1038/ncomms1217).
36. Song H., Wignall P.B., Chu D., Tong J., Sun Y., Song H., He W., Tian L. Anoxia/high temperature double whammy during the Permian-Triassic marine crisis and its aftermath. *Sci. Rep.* 2014. V. 4. Article No. 4132. doi: [10.1038/srep04132](https://doi.org/10.1038/srep04132).
37. Barnosky A.D., Matzke N., Tomiya S., Wogan G.O., Swartz B., Quental T.B., Marshall C., McGuire J.L., Lindsey E.L., Maguire K.C., Mersey B., Ferrer E.A. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*. 2011. V. 471. № 7336. P. 51–57. doi: [10.1038/nature09678](https://doi.org/10.1038/nature09678).
38. Ceballos G., Ehrlich P.R., Barnosky A.D., García A., Pringle R.M., Palmer T.M. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Sci. Adv.* 2015. V. 1. № 5. Article No. e1400253. doi: [10.1126/sciadv.1400253](https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253).

Рукопись поступила в редакцию 16.02.2017.
Дата опубликования 10.04.2017.