

## Глава 5

# Динамика популяций

Группа подобных организмов, связанных друг с другом процессами кооперации и воспроизводства, образует сложную динамическую структуру – *популяцию*. На определенной территории может существовать одновременно, образуя более сложную динамическую структуру – *экосистему*, огромное число популяций животных, растений и микроорганизмов. Строго говоря, следует рассматривать систему биологических популяций совместно как *биоценоз* (*biocoenosis*) или даже как систему биологических популяций совместно с органическими и неорганическими веществами в их окружающей среде, то есть то, что называется *биогеоценозом* (*biogeocoenosis*), так что реальная динамика даже единственной популяции оказывается достаточно сложной: математическая модель экосистемы может содержать очень много переменных. Однако удобно начать с изучения упрощенных математических моделей отдельных популяций, принимая во внимание другие популяции и окружающую среду через некоторые средние параметры, или же рассматривать таким же образом несколько взаимодействующих популяций. При самом простом подходе, характеристикой популяции является численность особей, и динамика популяции рассматривается как динамика численности особей в популяции.

Можно говорить о популяции как о чем-то целом: особи популяции находятся в близких отношениях друг с другом. Существует некоторый обмен сообщениями между членами популяции, и каждый индивидуум в популяции играет свою роль в соответствии с поведением других индивидуумов. Существует иерархия ролей в каждой популяции. Это особенно ясно замечено в такой сложно организованной популяции, как популяция человека.

## 5.1 Динамика отдельной популяции

Хотя никакая популяция не может существовать без окружающей среды, от которой она получает ресурсы для проживания, можно рассматривать динамику отдельной популяции, если ввести некоторые средние характеристики влияния среды и окружающих популяций.

### 5.1.1 Балансовое уравнение

Изменение в размере популяции, который мы описываем единственной переменной  $N$ , определяется четырьмя основными демографическими процессами: рождение, смерть, иммиграция, и эмиграция. Мы опускаем на время процессы перемещения особей (процессы иммиграции и эмиграции), так что изменение в численности особей в популяции в течение определенного временного интервала определяется уравнением баланса

$$\frac{dN}{dt} = B - D. \quad (5.1)$$

В этом уравнении, величины  $B$  и  $D$ , соответственно, числа особей, рожденных и умерших за единицу времени. Чтобы сделать уравнение более полезным, удобно ввести относительные количества – коэффициенты рождения и смертности, соответственно,

$$b = \frac{B}{N}, \quad d = \frac{D}{N}. \quad (5.2)$$

Теперь, уравнение баланса (5.1) может быть написано в другой форме, с которой удобно начинать описывать (Lotka, 1925; Volterra, 1931; Murray, 1989) изменение численности популяции

$$\frac{dN}{dt} = (b - d)N. \quad (5.3)$$

Форма уравнения (5.3) является весьма общей, и это уравнение может быть применено к любой биологической популяции. Однако коэффициенты  $b$  и  $d$  определены обстоятельствами жизни особей и окружающей средой, в которой обитают особи популяции. Так, эти коэффициенты могут зависеть от числа особей той же самой популяции  $N$  и/или от некоторых дополнительных переменных, и мы должны решить, от каких характеристик окружающей среды зависит темп роста популяции  $b - d$ .

### 5.1.2 Экспоненциальный рост

Темп роста является внутренней характеристикой популяции, и в самом простом случае, когда популяция развивается при изобилии пищи, пространства и других ресурсов, можно предположить, что темп роста является постоянным

$$b - d = r.$$

Тогда, уравнение (5.3) определяет решение

$$N(t) = N(0) \exp rt. \quad (5.4)$$

Можно наблюдать, что некоторые популяции в течение ограниченного периода развиваются по экспоненциальному закону, который, конечно не может быть справедлив в течение всего времени развития. Чтобы описать эмпирические зависимости, можно предположить, что темп роста зависит от времени, но это не решение проблемы: зависимость от времени должна быть включены через некоторые переменные.

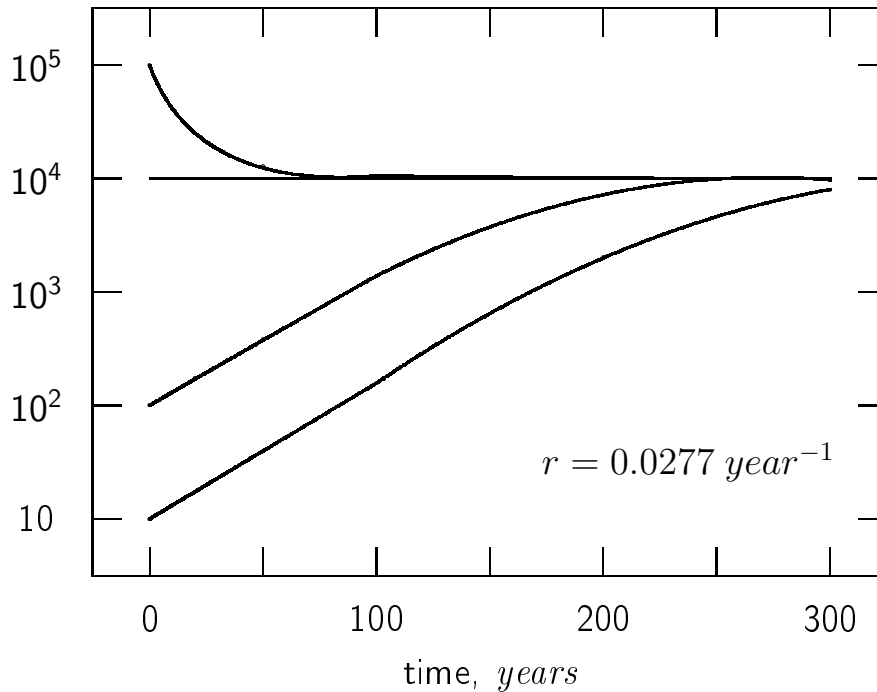
### 5.1.3 Ограниченный рост – логистическая кривая

Во многих случаях рост популяции ограничен некоторыми факторами (пища, ограниченность ареала обитания, болезни и т. д.), которые определяют некоторое предельное постоянное значение численности  $\bar{N}$ . В этом случае коэффициент рождаемости-смертности не постоянен и может быть аппроксимирован в виде

$$b - d = r \left( 1 - \frac{N}{\bar{N}} \right). \quad (5.5)$$

Это предположение определяет известное уравнение Ферхюльста-Пёрла (Verhulst, 1838; Pearl, 1927; см. также, например, Murray, 1989), которое имеет вид

$$\frac{dN}{dt} = r \left( 1 - \frac{N}{\bar{N}} \right) N, \quad (5.6)$$



**Figure 5.1** Эволюция численности популяции

Траектории эволюции, вычисленные по уравнению (5.6), приближаются к линии  $N = \bar{N}$  сверху при  $N > \bar{N}$  или снизу при  $N < \bar{N}$ . Вычисления выполнены при  $r = 0.0277 \text{ year}^{-1}$ ,  $\bar{N} = 10^4$ , и различных начальных значениях  $N(0)$ .

где  $r$  есть внутренняя, биологическая скорость роста популяции – постоянная Мальтуса.

Уравнение (5.6) имеет стационарную точку  $\bar{N}$ , которая устойчива, поскольку  $\frac{dN}{dt} < 0$  при  $N > \bar{N}$  и  $\frac{dN}{dt} > 0$  при  $N < \bar{N}$ . Уравнение (5.5) описывает набор ограниченных траекторий, все траектории приближаются к асимптотической линии  $N = \bar{N}$ , как это показано на Рис. 5.1.

Явное решение уравнения (5.6) может быть легко найдено, если записать это уравнение в виде

$$\frac{dN}{N} - \frac{dN}{N - \bar{N}} = r dt.$$

Интегрирование этого соотношения, при  $N < \bar{N}$  и  $N > \bar{N}$ , дает, соответственно, решения

$$\ln N - \ln(\bar{N} - N) = rt + \ln A$$

$$\ln N - \ln(N - \bar{N}) = rt + \ln A$$

Можно выразить величину  $A$  через начальное значение  $N(0)$ , так что имеем

$$N(t) = \frac{\bar{N} N(0) \exp rt}{\bar{N} - N(0) + N(0) \exp rt}. \quad (5.7)$$

Эта формула верна как для  $N < \bar{N}$ , так и  $N > \bar{N}$ . График решения – логистические кривые – изображены на Рис. 5.1. При малых временах численность популяции изменяется как

$$N(t) = N(0) \left[ 1 + \left( 1 - \frac{N(0)}{\bar{N}} \right) rt \right]. \quad (5.8)$$

При больших временах, когда  $t \rightarrow \infty$ , в любом случае численность имеет предельное значение  $\bar{N}$ .

#### 5.1.4 Миграция

Особи популяции распределены по определенной области, как говорят, *области среды обитания с площадью  $S$* , и особи популяции при равной численности, но обитающие на различных по площади областях, находятся в различных ситуациях, хотя бы потому, например, что доступные ресурсы зависят от размера области. Чтобы сформулировать закон развития, независимый от размера области, нужно рассмотреть, вместо общего числа особей  $N$ , плотность заселения  $n = N/S$ , которая является, конечно, функцией времени и пространственных координат

$$n = n(t, x, y).$$

Законы развития, обсуждаемые в предыдущем разделе, следует считать локальными законами, в то время как коэффициенты  $b$  и  $d$  сохраняют значение чисел рождения и смерти для одной особи, относящиеся к определённой области. Коэффициент самоотравления также понимается как относящийся к определённой области. Теперь, следует принять во внимание, что плотность численности меняется не только из-за рождений и смертельных случаев, но также и из-за миграции особей, движением особей из одной области в другую в поисках пищи и убежищ.

Отдельная особь популяции движется через ареал обитания, и такое движение может быть рассмотрено как движение подобное движению

броуновской частицы.<sup>1</sup> Можно ввести плотность вероятности  $W(x, y)$ , таким образом, что количество

$$W(x, y) dx dy$$

является вероятностью того, что особь переместится за единицу времени из начальной точки в малый квадрат с координатами  $x, y$ . В изотропном случае, плотность вероятности зависит только от одного аргумента  $r$ , так что величина

$$2\pi W(r) r dr$$

является вероятностью того, что особь переместится за единицу времени из начальной точки в кольцо между  $r$  и  $r dr$ .

Средне-квадратичное перемещение особи за единицу времени

$$a^2 = 2\pi \int_0^\infty W(r) r^3 dr \quad (5.9)$$

было названо Тимофеевым-Ресовским (см. Свирежев, 1987) *радиусом индивидуальной активности*. Если эта величина оказывается намного меньшей, чем типичный масштаб области ( $a \ll R$ ) (предполагая, что единица времени сопоставима со временем жизни поколения), можно полагать, что популяция расселена однородно в рассматриваемой области. Иначе, следует явно принимать во внимание размер области и неоднородность заселения.

Плотность численности популяции в момент  $t + \Delta$  в точке  $x, y$  может быть выражена через плотность численности в момент  $t$  во всех точках области среды обитания, которую мы полагаем бесконечной, принимая, что радиус активности особи намного меньше, чем типичный масштаб области, следующим образом

$$n(t + \Delta t, x, y) = n(t, x, y) + \Delta t \int_{-\infty}^{+\infty} [n(t, x', y') - n(t, x, y)] W(x' - x, y' - y) dx' dy'$$

Предполагая, что вклады от точек  $x', y'$  являются тем более существенными, чем меньше расстояние между этой точкой и точкой  $x, y$ , можно учитывать только первые члены разложения

$$\begin{aligned} n(t, x', y') - n(t, x, y) &= \frac{\partial n}{\partial x}(x' - x) + \frac{\partial n}{\partial y}(y' - y) \\ &+ \frac{\partial^2 n}{\partial x^2}(x' - x)^2 + 2 \frac{\partial^2 n}{\partial x \partial y}(x' - x)(y' - y) + \frac{\partial^2 n}{\partial y^2}(y' - y)^2 + \dots \end{aligned}$$

---

<sup>1</sup>Подробнее о броуновском движении см. главу 9.

Используя свойство симметрии функции вероятности, находим соотношение

$$\Delta n = \frac{1}{4}a^2 \left( \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} \right) \Delta t \quad (5.10)$$

Теперь, можно получить уравнение миграции

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \left( \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} \right) \quad (5.11)$$

где  $D = a^2/4$  - коэффициент миграции. Записанное выше уравнение является уравнением диффузии на плоской поверхности, и коэффициент миграции - то же самое, что и коэффициент диффузии.

К правой стороне уравнения (5.11), должен быть добавлен источник, который связан с рожденьями и смертельными случаями особей, например, в форме, присутствующей в уравнении (5.6)

$$\frac{\partial n}{\partial t} - D \left( \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} \right) = r \left( 1 - \frac{n}{\bar{n}} \right) n \quad (5.12)$$

Можно также предположить, что существует некоторая задержка миграции в форме, использованной, например, в работе Форта и Мендеса (Fort and Méndez, 1999).

Чтобы описывать распространение особей популяции из начальной точки, следует написать уравнение миграции в форме

$$\frac{\partial n}{\partial t} - D \frac{\partial}{\partial r} \left( r \frac{\partial n}{\partial r} \right) = n(0) \delta(r) \quad (5.13)$$

где  $r$  - радиальная координата. Решение вышеупомянутого уравнения

$$n(t, r) = \frac{n(0)}{(4\pi Dt)^{3/2}} \exp \left( -\frac{r^2}{4Dt} \right)$$

описывает распространение особей из начальной точки.

### 5.1.5 Волна в логистической популяции

Рассмотрим, следуя Свирежеву (1987), распространение особей популяции по ареалу. Рассмотрим для простоты распространение популяции по одномерной области и будем интересоваться смещением границы популяции.

Уравнение (5.12) для этого случая может быть написано в форме

$$\frac{\partial n}{\partial t} - D \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} = F(n) \quad (5.14)$$

где функция роста локальной плотности популяции  $F(n)$  может иметь, например, такую же форму как в уравнении (5.12) с определенным предельным значением  $\bar{n}$ , в то время как

$$\begin{aligned} F(0) = F(\bar{n}) = 0, \quad 0 < \bar{n} < \infty \\ F'(n) < F'(0) = r > 0, \quad n > 0 \end{aligned}$$

Чтобы исследовать движение границы, представим плотность популяции, которая зависит как от времени  $t$ , так и от координаты  $x$ , в виде функции единственного аргумента

$$n(t, x) = n(x + vt) = n(\xi) \quad (5.15)$$

Это представление означает предположение, что плотность популяции не меняет свою форму и перемещается к левой стороне со скоростью  $v$ . При этом справедливы новые граничные условия

$$n(-\infty) = 0, \quad n(+\infty) = \bar{n}$$

Представление (5.15) позволяет преобразовать уравнение (5.14) к форме

$$v \frac{\partial n}{\partial \xi} = D \frac{\partial^2 n}{\partial \xi^2} + F(n) \quad (5.16)$$

Это уравнение может быть переписано в форме системы двух уравнений первого порядка

$$\begin{aligned} \frac{\partial n}{\partial \xi} &= p, \\ \frac{\partial p}{\partial \xi} &= \frac{v}{D} p - \frac{1}{D} F(n) \end{aligned}$$

Система имеет две стационарные точки

$$\begin{aligned} p = 0, \quad n = 0; \\ p = 0, \quad n = \bar{n} \end{aligned}$$



Уравнение траектории на фазовой плоскости  $n, p$  имеет следующую форму

$$\frac{\partial p}{\partial n} = \frac{v}{D} - \frac{1}{pD} F(n) \quad (5.17)$$

Это уравнение и выражение для коэффициента миграции являются очевидными следствиями самой простой версии описания, которое может быть обобщено различным образом.

### 5.1.6 Структура популяции

Особь каждой популяции различаются по возрасту, полу и многим другим признакам. Поведение особей различных возрастов и пола различно, так что, чтобы описать развитие популяции более детально, следует различать численность особей с определенным признаком, например, ввести плотности численности особей мужского и женского пола,  $N^{\sigma}$  и  $N^{\varphi}$ , соответственно, так что

$$N(t) = N^{\sigma}(t) + N^{\varphi}(t).$$

Далее, для более аккуратного описания следует ввести возраст особи  $\tau$  и плотность численности особей мужского и женского пола,  $N^{\sigma}(t, t - \tau)$  и  $N^{\varphi}(t, t - \tau)$ , соответственно, так что, например,  $N^{\sigma}(t, t - \tau) d\tau$  есть число особей мужского пола, имеющих возраст от  $\tau$  до  $\tau d\tau$  в момент времени  $t$ . Конечно,

$$N^{\sigma}(t) = \int_0^{\infty} N^{\sigma}(t, t - \tau) d\tau = \int_{-\infty}^t N^{\sigma}(t, t') dt', \quad t' = t - \tau.$$

Изменение численности при рождении и убывании особей описывается, очевидно, уравнениями

$$\begin{aligned} \frac{\partial N^{\sigma}(t, t - \tau)}{\partial t} &= -d^{\sigma}(t, \tau) N^{\sigma}(t, t - \tau), \\ \frac{\partial N^{\varphi}(t, t - \tau)}{\partial t} &= -d^{\varphi}(t, \tau) N^{\varphi}(t, t - \tau) \end{aligned} \quad (5.18)$$

с начальными условиями

$$\begin{aligned} N^{\sigma}(t, t) &= \int_0^{\infty} b^{\sigma}(t, \tau') N^{\varphi}(t, t - \tau') d\tau', \\ N^{\varphi}(t, t) &= \int_0^{\infty} b^{\varphi}(t, \tau') N^{\sigma}(t, t - \tau') d\tau' \end{aligned} \quad (5.19)$$

В записанных выше уравнениях введены коэффициенты рождаемости и смертности.

Для того, чтобы вернуться к более грубому описанию, следует проинтегрировать уравнения (5.18) по переменной  $t - \tau$  от  $-\infty$  до  $t$ . С учётом записанных выше соотношений получаем

$$\begin{aligned}\frac{dN^{\sigma}(t)}{dt} &= \int_0^{\infty} b^{\sigma}(t, \tau)N^{\varphi}(t, t - \tau)d\tau - \int_0^{\infty} d^{\sigma}(t, \tau)N^{\sigma}(t, t - \tau)d\tau, \\ \frac{dN^{\varphi}(t)}{dt} &= \int_0^{\infty} b^{\varphi}(t, \tau)N^{\varphi}(t, t - \tau)d\tau - \int_0^{\infty} d^{\varphi}(t, \tau)N^{\varphi}(t, t - \tau)d\tau\end{aligned}$$

В более общем случае, каждой особи популяции может быть приписано несколько особенностей, так, чтобы каждая особь имеет индекс со многими значениями, что позволяет учитывать процессы перехода от одной группы к другой и исследовать особенности появления групп.

## 5.2 Взаимодействующие популяции

В некоторых случаях, популяция, которая является объектом нашего интереса, оказывается очень тесно связанной с другими популяциями, и, чтобы исследовать развитие популяции, следует рассмотреть также поведение сосуществующих популяций. В самом простом случае, можно рассмотреть две популяции, как самую простую модель биоценоза (biocenosis). В этом случае, можно написать в общей форме

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= F_1(N_1, N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} &= F_2(N_1, N_2)\end{aligned}$$

Поведение популяций может быть весьма отличным при различных спецификациях функций записанных на правой стороне уравнений.

### 5.2.1 Модель конкурирующих популяций

Если особи двух популяций используют одну и ту же пищу, темп роста каждой популяции зависит, очевидно, от численности каждой из популяций.

В простейшем случае можно записать

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= (r_1 - c_{11}N_1 - c_{12}N_2)N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} &= (r_2 - c_{21}N_1 - c_{22}N_2)N_2\end{aligned}\quad (5.20)$$

где  $r_1$  и  $r_2$  - биологические коэффициенты рождения-смертности для каждой из популяций,  $c_{jk} > 0$  - коэффициенты взаимодействия и самовлияния популяций. В случае, когда количество пищи неограниченно, численность каждой из популяций изменяется по экспоненциальному закону со своими собственными коэффициентами роста  $r_1$  и  $r_2$ , но в случаях, когда взаимное влияние оказывается существенным, поведение популяций становится более сложным.

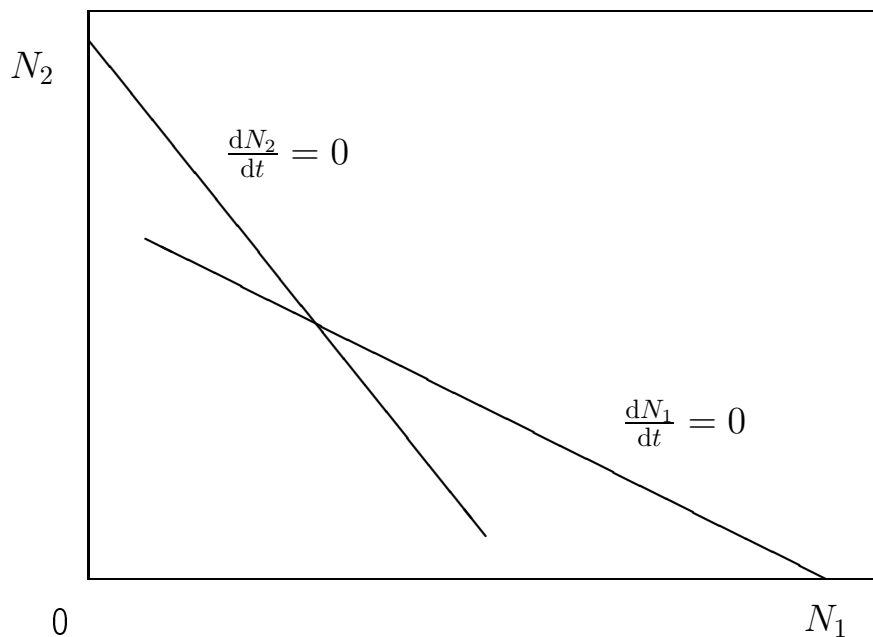
Для установившихся ситуаций, мы имеем систему уравнений

$$\begin{aligned}(r_1 - c_{11}N_1 - c_{12}N_2)N_1 &= 0 \\ (r_2 - c_{21}N_1 - c_{22}N_2)N_2 &= 0\end{aligned}\quad (5.21)$$

так что, не учитывая тривиальной точки  $N_1 = 0$ ,  $N_2 = 0$ , система уравнений имеет три стационарные точки

$$\begin{aligned}N_1 = 0, \quad N_2 &= \frac{r_2}{c_{22}}, \\ N_1 &= \frac{r_1}{c_{11}}, \quad N_2 = 0, \\ N_1 &= \frac{r_1c_{22} - r_2c_{12}}{c_{11}c_{22} - c_{12}c_{21}}, \quad N_2 = \frac{r_1c_{11} - r_2c_{21}}{c_{11}c_{22} - c_{12}c_{21}}\end{aligned}\quad (5.22)$$

Предполагается, что коэффициенты  $c_{jk}$  имеют такие значения, что знаменатель записанных выше выражений не равен нулю.



**Figure 5.2 Фазовое пространство конкурирующих популяций**

Точки пересечения прямых друг с другом и с координатными осями являются стационарными точками, устойчивость которых зависит от значений коэффициентов  $c_{jk}$ .

Рисунок 5.2 показывает прямые в фазовом пространстве, определенные уравнениями (5.21). При произвольных начальных значениях численностей популяций  $N_1(0)$  и  $N_2(0)$  значения численностей стремятся к стационарным точкам, которыми являются точки пересечения прямых друг с другом и с координатными осями. Чтобы исследовать поведение системы около стационарных точек (5.22), можно представить численность популяций как

$$N_1 = N_1^{(s)}(1 + x_1), \quad N_2 = N_2^{(s)}(1 + x_2), \quad (5.23)$$

где  $N_1^{(s)}$  и  $N_2^{(s)}$  - значения численности популяций в одной из стационарных точек ( $s = 1, 2, 3$ ). Малые по сравнению с единицей величины  $x_1$  и  $x_2$  удовлетворяют уравнениям

$$\frac{dx_1}{dt} = -c_{11}N_1^{(s)}x_1 - c_{12}N_2^{(s)}x_2$$

$$\frac{dx_2}{dt} = -c_{21}N_1^{(s)}x_1 - c_{22}N_2^{(s)}x_2$$

Можно рассмотреть эти три случая и найти, что устойчивость системы в стационарной точке зависит от знаков коэффициентов  $c_{jk}$ . Можно убедиться, что, в зависимости от начальных значений и значений параметров, одна из популяций выживает, или же две популяции могут сосуществовать в случае, если численность популяций оказывается положительной и последняя стационарная точка устойчива. Иначе, сосуществование двух популяций оказывается невозможным.

### 5.2.2 Модель жертва-хищник

Основные предположения о сосуществовании двух популяций пришли в голову итальянского математика Вито Вольтерра, когда он познакомился с огромным объемом данных, свидетельствующих о пульсациях некоторых разновидностей рыб в Адриатическом море. Пульсации имели временное поведение близкое к периодическому, и не было никаких оснований связать эти пульсации с какими либо географическими причинами или изменением климата. Эти наблюдения легли в основу предложенной Вито Вольтерра модели жертва-хищник (Volterra, 1931).

Рассмотрим две взаимодействующие популяции – жертву и хищника, особи одного из которых (жертва) является пищей для особей другой популяции (хищник). Пусть  $N_1$  и  $N_2$  являются численностями популяций жертвы и хищника. Можно принять, для простоты, что ресурсы первой популяции (жертвы) не ограничены, но особи второй популяции (хищник), очевидно, не могут жить без пищи, обеспечиваемой особями первой популяции, так что, в случае, если отсутствует какое-либо взаимодействие между особями двух популяций, можно записать

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1N_1, \quad r_1 > 0, \\ \frac{dN_2}{dt} &= -r_2N_2, \quad r_2 > 0,\end{aligned}$$

где  $r_1 > 0$  и  $r_2 > 0$  - биологические коэффициенты рождения-минус-смертность для обеих популяций в отсутствии взаимодействия. В этом случае, численность популяции "жертва" растет, а численность популяции "хищник" уменьшается, по экспоненциальной зависимости со своими коэффициентами

роста  $r_1$  и падения  $r_2$ . Принимая во внимание взаимодействие популяций, к уравнениям добавляем нелинейные члены

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 - \gamma_1 N_1 N_2, \quad \gamma_1 > 0, \\ \frac{dN_2}{dt} &= -r_2 N_2 + \gamma_2 N_1 N_2, \quad \gamma_2 > 0\end{aligned}\tag{5.24}$$

В случаях, когда взаимное влияние существенно, эффективный коэффициент роста уменьшается для первой популяции и увеличивается для второй популяции.

Для установившихся ситуаций, система уравнений (5.24) превращается в систему алгебраических уравнений

$$\begin{aligned}r_1 N_1 - \gamma_1 N_1 N_2 &= 0, \\ -r_2 N_2 + \gamma_2 N_1 N_2 &= 0,\end{aligned}$$

так что, кроме тривиальной стационарной точки  $N_1 = 0$ ,  $N_2 = 0$ , имеется ещё только одна стационарная точка

$$N_1 = \frac{r_2}{\gamma_2}, \quad N_2 = \frac{r_1}{\gamma_1}.\tag{5.25}$$

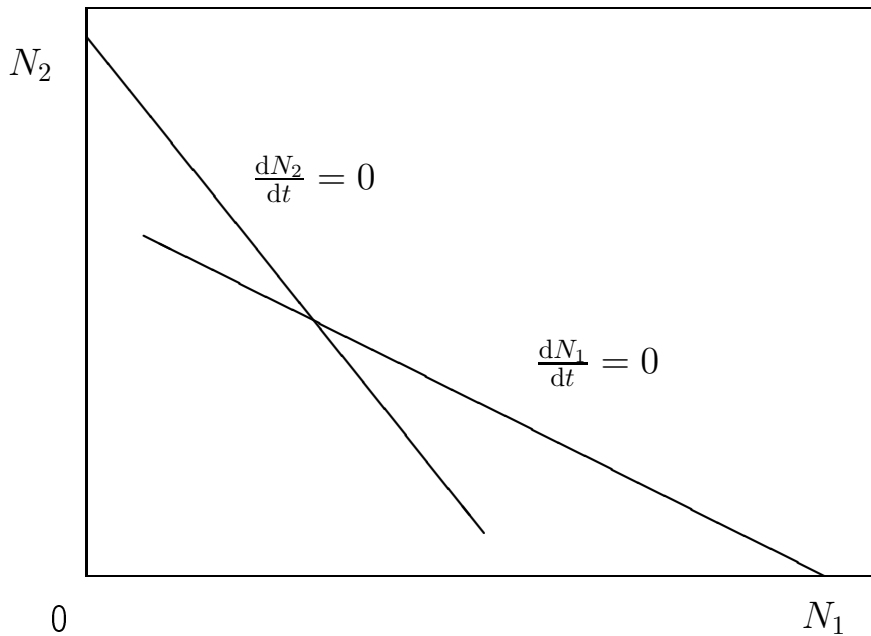
Уравнение для траектории эволюции системы в фазовом пространстве является следствием уравнений (5.24)

$$\frac{dN_1}{dN_2} = \frac{N_1}{N_2} \frac{r_1 - \gamma_1 N_2}{-r_2 + \gamma_2 N_1}.\tag{5.26}$$

Можно разделить переменные в записанном выше уравнении

$$-r_2 \frac{dN_1}{N_1} + \gamma_2 dN_1 = r_1 \frac{dN_2}{N_2} - \gamma_1 dN_2$$

и найти уравнение траектории движения системы на фазовой поверхности



**Figure 5.3** Эволюция системы жертва-хищник

Траектории системы представляют замкнутые кривые окружающие стационарную точку. При малых отклонениях от стационарной точки кривые оказываются эллипсами.

$$\gamma_2 N_1 - r_2 \ln N_1 = r_1 \ln N_2 - \gamma_1 N_2 + \ln A, \quad (5.27)$$

где  $A$  - постоянная интегрирования, которая определяется начальными значениями.

Удобно рассмотреть вначале траекторию развития близкую к стационарной точке (5.25), для чего переменные можно представить в виде

$$N_1 = \frac{r_2}{\gamma_2}(1 + x_1), \quad N_2 = \frac{r_1}{\gamma_1}(1 + x_2), \quad (5.28)$$

где  $x_1$  и  $x_2$  являются малыми по сравнению с единицей.

Теперь, уравнение траектории (5.27) может быть упрощено. Можно использовать приближенное равенство

$$\ln(1 + x) \approx x - \frac{1}{2}x^2$$

чтобы найти

$$r_2 x_1^2 + r_1 x_2^2 = 2(\ln A - \ln A_0), \quad \ln A_0 = r_1 \left(1 - \ln \frac{r_2}{\gamma_2}\right) + r_2 \left(1 - \ln \frac{r_1}{\gamma_1}\right),$$

где  $A$  - постоянная интегрирования для произвольной траектории, тогда как  $A_0$  - постоянная интегрирования для траектории, которая проходит через стационарную точку, так что правая сторона записанного выше уравнения зависит только от начальных значений  $x_1(0)$  и  $x_2(0)$ .

Можно видеть, что вблизи стационарной точки система движется по замкнутой кривой – эллипсу. Чтобы определять направление движения, можно упростить уравнения (5.24) и получить уравнения

$$\frac{dx_1}{dt} = -r_1 x_2, \quad \frac{dx_2}{dt} = r_2 x_1. \quad (5.29)$$

Траектории развития популяций при малом отклонении от стационарной точки представляют замкнутые линии, как это можно видеть на графике Рис. 5.3, где траектории развития изображены для первоначальных значений  $N_1(0)$  и  $N_2(0)$ . Различными путями можно показать, что при произвольных начальных значениях, траектория движения также является замкнутой кривой.

### 5.2.3 Динамика биогеоценоза

Обсуждение представительных моделей в предыдущих разделах демонстрирует способ установления математической модели эволюции любого числа взаимодействующих популяций. Действительно, рассматривая  $M$  взаимодействующих популяций с плотностью численности  $n_j$  (индекс  $j$  пробегает значения от 1 до  $M$ ), мы можем записать система взаимозависимых уравнений. В достаточно общем виде, с учётом процессов миграции, система имеет вид

$$\frac{\partial n_j}{\partial t} = \left( r_j - \sum_{k=1}^M c_{jk} n_k \right) n_j + D_j \left( \frac{\partial^2 n_j}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n_j}{\partial y^2} \right), \quad j = 1, 2, \dots, M \quad (5.30)$$

где  $D_j$  - коэффициент миграции индивидуумов популяции  $j$ . Коэффициенты  $r_j$  и  $c_{jk}$  имеют произвольные знаки, как показывают изученные в предыдущих секциях частные случаи системы (5.30), представленные уравнениями (5.20) и (5.24).



Система уравнений (5.30) для взаимодействующих популяций описывает сложную пространственно-временную картину развития биоценоза (biocoenosis). Система способна описать различные особенности поведения взаимодействующих популяций, что наблюдалось в простом случае  $M = 2$ , изученном в предыдущих разделах.

Заметим, что система уравнений (5.30) описывает развитие биоценоза (biocoenosis) в довольно грубом приближении: каждая популяция характеризуется только плотностью численности индивидуумов. Для более детального описания особям каждой популяции могут быть приписаны признаки пола, возраста и другие характеристики, и введены соответствующие переменные.

Для более полного описания в набор переменных могут быть включены переменные, описывающие наличие органических и неорганических веществ в окружающей среде: воздух, вода, минералы и прочее. При включении минеральных (гео) составляющих рассматриваемая система называется биогеоценоз (biogeocoenosis).

Очевидно, что существует множество частных случаев, представляющих интерес для исследования: статьи об этом публикуются в различных научных журналах.

### 5.3 Особенности развития популяции человека

Человеческое общество следует рассматривать, прежде всего, как одну из биологических популяций, как популяцию мух, или слонов, или кошек, или чего-нибудь еще. Однако есть нечто, что отличает человеческую популяцию от прочих, что позволяет нам выделить эту популяцию для специального рассмотрения. Люди не довольствуются той пищей и теми убежищами, которые они находят готовыми в естественной окружающей среде, они создали и поддерживают систему производства для того, чтобы производить пищу, одежду, убежища и другие необходимые вещи, так что человеческая популяция оказывается уникальной популяцией. С палеолитических времён одежда, жилища и топливо стали такими же необходимостями для человека, как и пища. Популяция человека развивается совместно с развитием общественной производственной системы, которая основана на управляемом использовании энергии. Конечно, следует предполагать, что корни особенностей человеческой популяции находятся в биологических особенностях человека, в особенностях строения его мозга, способности

человека к рефлексии, что означает, что человек думает не только о вещах, которые он воспринимает своими органами чувств, но также и о своих мыслях о тех ощущениях.

### 5.3.1 Эмпирические факты о популяции человека

Открытие и изучение останков древнего человека позволяет утверждать, что человек появился в Африке около трёх миллионов лет назад, и с того отдалённого времени распространился почти по всей территории Земли. Предполагаемая история спотыкающегося движения человека через морские проливы и горные хребты во времени от двух миллионов до пятисот тысяч лет назад была проанализирована и воспроизведена с помощью компьютерной модели (Mithen and Reed, 2002). Подтверждая общую картину, нарисованную археологами и лингвистами, Cavalli-Sforza (2000) описал, что после того как на Ближнем Востоке около 10 тысяч лет назад стало активно развиваться сельское хозяйство, земледельцы, перемещавшиеся оттуда, в конце концов, достигли Европы. Переселение племен началось из области юго-западных русских степей около 6 - 4 тысячи лет назад. Новые племена очень быстро мигрировали по Европе, распространяя свой язык, от которого произошли все европейские языки. Они сместили кочевых охотников, единственными прямыми потомками которых в Европе являются баски. Миграция земледельцев из Ближнего Востока через Европу рассмотрена количественно в работе (Fort and Méndez, 1999).

Оценки численности популяции  $N$  на Земле по различным источникам собраны в Таблице 5.1, которая полностью воспроизведена из работы (Pokrovski, 1999). Оценки также показаны на рис. 5.4. Быстрый рост происходил в некоторые моменты истории, обозначаемые как культурная революция (около  $10^6$  лет назад), агрокультурная революция (около  $10^4$  лет назад) и промышленная революция, которая началась в 17 - 18 веках. В течение последних четырёх тысяч лет население Земли увеличилось от 30 миллионов до почти 7 миллиардов. Рост

Таблица 5.1 Характеристики роста популяции человека

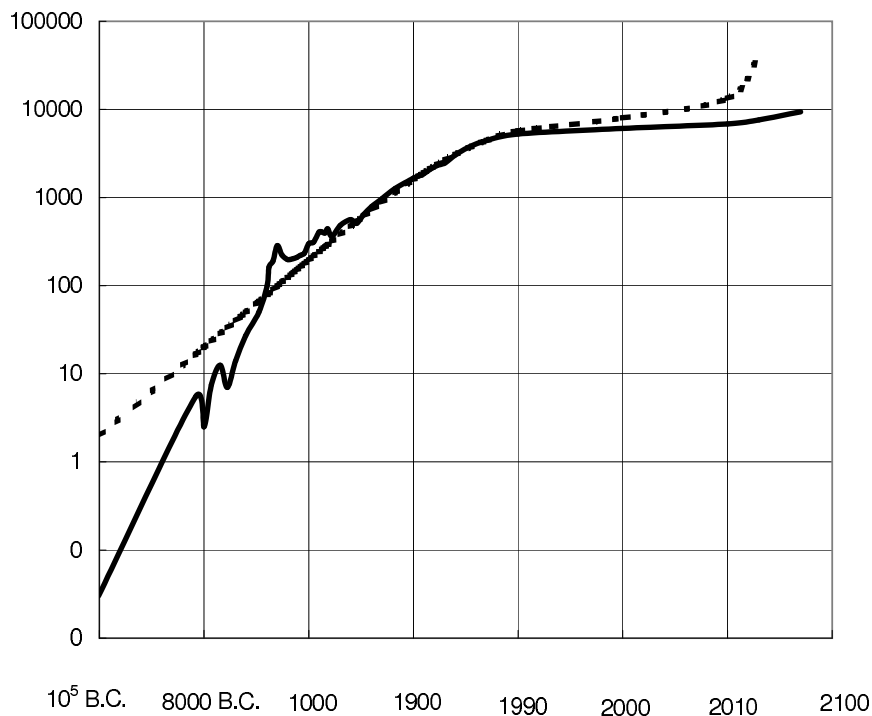
Дата	$N$ , $10^6$ человек	$b - d$ , $\text{год}^{-1}$	$N/\bar{N}$	$\bar{N}$ , $10^6$ человек	$a^* = r/\bar{N}$ , $\text{человек}^{-1} \text{год}^{-1}$	$W/N$ , \$/человек
$10^5$ В.С.	0,03			0,03	$10^{-6}$	1
8000 В.С.	10	0,0006	0,978	10,2	$2,71 \times 10^{-9}$	10
1000 А.Д.	280	0,0004	0,986	284	$9,75 \times 10^{-9}$	20
1650	516	0,003	0,892	579	$4,79 \times 10^{-11}$	50
1850	1 171	0,007	0,747	1 567	$1,77 \times 10^{-11}$	100
1900	1 668	0,007	0,747	2 232	$1,24 \times 10^{-11}$	200
1920	1 968	0,008	0,711	2 767	$1,10 \times 10^{-11}$	250
1960	3 308	0,019	0,314	10 530	$2,63 \times 10^{-12}$	2 500
1990	5 268	0,0166	0,401	13 146	$2,11 \times 10^{-12}$	11 000
1995	5 721	0,0151	0,454	12 577	$2,2 \times 10^{-12}$	14 000
2000	6 168	0,014	0,495	12 471	$2,22 \times 10^{-12}$	18 000
2010	7 049	0,012	0,567	12 437	$2,23 \times 10^{-12}$	30 000
2020	7 919	0,0105	0,621	12 753	$2,17 \times 10^{-12}$	50 000

Вторая и третья колонки дают оценки общей численности населения и темпа прироста населения по различным источникам. Содержание остальных колонок дано в последующем тексте. Таблица воспроизведена по работе (Petrovskii, 1999).

численности человечества в течение четырёх тысячелетий описывается (Hornig, 1975) простой эмпирической формулой

$$N(T) = \frac{2 \cdot 10^{11}}{2025 - T}, \quad (5.31)$$

где  $T$  есть год нашего летоисчисления. Зависимость (5.31) воспроизведена на рис. 5.1, Разумеется, не следует придавать сингулярности при  $T = 2025$  какой либо глубокий смысл: после 2000 года, как видно из сравнения кривой с эмпирическими данными аппроксимация не применима.



**Figure 5.4 Рост популяции человека**

Численность населения Земли в миллионах человек. Сплошная линия изображает средние значения между наибольшими и наименьшими оценками, найденными на <http://www.census.gov/ipc/www/worldhis.html>. Пунктирная линия нарисована по соотношению (5.31).

Можно предположить, что огромный рост численности популяции человека свидетельствует об эволюционном успехе популяции, который связан с особыми чертами популяции человека по сравнению с другими биологическими популяциями, населяющими Землю. Действительно, в отличие от других популяций, человек не только преобразует свою среду обитания соответственно своим удобствам, но и научился использовать природные источники энергии для своих целей. Человек создал общественную производственную систему, которая создает и поддерживает искусственную среду обитания человека.

### 5.3.2 Сдерживаемый рост популяции человека

Чтобы описать изменение численности популяции человека, как, впрочем, и любой другой биологической популяции, можно начать (Lotka, 1925; Volterra, 1931; Murray, 1989) с простого балансового уравнения (5.3), которое применимо к любой биологической популяции. Очевидно, что особенности развития популяции человека определяются обстоятельствами жизни особей популяции, влияющими на коэффициенты рождаемости и смертности, соответственно,  $b$  и  $d$ .

*Закон Мальтуса – экспоненциальный рост*

В простейшем случае, можно предположить, что скорость роста популяции в уравнении (5.3) постоянна

$$b - d = r.$$

Тогда, уравнение (5.3) имеет решение

$$N(t) = N(0) \exp rt. \quad (5.32)$$

В применении к популяции человека этот закон был рассмотрен Мальтусом (Malthus, 1798). Он также нашел, что, если рост популяции ничем не сдерживается, то численность популяции удваивается каждые 25 лет<sup>2</sup>, что определяет скорость роста

---

<sup>2</sup>Malthus (1798) пишет в шестой главе: "It has been universally remarked that all new colonies settled in healthy countries, where there was plenty of room and food, have constantly increased with astonishing rapidity in their population. Some of the colonies from ancient Greece, in no very long period, more than equalled their parent states in numbers and strength. And not to dwell on remote instances, the European settlements in the new world bear ample testimony to the truth of a remark, which, indeed, has never, that I know of, been doubted. A plenty of rich land, to be had for little or nothing, is so powerful a cause of population as to overcome all other obstacles. ... The consequence of these favourable circumstances united was a rapidity of increase probably without parallel in history. Throughout all the northern colonies, the population was found to double itself in twenty-five years. ... In New Jersey the period of doubling appeared to be twenty-two years; and in Rhode island still less. In the back settlements, where the inhabitants applied themselves solely to agriculture, and luxury was not known, they were found to double their own number in fifteen years, a most extraordinary instance of increase. Along the sea coast, which would naturally be first inhabited, the period of doubling was about thirty-five years; and in some of the maritime towns, the population was absolutely at a stand."

$$r \approx 0.0277 \text{ year}^{-1}, \quad (5.33)$$

так что  $1/r \approx 36.1$  год есть время, за которое численность популяции возрастает в  $e \approx 2.72$  раз. Постоянная Мальтуса определяет некоторый временной масштаб, значение которого, возможно, нуждается в уточнении. Масштаб времени также близок ко времени жизни одного поколения.

В применении к популяции человека закон (5.32) может быть верен для некоторых популяций в некоторые периоды времени, но не описывает наблюдаемый рост популяции человека за всю его историю. Предположение о постоянстве скорости роста не выполняется всегда и везде, и мы должны рассмотреть факторы, влияющие на скорость роста.

#### *Ограниченный рост – логистическая кривая*

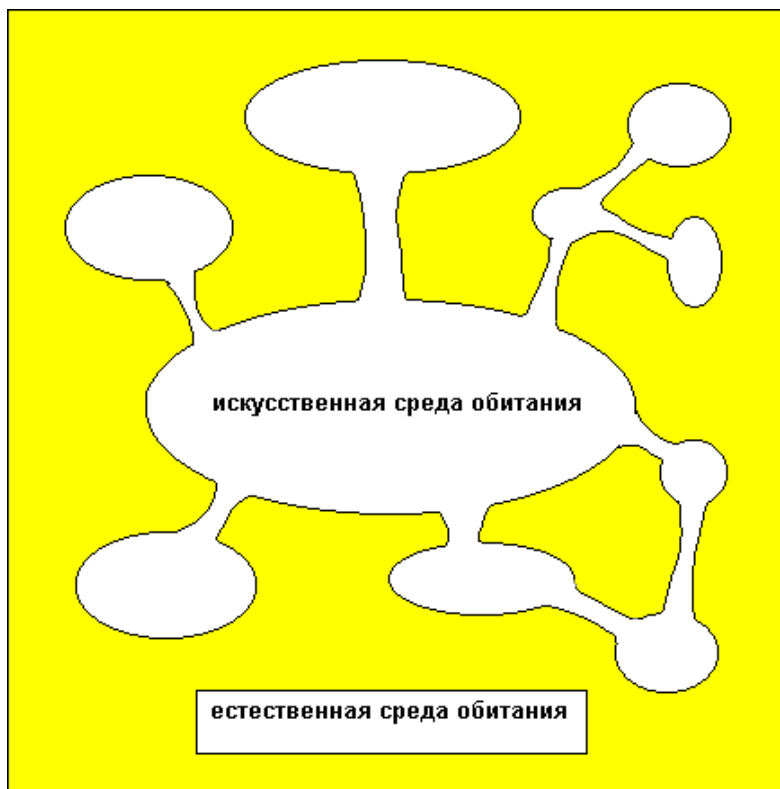
Со времён Мальтуса стало понятно, что наличие доступных ресурсов ограничивает рост популяции человека, и изучение этого ограничения оказалось центральным и плодотворным в исследовании проблемы роста популяции человека. Проблема допускает аналитическое рассмотрение на основе описанных в раздел 5.1.3 математических моделей, установленных вначале для биологических популяций (Verhulst, 1838; Pearl, 1927) и нашедших широкое применение при описании особенностей роста популяции человека (Turchin, 2007; Коротаев и др., 2007; Нефедов, 2007).<sup>3</sup> Чтобы познакомиться с историей вопроса, читатель может обратиться к книге Коротаева и др. (2007) и к замечательному очерку Турчина (2009).

Простейшее уравнение ограниченного роста имеет вид (5.6), его решение определяет логистическую кривую (см. уравнение 5.7)

$$N(t) = \frac{\bar{N} N(0) \exp rt}{\bar{N} - N(0) + N(0) \exp rt}. \quad (5.34)$$

---

<sup>3</sup>Следует отметить, что модель Ферхюльста-Пёрла (Verhulst, 1838; Pearl, 1927;) для описания роста численности популяции человека была использована и ранее (Pokrovskii, 1999).



*Рисунок 5.5. Среда обитания человека*

Производственная система преобразовывает вещества естественной окружающей среды в искусственные предметы, которые составляют искусственную окружающую среду. Количество и качество искусственной окружающей среды, как общественного богатства, оценивается в денежных единицах.

---

Решение верно как для  $N(0) < \bar{N}$  так и для  $N(0) > \bar{N}$ . При любом начальном значении траектории приближаются к асимптотической линии  $N = \bar{N}$ , как показано на рис. 5.1.

Можно предположить, что уравнение (5.6) может быть использовано для описания роста популяции человека в каждый момент времени. Тогда, выражение для темпа роста популяции (5.5) позволяет при известном значении постоянной Мальтуса оценить эмпирические значения возможного значения численности  $\bar{N}$ , которые приведены в Таблице 5.1. Возможные значения возрастают монотонно вместе с ростом численности популяции

и имеют в настоящее время значение

$$\bar{N} \approx 1,25 \times 10^{10}. \quad (5.35)$$

Соответствующие значения коэффициента взаимного влияния особей уменьшаются от своего естественного (на самой раннем этапе эволюции человека) значения

$$a \approx 10^{-6} \text{ man}^{-1} \cdot \text{year}^{-1} \quad (5.36)$$

на несколько порядков.

Таким образом, существует нечто, что увеличивает предельную численность популяции, и это нечто может быть связано с результатами общественной производственной деятельности. Человек живёт в окружении, которое частично создано самим человеком: одежда, здания, машины, транспортные средства, сети снабжения и коммуникации, домашние приспособления и тому подобное не являются естественными образованиями. Всё это можно определить как искусственную среду обитания, которая является важным атрибутом человеческого существования и должна быть включена в рассмотрение. Все искусственные предметы вокруг нас имеют специальную форму и приспособлены для использования человеком в специальных целях. Формы вещей не случайны. Эта означает, что человек привносит некоторую организацию (сложность) в окружающую среду – организацию полезную для человека. Эту организацию (сложность) в совокупности можно также определить как общественное (национальное) богатство, которое накапливается в результате функционирования общественной производственной системы. Рост популяции человека следует рассматривать как результат одновременного роста общественного богатства, увеличивающего предельное значение численности популяции  $\bar{N}$ .

#### *Меняющийся предел роста*

Обращаясь теперь непосредственно к формулировке уравнения для описания роста численности людей, заметим, что население Земли представляет множество независимо развивающихся популяций (Sauvy, 1966), что особенно верно для начальной стадии развития человечества, и потому любое уравнение, описывающее рост популяции, должно быть ковариантно по отношению к произвольным разбиениям численности, то есть, применимо как к отдельным независимым популяциям, так и к совокупности популяций. Например, если  $N = N_1 + N_2$ , то уравнения роста как для  $N$ , так и для



$N_1, N_2$  должны иметь одинаковую форму. Уравнение (5.6) с постоянным значением  $\bar{N}$  не удовлетворяет этому требованию, и, следовательно, не годится для описанию роста численности человека, что, впрочем, очевидно.

Тем не менее, уравнение (5.6) может служить удобным исходным пунктом в нашем поиске и позволяет удобно интерпретировать динамику развития. Согласно этому уравнению рост численности популяции не превышает возможное значение численности  $\bar{N}$ , которое меняется по своему собственному закону независимо от численности популяции. Возможное значение численности популяции  $\bar{N}(t)$  определяется достигнутым уровнем технологического и организационного развития, которое позволяет человеку иметь удобства в получении пищи, устройстве жилища, защите от болезней и другие преимущества перед другими популяциями. Количественной мерой достигнутого уровня жизни может служить суммарная величина богатства, приходящегося на одного человека  $W/N$ , и мы предполагаем, что существует функция

$$\bar{N} = Nf\left(\frac{W}{N}\right). \quad (5.37)$$

Можно допустить, что величина  $W/N$ , в какой-то мере эквивалентна фактору называемому технологией, который использовался в ряде работ.

Общественное богатство  $W$  является стоимостной (денежной) оценкой всех достижений популяции, как материальных, так и нематериальных; современные значения величины для всех стран можно найти в статистических сборниках. Значение интересующей нас величины для США, например, приблизительно равно 40 тысяч долларов на человека, но много меньше для большинства стран мира. Оценить национальное богатство в древние времена затруднительно. Чему равна, например, стоимость в современных ценах примитивного жилища, нескольких звериных шкур, примитивных инструментов и примитивных кухонных принадлежностей? В Таблице 5.1 приведены возможные оценки; возрастание величины  $W/N$  на несколько порядков в течение веков не кажется невероятным.<sup>4</sup>

Возможное значение численности  $\bar{N}$  увеличивается с увеличением общественного богатства на душу населения  $W/N$ . В древние времена скорость роста общественного богатства была очень мала и значение

---

<sup>4</sup>По оценкам Мадисона (Maddison, 2007) валовой внутренний продукт на душу населения возрастал медленнее: от 467 условных долларов в 1 году нашей эры до 6038 тех же единиц в 2000 году. Это согласуется с оценками общественного богатства, поскольку возможности накопления в древние времена были ограничены и увеличивались с ростом производства.

численности населения  $N$  было близко к значению возможной численности  $\bar{N}$  как видно по Таблице 5.1. Отношение  $N/\bar{N}$  было близко к единице в ранние годы эволюции популяции, и отклонение этой величины от единицы может быть связано линейно с общественным богатством на одного человека

$$\frac{N}{\bar{N}(W/N)} \approx 1 - h \frac{W}{N}, \quad h \frac{W}{N} \ll 1 \quad (5.38)$$

где  $h$  есть коэффициент влияния общественного богатства на скорость роста популяции. Можно обратиться к данным в Таблице 5.1, чтобы получить грубую оценку коэффициента влияния

$$h \approx 0.002 \text{ man} \cdot \text{dollar}^{-1}.$$

Возможное значение численности популяции  $\bar{N}(t)$  увеличивается монотонно при увеличении общественного богатства, однако коэффициент рождаемости-смертности может проявлять немонотонную зависимость. Обнаружилось, что коэффициент рождаемости-смертности как популяции человека в целом, так и населения отдельных стран проходит точку максимума, в чём можно убедиться, взглянув, на данные Таблицы 5.1. Это событие определяется как демографический переход, которому можно дать объяснение с точки зрения рассматриваемых представлений.

#### *Опыт описания демографического перехода*

Для более детального описания рассмотрим отдельно коэффициенты рождаемости и смертности, каждый из которых по предположению зависит от благосостояния, которое в простейшем случае характеризуется одной величиной<sup>5</sup> – общественным богатством на одного человека  $W/N$ , то

---

<sup>5</sup>Для описания особенностей роста популяции Коротаяев и др. (2007) использовали две переменные: величину, которая по смыслу почти совпадает со скоростью роста благосостояния  $W/N$ , и *грамотность*, как фактор, влияющий на уменьшение рождаемости. Однако грамотность может рассматриваться как составная часть общественного богатства и выделение этой части, без рассмотрения других, представляется искусственным. Возможно, по-видимому, указать некоторые другие составляющие общественного богатства, влияющие на уменьшение или увеличение рождаемости. Однако, столь детальное рассмотрение неуместно при нашем грубом описании, и мы ограничиваемся рассмотрением влияния одной характеристики – благосостояния, то есть величины совокупного накопленного общественного богатства (материального и нематериального, что включает грамотность) на одного человека.

есть, будем считать, от одного безразмерного аргумента

$$x = h \frac{W}{N}. \quad (5.39)$$

Полагаем, что с увеличением благосостояния, как коэффициент рождаемости, так и коэффициент смертности монотонно убывают от некоторой величины, условно принимаемой равной коэффициенту Мальтуса, до некоторого положительного предела, что простейшим образом можно аппроксимировать функциями

$$b = r \left( 1 - \frac{\gamma x}{1 + \beta x} \right), \quad \frac{\gamma}{\beta} < 1 \quad (5.40)$$

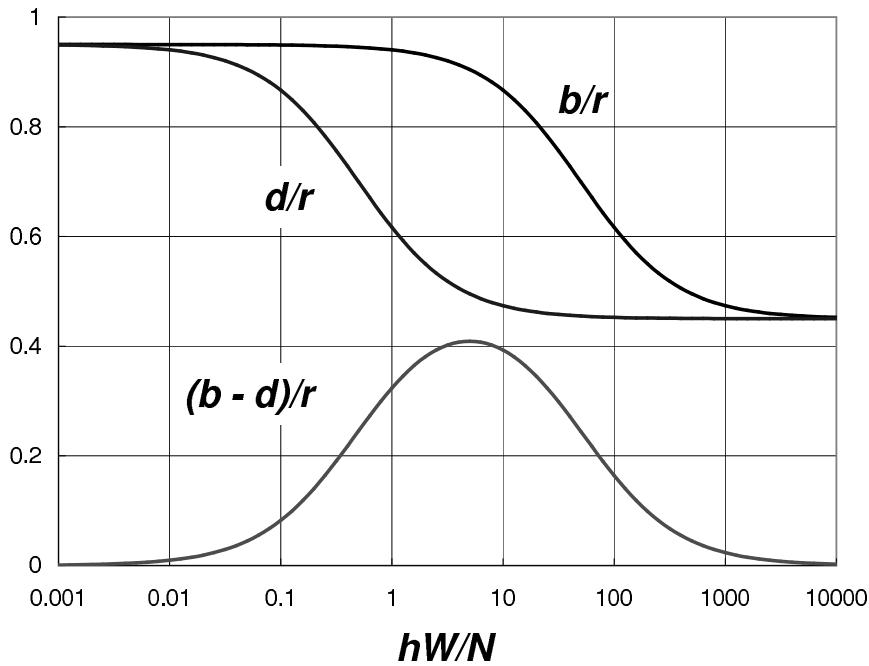
$$d = r \left( 1 - \frac{x}{1 + \alpha x} \right), \quad \alpha > 1 \quad (5.41)$$

Мы полагаем, что скорость приближения к пределу может быть различной у двух коэффициентов, причём уменьшение коэффициента рождаемости значительно запаздывает по сравнению с уменьшением коэффициента смертности, что определяет

$$\gamma \ll 1. \quad (5.42)$$

Мы предполагаем также, что при  $x \rightarrow \infty$  численность населения стабилизируется, то есть становится постоянной, так что пределы должны быть одинаковы и потому

$$\beta = \alpha \gamma. \quad (5.43)$$



**Figure 5.6** Демографический переход

Кривые представляют зависимости (5.39), (5.40) и (5.43) при значениях параметров:  $\alpha = 2$ ,  $\beta = 0.02$  и  $\gamma = 0.01$ .

Конечно, возможен вариант, при котором скорость роста популяции остаётся конечной и равной  $(b - d)_{\infty}$  при  $x \rightarrow \infty$ .

Записанные выше требования определяют выражение для коэффициента рождаемости-смертности

$$b - d = r \left( \frac{x}{1 + \alpha x} - \frac{\gamma x}{1 + \alpha \gamma x} \right), \quad (5.44)$$

первый член разложения которого

$$b - d \approx r x \quad (5.45)$$

совпадает с выражением для коэффициента рождаемости-смертности по (5.5), (5.38) и (5.39).

При сформулированных условиях уравнение (5.44) обладает максимумом в точке, которая определяется как точка демографического перехода. До точки демографического перехода коэффициент рождаемости-смертности

возрастает, а после точки демографического перехода падает. Ситуация иллюстрируется на рис. 5.6. Реальные зависимости могут оказаться более сложными: рост популяции может сопровождаться не одним, как в рассмотренном примере, а несколькими демографическими переходами и демографическими циклами, которые могли происходить в более ранние периоды развития человечества. Эти явления также описываются теориями, в основе которых лежит уравнение Ферхюльста-Пёрла (Нефедов, 2007).

Чтобы получить условие демографического перехода в других терминах, найдём условие экстремума коэффициента рождаемости-смертности

$$b - d = r \left( 1 - \frac{N}{\bar{N}} \right), \quad (5.46)$$

рассматривая как фактическую, так и возможную численности популяции человека,  $N$  и  $\bar{N}$ , как функции времени. Экстремальное значение этой функции определяет условие демографического перехода как условие равенства скоростей роста функций  $N$  и  $\bar{N}$

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = \frac{1}{\bar{N}} \frac{d\bar{N}}{dt}. \quad (5.47)$$

До точки демографического перехода фактическая численность населения тесно следует за убегающим пределом. После точки демографического перехода скорость возрастания численности оказывается меньше скорости возрастания предела.

#### *Описание катастрофических событий*

Численность популяции человека в развитии, как правило, всегда меньше возможного значения, которое определяется текущим благосостоянием

$$N < \bar{N} \left( \frac{W}{N} \right). \quad (5.48)$$

Но что произойдёт, если случится катастрофа и внезапно все системы жизнеобеспечения исчезнут? Общественное богатство уменьшается до некоторого значения,  $W_k$ , и новое значение возможной численности падает до некоторого уровня, который может оказаться меньше или даже много меньше, чем текущее значение численности

$$N \gg \bar{N}_k. \quad (5.49)$$

При малых временах уравнение (5.34) определяет изменение численности популяции в виде линейного закона

$$N(t) = N(0) \left[ 1 + \left( 1 - \frac{N(0)}{N_k} \right) rt \right]. \quad (5.50)$$

При выполнении условия (5.49) закон уменьшения численности может быть записан в виде

$$N = N(0) \left( 1 - r \frac{N(0)}{N_k} t \right). \quad (5.51)$$

Записанные выше соотношения представляют закон уменьшения численности популяции в случае мировой катастрофы.

Этот закон может быть также приложим к случаям, когда элементы накопленного общественного богатства внезапно исчезают, например, к случаю осаждённого города. По какому закону вымирало население блокадного Ленинграда? При начальной численности 5 миллионов человек за два с половиной года блокады погибло по разным оценкам от 0.5 до 1.5 миллиона человек. Если допустить справедливость линейного закона, то формула (5.50) при  $r = 0.0277$  определяет, что начальная численность населения примерно в четыре раза превышала возможное значение численности при наступлении катастрофы  $N_k$ .

### 5.3.3 О пределах применимости теории

По-видимому, невозможно объяснить, не ссылаясь на общественную производственную систему – способ приспособления человека к условиям существования, увеличение популяции человека от очень маленькой группы миллион лет назад до приблизительно 6 миллиардов в 2000 году. Изложенные выше соображения определяют общее направление развития популяции человека через простой механизм эволюции: сохраняются и накапливаются вещи и идеи, которые необходимы или полезны для выживания человека. В простейшем приближении задача о росте популяции человека сводится к задаче о совместном росте численности населения и производственной системы.

Рассматривая популяцию человека в целом, можно заметить по данным таблицы 5.1, что темп роста популяции начал уменьшаться, начиная примерно с 1960 года, несмотря на очевидное увеличение общественного

богатства. С первого взгляда это могло бы означать, что улучшение условий жизни теперь подходит к своему пределу, и увеличение общественного богатства в будущем не будет влиять на темп роста населения. Возможна также и другая точка зрения: на современном этапе развития общественной производственной системы часть национального богатства  $W$ , учитываемая в статистических отчётах, не только не способствует выживаемости особей популяции, но и иногда прямо нацелена на уничтожение индивидуумов. К тому же следует принимать во внимание, что суммарное общественное богатство распределено неравномерно, как внутри локальной популяции, так и по отношению к различным локальным популяциям. Всё это приводит к тому, что часть национального богатства должна быть исключена из рассмотрения: среднее значение  $W/N$  не соответствует истинному значению благосостояния для большинства индивидуумов. Возможно, что современное замедление подобно замедлению после аграрной революции, и необходимы какая-то революция в организации общественного производства и распределения для того, чтобы наблюдаемое замедление сменилось ростом. В применении к отдельным локальным популяциям (нациям) теория может оказаться полезной для оценки численности популяции: рост населения в бедных странах ещё долго будет зависеть от улучшения условий существования.

Антропологи, археологи и историки прослеживают ход развития человечества со времени возникновения первых гоминид и, наряду с увеличением общей численности, отмечают тенденции к укрупнению популяций человека: появляются племена, союзы племён, национальные государства. История человечества есть история возникновения, изменения, развития, борьбы, гибели, объединения, распада и т. д. Человеческих образований. Исключительно значение для понимания законов развития имеют исследования эволюции локальных популяций в прошлом (Коротаяев и др., 2007; Нефедов, 2007; Турчин, 2007). Было замечено, что развитие локальных популяций, как правило, носит циклический характер, для объяснения которого, кроме переменных так или иначе связанных с накопленным богатством, исследователи привлекают другие переменные, связанные с описанием структуры общества и перераспределением ресурсов. Простые модели структурно-демографической теории позволяют описать возрастание и падение численности локальных популяций человека (Коротаяев и др., 2007; Нефедов, 2007; Турчин, 2007). Можно думать, что найденные закономерности могут быть использованы для описания будущего развития человечества, на основании чего может быть предложен надлежащий социальный механизм регулирования роста популяции.

## 5.4 Эволюция биосферы

### 5.4.1 Термодинамика биогеоценоза

С точки зрения термодинамики как *биоценоз* (biocoenosis), так и *биогеоценоз* (biogeocoenosis) можно рассматривать как сложную термодинамическую систему, подчиняющуюся всем принципам описания, рассмотренным в первой главе. В целом, Землю можно считать закрытой системой, но при выделении для рассмотрения отдельных территорий, обменивающихся веществом и энергией с окружением, систему следует классифицировать как открытую термодинамическую систему, существующую в неравновесном состоянии. Для характеристики системы в целом можно использовать термодинамические функции (Jorgensen and Fath, 2004).

Рассмотрим, например, систему, состоящую из совокупности особей одной или нескольких популяций, полагая всё остальное окружающей средой, характеристики которой считаем, для простоты, неизменными. Определённая таким образом термодинамическая система не выделена неизменной границей и взаимодействие с окружающей средой происходит на уровне особей. Популяция, как термодинамическая система, характеризуется внутренней энергией  $E$  и энтропией  $S$ . Популяция в целом, также как и отдельный биологический организм (см. раздел 3.4), может совершать механическую работу  $dA$  или по перемещению особей или же по отношению к окружению, так что баланс внутренней энергии записывается как

$$dE = T dS - \sum_{i=1}^n X_i dx_i. \quad (5.52)$$

где энтропия  $S$  определяется фундаментальным выражением (1.14), переписанном здесь в виде

$$T \frac{dS}{dt} = -R - \sum_i \Xi_i \frac{d\xi_i}{dt} + G,$$

где  $R$  - поток энергии в форме тепла из системы, связанной с дыханием и теплообменом с окружающей средой. Символ  $G$  использован для обозначения всего баланса энергии, приобретаемой и теряемой (в единицу времени) всеми особями экосистемы при обмене веществом с окружающей средой. Среднее слагаемое изображает производство энтропии, связанное с работой по изменению и поддержанию структуры системы. Внутренними переменными, или переменными сложности,  $\xi_i$  в рассматриваемом случае следует считать



численности популяций  $N_j$  ( $j = 1, 2, \dots, M$ ), с которыми мы можем связать производство энтропии. Удобно ввести производство энтропии  $\phi_j$  на одну особь популяции  $j$ , так что выражение для изменения энтропии системы можем записать в виде

$$T \frac{dS}{dt} = -R + \sum_{j=1}^M \phi_j N_j + G. \quad (5.53)$$

В стационарном случае энтропия экосистемы не меняется, что позволяет записать уравнение (5.53) в следующем виде

$$G = R - \sum_{j=1}^M \phi_j N_j. \quad (5.54)$$

Так же как и для отдельного организма (см. раздел 3.4), постоянный обмен веществами и энергией необходим, чтобы поддержать и развивать экосистему. Энергия поступает в организм с пищей особей, что описывается последним слагаемым записанного выше уравнения. Поток энергии приходит, в конечном счете, от Солнца через различные превращения и преобразования: фотосинтез растений, различные трофические цепи и так далее. После многочисленных химических превращений и пространственных перераспределений некоторые вещества выводятся из организма. Энергия в тепловой форме выводится из организмов, что описывается первым слагаемым выражения (5.53). Жизнедеятельность особей сопровождается производством энтропии, описываемой средним слагаемым выражения (5.53). Экосистема в целом, также как и отдельный биологический организм "питается отрицательной энтропией" (Schrödinger, 1944). Всё сказанное выше справедливо для любой совокупности популяций, включая популяцию человека.

С точки зрения термодинамики экосистема представляет собой пример диссипативной структуры, которая существует в далеких-от-равновесия состояниях только при достаточном потоке энергии и вещества из окружающей среды.

#### 5.4.2 Принцип развития

Если соотношение (5.54) не выполняется, происходят некоторые изменения в биоценозе. Если

$$G > R - \sum_{j=1}^M \phi_j N_j,$$

биоценоз растет, его энтропия увеличивается. Способность извлекать непосредственно энергию из окружающей среды является особенностью популяции или биоценоза. Энергия не может закачиваться в биоценоз. Таким образом, можно сказать, что, если совокупность популяций (биоценоз, экосистема) улучшает свойство извлекать энергию из окружающей среды, это означает, что популяция прогрессирует. Это утверждение было сформулировано различными исследователями (Lotka, 1925; Печуркин, 1982; Odum, 1996), как энергетический принцип развития который утверждает, что направление развития популяции (биоценоза) таково, что обеспечивает большую способность извлекать энергию из окружающей среды

$$\frac{dG}{dt} > 0. \quad (5.55)$$

Увеличение захвата энергии может быть связан как с количественным ростом популяции, так и с качественными изменениями популяции. В последнем случае, должно быть

$$\frac{d}{dt} \left( \frac{G}{N} \right) > 0. \quad (5.56)$$

Изучение биологических популяций и экосистем дало основание для утверждения, что те популяции и их ассоциации (экосистемы), способные извлекать большее количество энергии из окружающей среды, имеют преимущество для выживания. Справедлив ли энергетический принцип развития для популяции человека?

Жизнь каждой биологической популяции основана на энергии, поступающей к популяции через пищу и организмы индивидуумов. Кроме того, что, как биологическая популяция, человек имеет естественный биологический механизм для извлечения энергии из окружающей среды, человек научился извлекать для себя энергию через производственную систему. Наряду с биологически организованными потоками энергии, человеческая популяция использует *общественно организованные потоки энергии*. Производственная система играет роль механизма, привлекающей энергию от разнообразных источников, среди которых остатки прежних биосфер: лес, уголь, нефть; прямая и косвенная солнечная энергия в форме потоков воздуха и воды; энергия расщепления и синтеза атомных ядер. Эта энергия через различные приспособления используются для преобразования веществ естественной окружающей среды в предметы искусственной окружающей среды, создавая полезную для людей сложность.

Исследование динамики производства (Pokrovskii, 2003) показывает (см. также раздел ???.5) что принцип, по которому развивается производство может быть сформулирован как принцип максимального поглощения доступных ресурсов. Фактически этот принцип развития является энергетическим принципом развития, сформулированным Лотка (Lotka, 1925), Печуркиным (1982), Одумом (Odum, 1996, p. 20): траектория развития системы определяется стремлением системы использовать наибольшее количество доступной энергии. Всё большее количество энергии используется человеческой популяцией через усовершенствования технологии.

Таким образом, можно утверждать, что *энергетический принцип развития*, который назван Горвардом Одумом (Odum, 1996, p. 20) принципом максимальной мощности, является также справедливым для популяции человека с учётом того, что популяция человека использует два потока с двумя различными механизмами усвоения энергии: биологическим и общественным. Предшествующая история человечества подтверждает справедливость энергетического принципа развития. Обладание огромным количеством энергии позволяет человеческой популяции выживать во всех климатических зонах Земли и распространиться по всему земному шару. Кроме того, как можно видеть из истории человечества, нации, которые обладали методами использования доступной энергии, приобретали преимущество перед другими нациями. Можно обратиться к классическим примерам: индустриальная революция и процветание Великобритании начались со времени изобретения паровой машины, которая позволила в большом количестве использовать химическую энергию, хранящуюся в угольных запасах. Мировая история может быть переписана как история борьбы за контроль над потоками энергии.

## 5.5 Литература

Коротаев, А. В., Комарова Н. Л., Халтурина Д. А. Законы истории. Вековые циклы и тысячелетние тренды. Демография, экономика, войны. 2-е изд. М.: УРСС, 2007.

Нефедов С. А. Концепция демографических циклов Екатеринбург: Издательство УГГУ, 2007. - 141 с.

Печуркин, Н.С. (1982), *Энергетические аспекты надорганизменных систем*, Наука, Новосибирск.

- Ю.М. Свирежев, Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. Наука, Главная редакция физико-математической литературы, Москва, 1987.
- Luigi Luca Cavalli-Sforza. *Genes, peoples and languages*. Penguin, 2000, 240 pp.
- Joaquim Fort and Vicenc Méndez. Time-delayed theory of the Neolithic transition in Europe. *Phys. Rev. Letters* 82 (4), 867 - 870 (1999).
- Horner von S.J. Population explosion and interstellar expansion // J. British Interplanet. Soc. 1975. Vol.28. P. 691
- Sven E. Jorgensen, Brian D. Fath, Application of thermodynamic principles in ecology. *Ecological Complexity* 1 (2004) 267-280
- Lotka, A.J. (1925), *Elements of Physical Biology*, Williams and Wilkins, Baltimore.
- Angus Maddison, (2007) *Contours of the World Economy 1-2030 AD. Essays in Macro-Economic History*, Oxford university press, Oxford, 448 pages | September 2007. См. также *Historical Statistics of the World Economy: 1-2008 AD*, Table 3: Per Capita GDP Levels, 1AD - 2008 AD, <http://www.ggdc.net/MADDISON/oriindex.htm>,
- Maltus, T.R. (1798), *An Essay on the Principles of Population, as it Affects the Future Improvement of Society*, J. Johnson, London.
- Mithen, Steven and Melissa Reed. (2002), Stepping out: a computer simulation of hominid dispersal from Africa, *Journal of Human Evolution*, vol. 43, pp. 433-462.
- Murray, J.D. (1989), *Mathematical Biology*, Springer-Verlag, Berlin etc.
- H.T. Odum, *Environmental Accounting: Emery and Environmental Decision Making*, John Wiley & Sons, New York, 1996.
- Pearl, R. (1927) 'The growth of population', *Quart. Rev. Biol.*, vol.2, pp. 532 - 548.

- Pokrovski V.N. Physical Principles in the Theory of Economic Growth. Ashgate Publishing, Aldershot, 1999.<sup>6</sup>
- Pokrovski, V.N. (2003), Energy in the theory of production. Energy - The International Journal. Vol. 28 No 8, pp. 769-788.
- E. Schrödinger. What is life? Cambridge University Press, Cambridge, 1944.
- Alfred Sauvy. General Theory of Population. Translated from the French edition (Paris, 1966) by Christophe Campos. Basic Books, New York, 1969. xii + 556 pp., illus. Перевод: Сови А. Общая теория населения. М.: Прогресс, 1977.
- Turchin, P. 2003. Historical Dynamics: Why States Rise and Fall. Princeton University Press, Princeton, NJ. Расширенный перевод: Турчин, П. В. 2007. Историческая динамика: На пути к теоретической истории. М.: УРСС.
- Turchin, P. 2009. Long-term population cycles in human societies. Pages 1-17 in R. S. Ostfeld and W. H. Schlesinger, editors. The Year in Ecology and Conservation Biology, 2009. Ann. N. Y. Acad. Sci. 1162. Перевод: Долгосрочные колебания численности населения в исторических обществах. <http://elementy.ru/lib/430806>
- Verhulst, P.F. (1838), 'Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement', *Corr. Math. et Phys.*, vol. 10, pp. 113 - 121.
- Volterra, V. (1931), *Lessons sur la mathematique de la lutte pour la vie*, Marcel Brelot, Paris.

---

<sup>6</sup>Пересмотренный и расширенный вариант монографии выпущен издательством Springer как "Econodynamics. The Theory of Social Production" (<http://www.springer.com/physics/complexity/book/978-94-007-2095-4>). Демографические вопросы в это издание не включены. С содержанием и текстами глав на русском языке можно ознакомиться на сайте "Ecodynamics": <http://ecodynamics.narod.ru/production/rcontent.html>.