



**УЧЕБНИКИ ВШЭ**



# ОГЛАВЛЕНИЕ

---

ВВЕДЕНИЕ: Предмет курса..... 9

## Тема 1. РАЗМНОЖЕНИЕ ЖИВОТНЫХ И ВОСПРОИЗВОДСТВО НАСЕЛЕНИЯ

Лекция 1.1. Регулирование численности популяций в природе ..... 11

1.1.1. Экологическое равновесие и динамика популяций в природе..... 11

1.1.2. Биотический потенциал и сопротивление среды..... 14

1.1.3. Механизмы регулирования численности популяций в природе ..... 18

1.1.4. Две стратегии размножения популяций (*r*-стратегия и *K*-стратегия)..... 23

Контрольные вопросы..... 25

Лекция 1.2. Воспроизводство населения как социально управляемый процесс ..... 26

1.2.1. Множество демографических исходов ..... 26

1.2.2. Демографическое равновесие ..... 30

1.2.3. Демографическая система и демографические отношения ..... 31

Контрольные вопросы..... 34

Лекция 1.3. Исторические типы воспроизводства населения ..... 35

1.3.1. Периодизация демографической истории ..... 35

1.3.2. Архетип воспроизводства населения..... 39

1.3.3. Традиционный тип воспроизводства населения..... 42

1.3.4. Современный тип воспроизводства населения..... 46

Контрольные вопросы..... 47

## Тема 2. СМЕРТНОСТЬ

Лекция 2.1. Эпидемиологическая модель смертности и ее исторические формы..... 49

2.1.1. Источники информации о смертности прошлых эпох..... 49

2.1.2. Зарождение современной статистики смертности и методов ее анализа..... 52

2.1.3. Современная статистика смертности. Статистика причин смерти..... 55

2.1.4. Факторы смертности и причины смерти..... 58

2.1.5. Три эпидемиологические модели смертности..... 59

Контрольные вопросы..... 64

Лекция 2.2. Архетип и традиционный тип смертности ..... 65

2.2.1. Архетип: первые шаги социального контроля смертности ..... 65

2.2.2. Палеолитическая эпидемиологическая модель смертности  
и продолжительность жизни ..... 70

2.2.3. Традиционный тип смертности: новые возможности и исторические  
пределы..... 72

2.2.4. «Обычная» традиционная смертность.....	80
2.2.5. «Кризисный» компонент традиционной смертности .....	84
2.2.6. Традиционная эпидемиологическая модель смертности и продолжительность жизни .....	95
Контрольные вопросы .....	100
Лекция 2.3. Эпидемиологическая революция и современная эпидемиологическая модель смертности.....	101
2.3.1. Сущность эпидемиологической революции и ее исторические предпосылки .....	101
2.3.2. Переход к новой эпидемиологической модели смертности .....	106
2.3.3. Рост продолжительности жизни .....	109
2.3.4. «Вторая эпидемиологическая революция» .....	113
2.3.5. Периодизация эпидемиологической революции .....	118
2.3.6. Эпидемиологическая революция в России .....	122
Контрольные вопросы .....	125
<b>Тема 3. РОЖДАЕМОСТЬ</b>	
Лекция 3.1. Базовые детерминанты рождаемости.....	127
3.1.1. Рождаемость как стохастический процесс.....	127
3.1.2. Физиологическая плодовитость и социальное поведение как факторы рождаемости .....	128
3.1.3. Непосредственные детерминанты рождаемости .....	131
3.1.4. Цена простого воспроизводства.....	134
Контрольные вопросы .....	137
Лекция 3.2. Архетип и традиционный тип рождаемости.....	138
3.2.1. Источники данных о рождаемости и числе детей в прошлом.....	138
3.2.2. Архетип рождаемости.....	140
3.2.3. Традиционный тип рождаемости.....	144
Контрольные вопросы .....	170
Лекция 3.3. Становление современного типа рождаемости.....	171
3.3.1. На пути к признанию свободы прокреативного выбора .....	171
3.3.2. Контрацептивная революция.....	174
3.3.3. Снижение рождаемости в развитых странах .....	179
3.3.4. Низкая рождаемость и воспроизводство населения.....	184
3.3.5. Прокреативная мотивация и ее исторические типы.....	186
3.3.6. Глобальные детерминанты низкой рождаемости.....	191
3.3.7. Социальное управление рождаемостью и социокультурный отбор.....	193
3.3.8. Демографическая политика как элемент социального управления рождаемостью.....	196
3.3.9. Демографическая политика и социальная политика .....	199
Контрольные вопросы .....	200

Лекция 3.4. Рождаемость, брак и семья .....	202
3.4.1. Кризис традиционного брака и «второй демографический переход» .....	202
3.4.2. Сексуальная революция .....	206
3.4.3. Новый брачно-семейный календарь.....	208
3.4.4. Регистрируемые и нерегистрируемые браки .....	211
3.4.5. Рост внебрачной рождаемости .....	213
3.4.6. Использование вспомогательных репродуктивных технологий.....	214
3.4.7. Плюрализм семейных форм .....	214
Контрольные вопросы.....	218

#### **Тема 4. МИГРАЦИЯ**

Лекция 4.1. Роль миграций в истории .....	219
4.1.1. Источники информации о миграциях в прошлом .....	219
4.1.2. Миграции как регулятор численности населения .....	223
4.1.3. Донеолитические миграции и расселение человечества .....	224
4.1.4. Миграции-нашествия.....	228
4.1.5. Колонизационные миграции .....	233
4.1.6. Вынужденные миграции .....	237
Контрольные вопросы.....	242
Лекция 4.2. Миграционный переход.....	243
4.2.1. От коллективных к индивидуальным миграциям .....	243
4.2.2. Миграционный переход и внутренние миграции .....	248
4.2.3. Миграционный переход и международные миграции .....	250
Контрольные вопросы.....	256

#### **Тема 5. СОВРЕМЕННАЯ ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ РЕВОЛЮЦИЯ**

Лекция 5.1. Переход к современному типу воспроизводства населения.....	257
5.1.1. Новая репродуктивная стратегия вида <i>Homo sapiens</i> .....	257
5.1.2. Переход к новому равновесию рождаемости и смертности.....	258
5.1.3. Новая возрастная структура населения .....	262
5.1.4. Прогрессивность нового типа воспроизводства населения.....	267
5.1.5. От жизненного цикла к жизненному пути .....	272
Контрольные вопросы.....	274
Лекция 5.2. Глобализация современного типа воспроизводства населения.....	276
5.2.1. Глобальная эпидемиологическая революция .....	276
5.2.2. Запаздывающая глобализация низкой рождаемости.....	282
5.2.3. Омоложение и старение мирового населения .....	289
5.2.4. Мировой демографический взрыв.....	292
5.2.5. Мировая демографическая асимметрия и глобальный миграционный вызов.....	298
Контрольные вопросы.....	305

Лекция 5.3. Теория демографической революции .....	307
5.3.1. Становление и развитие теории демографической революции .....	307
5.3.2. Стадии и составные части демографической революции .....	315
5.3.3. Демографическая революция в контексте исторических перемен .....	321
5.3.4. Теория демографической революции как системная теория .....	327
Контрольные вопросы .....	334
ЛИТЕРАТУРА.....	336
ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ .....	355
ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ.....	360

## ВВЕДЕНИЕ: ПРЕДМЕТ КУРСА

---

Воспроизводство населения, т.е. возобновление поколений людей в результате рождений и смертей, — фундаментальный процесс, без которого невозможно существование человеческого общества. Воспроизводство населения — частный случай размножения биологических популяций. Миру природы хорошо известны и миграции как один из регуляторов динамики численности популяций. Размножение и миграции популяций в природе, подчиненные биологическим законам, изучаются экологией — именно эта наука исследует структуру и функционирование биологических систем надорганизменного уровня (популяций, сообществ, экосистем).

С появлением человека процессы размножения и динамики популяций приобретают новое измерение. Биологические закономерности не перестают действовать, у размножения и миграций, определяющих динамику популяций как в природе, так и в обществе, сохраняются очень важные общие черты, в которых проявляются универсальные закономерности, свойственные всему живому. Но с возникновением человеческого общества над биологическими регуляторами размножения и миграций популяций надстраиваются новые, социальные, регуляторы, в результате чего биологические регуляторы размножения и миграций приобретают подчиненное значение, а на главные роли выходят социальные регулирующие механизмы.

Изучением социальных регуляторов размножения и динамики человеческих популяций<sup>1</sup> в их взаимодействии с природной и социальной средой занимается наука демография.

Это не единственная задача демографии, она исследует широкий круг вопросов, относящихся к воспроизводству населения. Демографы анализируют основные демографические процессы, изучают их детерминанты и последствия, их взаимосвязи с возрастно-половой структурой населения, составляют демографические прогнозы, разрабатывают предложения по проведению демографической политики. Вся эта работа очень важна, но она не будет продуктивной, если у демографа нет представлений об общих закономерностях функционирования демографической подсистемы общества и исторической эволюции этих закономерностей.

Рассмотрению этих общих закономерностей и посвящен наш курс.

---

<sup>1</sup> В отличие от ряда языков, где слово «популяция» (*англ.* и *фр.* population, *исп.* población и т.д.) относится и к животным, и к человеку, в русском языке применительно к людям чаще говорят о «населении».

Если попытаться схематически представить основные этапы исследований, в результате которых складывается общая сумма демографических знаний, то можно выделить четыре основных этапа, каждому из которых соответствует свой круг задач и определенный раздел демографической науки.

**Демоскопия** — получение первичной, исходной информации о демографических событиях, их регистрация, текущий статистический учет, проведение переписей населения — одним словом, все то, что позволяет с большей или меньшей полнотой и подробностью получить фактические сведения о реальных демографических процессах.

**Демометрия** — количественная обработка собранной информации, превращение груды зафиксированных фактов и цифр в систему корректных, пригодных для анализа показателей.

**Демология** — анализ имеющихся эмпирических показателей и их динамики, описание ситуации, сравнение во времени и в пространстве, установление количественных зависимостей, моделирование, прогнозирование и т.п.

**Демософия** — выявление исторических закономерностей и тенденций, объяснение причинно-следственных связей демографических процессов с другими процессами, протекающими в природе и обществе, теоретические обобщения — одним словом, «демографическая философия».

В ходе нашего курса мы немного коснемся всех основных звеньев демографического знания и будем опираться на результаты, полученные на всех этапах демографических исследований. Но подробно они излагаются в других демографических курсах, наше же основное внимание будет сосредоточено на последнем звене всей цепочки — демософии.

Как писал Э. Дюркгейм, «в сфере социальной реальности история играет роль, подобную той, какую микроскоп играет в сфере реальности физической» [Дюркгейм 2002: 19]. В курсе объединены эмпирическая часть — знакомство с фактами демографической истории — и теоретическая часть — истолкование этих обнаруженных «историческим микроскопом» фактов и их обобщение, поиски закономерных тенденций, прокладывающих себе путь через море случайности.

Курс предназначен для магистрантов, изучающих демографию. Но он может быть полезен и бакалаврам, и аспирантам — и не только демографам. Демографические знания — часть общесоциального знания. Всем, кто интересуется обществом, должна быть интересна и демография.

# 1

ТЕМА



---

## РАЗМНОЖЕНИЕ ЖИВОТНЫХ И ВОСПРОИЗВОДСТВО НАСЕЛЕНИЯ

---

### ЛЕКЦИЯ 1.1. РЕГУЛИРОВАНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ В ПРИРОДЕ

---

#### 1.1.1. ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАВНОВЕСИЕ И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ В ПРИРОДЕ

---

Продолжение рода — неотъемлемая составляющая жизнедеятельности любого биологического вида. Непрерывность процесса возобновления поколений предполагает длительное сохранение относительно устойчивого равновесия между видом и средой. Это равновесие обеспечивается в рамках *биотических сообществ* (греч. βίωτή — жизнь), или *биоценозов*.

Все живые организмы на Земле существуют в рамках таких сообществ — каждое из них представляет собой совокупность популяций растений, животных и микроорганизмов, населяющих определенную территорию (*биотоп*) и взаимодействующих между собой. Возможны разные виды взаимодействия, например конкуренция за одни и те же ресурсы, взаимодействие хищника и жертвы, паразита и хозяина, симбиоз, когда один вид не может жить без другого. Биоценоз в единстве с биотопом, с которым он обменивается веществом и энергией, образует *экологическую систему* (*биогеоценоз*).

*Популяция* (средневек. лат. populatio, лат. populus — народ, население; англ. и фр. population) — это группа особей одного вида, обитающая и воспроизводящая себя в течение большого числа поколений на определенной территории, отделенная от других популяций того же вида и являющаяся частью биотического сообщества.

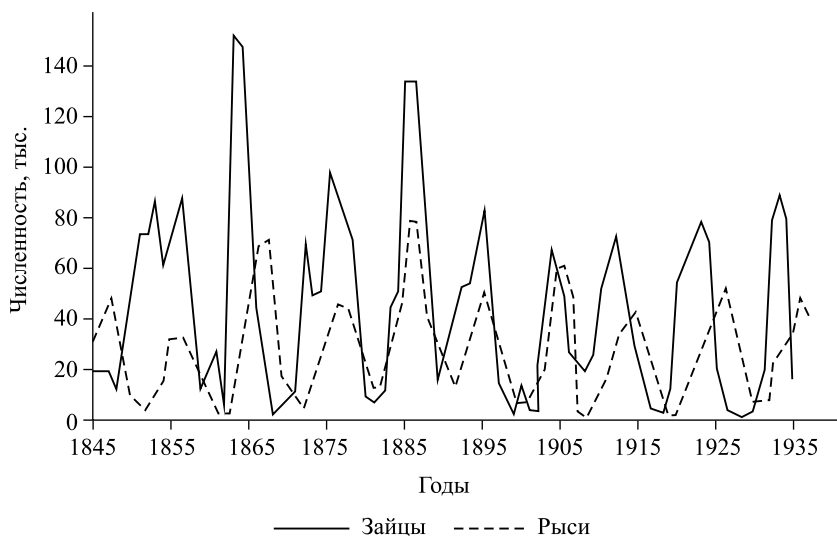
Биотические сообщества функционируют как единое целое, как система более высокого уровня, чем входящие в него популяции. Как правило, биотические сообщества отличаются высокой устойчивостью, позволяю-



щей им на протяжении длительного времени сохраняться и поддерживать свою внутреннюю структуру, несмотря на постоянные довольно значительные (хотя и не безграничные) изменения внешних условий. Состояние устойчивости биотического сообщества, при котором структура, численность и взаимодействие всех входящих в него популяций остаются более или менее постоянными и к которому сообщество неизменно возвращается в случае отклонения от него благодаря своей способности к саморегуляции, называется *экологическим равновесием*.

**Пример естественных колебаний популяций в природе.**

Циклические колебания численности зайца-беляка и рыси в районе Гудзонова залива в Канаде, по данным заготовки пушнины Hudson's Bay Company, НВС



«Для популяций некоторых долгоживущих организмов... характерны упорядоченные колебания... Подъемы и спады чередуются у них с такой точностью, что величину популяции можно предсказать на несколько лет вперед. Например, популяции рыси в Канаде достигают максимума примерно через каждые 10 лет, причем цикл колебаний их численности следует за циклом их основной жертвы — зайца-беляка».

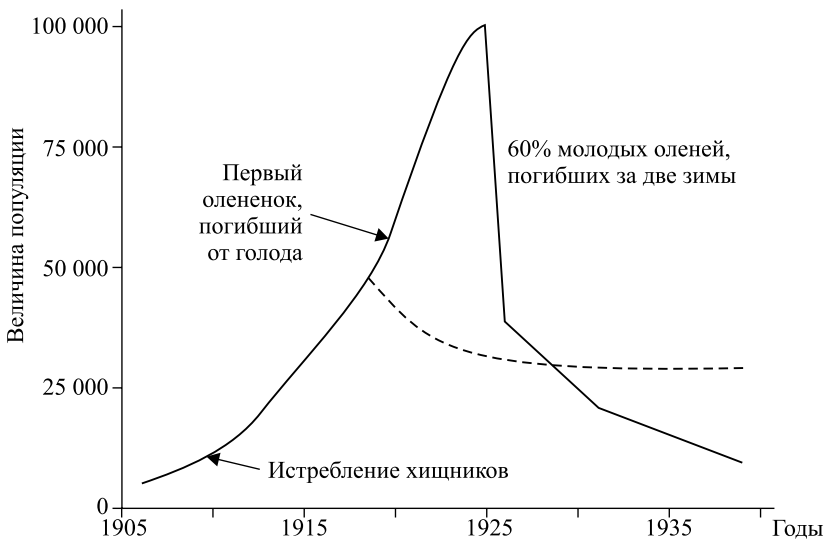
Роберт Риклефс [Риклефс 1979: 244]

Динамика численности популяций — один из ключевых факторов поддержания или нарушения экологического равновесия. В этом смысле можно говорить об оптимальной численности популяций, при которой соотношение популяций внутри биотического сообщества остается идеально сбалан-

сированным. В действительности численность популяций в природе никогда не бывает оптимальной и никогда не остается неизменной. Как правило, она испытывает колебания, иногда бóльшие, иногда меньшие. Численность крупных млекопитающих и птиц с высокой выживаемостью, низкой плодовитостью и развитой заботой о потомстве может изменяться в разы, мелких грызунов — в сотни раз, насекомых — в тысячи и даже миллионы раз.

**Пример вмешательства человека.** Влияние истребления хищников на величину популяции оленя на плато Кайбаб в Аризоне.

Пунктир — возможная динамика популяции в случае, если хищники не были бы истреблены



«Численность чернхвостого оленя (*Odocoileus hemionus*) на плато Кайбаб в Аризоне (США) после запрещения охоты и уничтожения хищников (пума, койот) очень быстро возросла. Когда предельные возможности среды были использованы, животные стали умирать от голода. После резкого падения численности популяции поголовье не восстанавливалось: 15 лет спустя оно еще составляло всего 10% от прежнего максимального уровня. Причина такого отставания заключалась во взаимодействии *Odocoileus* с растительностью, которая не могла восстановиться за короткий срок после уменьшения поголовья оленей».

Роже Дажо [Дажо 1975: 243–244]

Колебание численности популяций — закон природы. В то же время всякое значительное отклонение числа особей в популяции от оптимального связано с отрицательными последствиями для ее существования. Превышение оптимальной численности ведет к ослаблению всех особей в

результате недостатка пищи, стрессов, возможных массовых заболеваний и т.п. Уменьшение численности ниже оптимальной ставит под угрозу существование популяции из-за превышения порога ее минимальных значений. Однако длительная история всех преуспевающих видов свидетельствует о существовании механизмов, не допускающих таких нарушений баланса, которые ставили бы под угрозу само существование популяций. Их численность может сильно колебаться, но биотические сообщества сохраняют свою устойчивость.

Как достигается этот результат? Какие механизмы регулируют столь разнообразную и обусловленную разными причинами динамику численности популяций таким образом, что экологическое равновесие сохраняется на протяжении весьма длительных периодов?

### 1.1.2. БИОТИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ И СОПРОТИВЛЕНИЕ СРЕДЫ

Способность вида к размножению может быть описана с помощью понятия **биотического**, или воспроизводственного (reproductive), **потенциала**. Оно было введено в 1925 г. американским экологом Р. Чепменом (Royal Norton Chapman, 1889–1939). Хотя биотический потенциал определен Чепменом не строго, его можно трактовать как меру способности популяции к росту, соответствующую максимальным биологически возможным константам размножения (рождаемости и продолжительности жизни) в **нелимитированной среде**. В этом случае коэффициент естественного прироста ( $r$ ), т.е. разница между коэффициентом рождаемости ( $b$ ) и коэффициентом смертности ( $m$ ), ( $r = b - m$ ), был бы постоянным и максимально возможным ( $r = r_{max}$ ), а популяция росла бы в геометрической прогрессии со знаменателем прогрессии  $r_{max}$ , который и можно считать мерой биотического потенциала.

$$P_t = P_0(1 + r)^t.$$

Или, в случае бесконечно малых интервалов времени:

$$P_t = P_0 e^{rt},$$

где  $e$  — основание натурального логарифма.

---

«Любое органическое существо естественно размножается в столь быстрой прогрессии, что, не подвергаясь оно истреблению, потомство одной пары очень скоро заняло бы всю землю. <...> Слон плодится медленнее всех известных животных, и я постарался вычислить вероятную минимальную скорость возрастания его численности; он начинает плодиться, всего вероятнее, не ра-

нее тридцатилетнего возраста и плодится до девяноста лет, принося за этот промежуток времени не более шести детенышей, а живет до ста лет; допустив эти цифры, получим, что в период 740–750 лет от одной пары получилось бы около девятнадцати миллионов живых слонов. <...> Мы с уверенностью можем утверждать, что все растения и животные стремятся размножиться в геометрической прогрессии».

Чарльз Дарвин [Дарвин 2016: 86]

---

Иногда в природе возникают исключительные условия, обычно искусственно созданные людьми, когда популяция какое-то время размножается, не сталкиваясь с внешними ограничениями, и тогда она действительно растет с огромной скоростью. Но, как правило, нелимитированной среды в природе не бывает, а рост в геометрической прогрессии если и возможен, то лишь непродолжительное время и в исключительных случаях. Поэтому  $r_{max}$  не является мерой действительной скорости роста популяции. В обычных условиях фактическая скорость роста оказывается намного ниже максимально возможной ( $r_{факт} \ll r_{max}$ ) из-за ограниченности пищи, пространства и убежищ.

---

«Когда домашнюю овцу завезли на Тасманию, ее популяция увеличилась от менее чем 200 тыс. особей в 1820 г. до более чем 2 млн в 1850 г. Это десятикратное увеличение за 30 лет эквивалентно ежегодному увеличению на 8% ( $\lambda = 1,08$ ). В 1937 г. на остров Протекшн (штат Вашингтон) привезли двух самцов и шесть самок обыкновенного фазана; через 5 лет численность взрослых особей достигла 1325. Это увеличение численности в 166 раз соответствует ежегодному приросту на 180% ( $\lambda = 2,80$ ). Даже у такого вида, как калифорнийский морской слон, популяция которого была практически уничтожена охотниками в XIX веке, численность увеличилась с 20 особей в 1890 г. до 30000 в 1970-м ( $\lambda = 1,096$ ). Еще через 100 лет такого неограниченного роста популяция морских слонов достигла бы 27 млн особей и вытеснила бы с пляжей Южной Калифорнии любителей морских купаний. Вслед за этим животные быстро завоевали бы пляжи Флориды и Нью-Джерси. К концу века по берегам всего западного полушария обитали бы морские слоны — миллиард особей!»

Роберт Риклефс [Риклефс 1979: 233–234]

---

Более того, если рассматривать длительные промежутки времени и устойчивые, сложившиеся экосистемы, видно, что популяции, как правило, вообще не растут, сколь бы высоким биотическим потенциалом они ни обладали. Иначе говоря, даже при огромных различиях в биотическом по-

тенциале разных видов ( $r_{max}$ ) фактические темпы роста ( $r_{факт}$ ) у них оказываются в среднем примерно одинаковыми и близкими к нулю.

Такая стабильность обусловлена тем, что ни одна популяция не существует изолированно, каждая взаимодействует с другими популяциями растений и животных, которые представляют по отношению к ней внешнюю среду. Чрезмерное размножение одной популяции затрагивает «интересы» всех остальных, которые и оказывают ей сопротивление. «Влияние той или иной популяции простирается до экологически отдаленных частей сообщества через ее конкурентов, хищников и жертв. Насекомоядные птицы не поедают деревья, но они поедают многих насекомых, которые кормятся листьями или опыляют цветки. Поедая насекомых-опылителей, птицы косвенным образом воздействуют на число производимых деревом плодов, на количество пищи, доступной животным, которые питаются плодами и проростками, на хищников и паразитов этих животных и так далее» [Риклефс 1979: 331]. Такие неизбежные взаимодействия и означают, что среда «лимитирована». Все происходит так, как если бы популяции постоянно пытались реализовать свой высокий биотический потенциал, а сопротивление среды неизменно пресекало все такие попытки.

Для того чтобы описать рост популяции с данным биотическим потенциалом в лимитированной среде, предположим, что существует некая предельная численность популяции  $K$ , по достижении которой сопротивление среды становится непреодолимым. Скорость размножения ( $r_{факт}$ ) определяется биотическим потенциалом только в начальный момент  $t_0$  ( $r_{макс} = r_0$ ), а затем начинает убывать, наталкиваясь на сопротивление среды, возрастающее по мере приближения к  $K$ , так что каждое следующее значение  $r$  меньше предыдущего:

$$r_{факт} = r_t = r_0 m_t$$

$$(m_t = 1 \text{ при } t = 0; m_t < 1 \text{ при } t > 0).$$

Логично предположить, что величина  $m_t$  убывает пропорционально все время сокращающейся разнице между предельной и фактической численностью популяции.

Например, когда популяция  $P_t$  составляет 10% от предельной популяции  $K$ , величина  $m$  пропорциональна величине  $100\% - 10\% = 90\%$ ; если население выросло до 30%, то, соответственно,  $m$  пропорциональна величине  $100\% - 30\% = 70\%$ . По мере того как фактическая численность популяции приближается к предельной, дробь  $P_t/K$  стремится к единице, а скорость размножения ( $r_{факт}$ ) — к нулю, численность популяции стабилизируется.

В общем виде величина  $m$  пропорциональна величине  $(1 - P_t/K)$ :

$$m_t = (1 - P_t/K).$$

Соответственно,

$$r_{\text{факт}} = r_t = r_0 m_t = r_0 (1 - P_t/K),$$

а прирост  $P$  за единицу времени

$$\Delta P_t = P_t r_t = P_t r_0 (1 - P_t/K).$$

Или в виде дифференциального уравнения:

$$dP/dt = P_t r_0 (1 - P_t/K),$$

известного как *логистическое уравнение* или уравнение Ферхюльста по имени предложившего это уравнение бельгийского математика Пьера Франсуа Ферхюльста (Pierre François Verhulst, 1804–1849). Этому уравнению соответствует так называемая *логистическая кривая*, S-образная в отличие от J-образной экспоненциальной кривой (рис. 1.1.1).

Предположим некоторую популяцию, живущую в условиях, допускающих ее увеличение не более чем в 40 раз, после чего сопротивление среды (недостаток пищи, убежищ и т.п.) приведет к массовой гибели особей и насильственному сокращению численности до предельно возможной, а то и ниже нее (в силу инерционности восстанавливающих процессов — массового падежа, эпидемий и проч.). Биотический потенциал популяции  $r_{\text{max}} = 0,015$  в единицу времени.

Исходя из нашего предположения, получим следующую таблицу:

Таблица 1.1.1

Расчетные параметры для логистической кривой

$t$ (единицы времени)	$P_t = P_{t-1} + \Delta P_{t-1}$	$r_0$	$P_t/K$	$m_t = 1 - P_t/K$	$r_t = r_0 m_t$	$\Delta P_t = P_t r_t = P_t r_0 (1 - P_t/K)$
0	1,000000	0,015	0,025000000	0,975000000	0,014625000	0,014625000
1	1,014625	0,015	0,025365625	0,974634375	0,014619516	0,014833326
2	1,029458	0,015	0,025736458	0,974263542	0,014613953	0,015044456
3	1,044503	0,015	0,026112570	0,973887430	0,014608311	0,015258422
4	1,059761	0,015	0,026494030	0,973505970	0,014602590	0,015475258
5	1,075236	0,015	0,026880912	0,973119088	0,014596786	0,015694997
...	...	...	...	...	...	...
100	4,086291	0,015	0,102157267	0,897842733	0,013467641	0,055032696
...	...	...	...	...	...	...
300	27,77128	0,015	0,694282046	0,305717954	0,004585769	0,127352692
...	...	...	...	...	...	...
500	39,15646	0,015	0,978911592	0,021088408	0,000316326	0,012386212

На рис. 1.1.1 представлена логистическая кривая численности популяции, построенная на основании данных табл. 1.1.1, и кривая экспоненциального роста при одинаковых начальных значениях  $r = r_{max}$ . В случае экспоненциального роста его темп остается постоянным, и кривая быстро достигает потолка роста, что делает дальнейший рост невозможным и неизбежно влечет за собой гибель значительной части популяции. В случае логистического роста его темпы постепенно снижаются, давление среды «пригибает» кривую роста популяции книзу и превращает *J*-образную экспоненциальную кривую в *S*-образную логистическую.

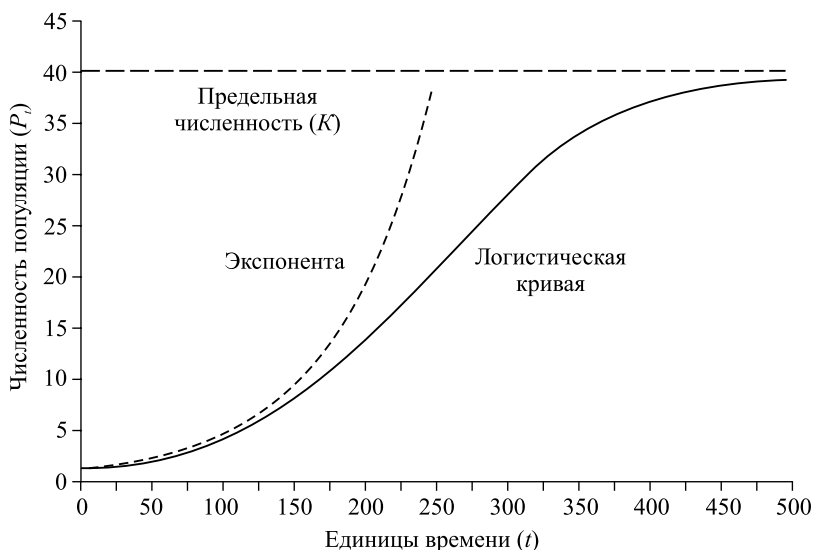


Рис. 1.1.1. Экспоненциальная и логистическая кривые роста популяции в лимитирующей среде

### 1.1.3. МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛИРОВАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ В ПРИРОДЕ

Факторы, в которых проявляется сопротивление среды, ограничивающее размножение популяций, разнообразны, обычно их подразделяют на **зависящие** и **не зависящие** от плотности популяции.

Факторы, не зависящие от плотности (климат, солнечная активность, человеческая деятельность и т.п.), могут сильно влиять на численность популяции, вызывать ее колебания, например сезонные, препятствовать или способствовать ее росту.

Но долговременная устойчивость численности популяции (несмотря на колебания) в рамках естественных экосистем, ее равновесие со средой, как правило, поддерживаются благодаря действию факторов, зависящих от плотности. Например, повышение плотности популяции животных на данной территории может привести к ухудшению обеспеченности их кормом, что, в свою очередь, способно вызвать уменьшение рождаемости, рост смертности, а в конечном счете — снижение плотности до прежнего уровня.

Таким образом, биотическое сообщество функционирует как **саморегулирующаяся система**, в которой автоматически поддерживается равновесие всех входящих в нее популяций разных видов. Давление популяции на среду, став достаточно сильным, порождает реакции **отрицательной обратной связи**, которые и приостанавливают дальнейший рост ее численности и даже приводят к ее сокращению. Этот автоматизм достигается за счет существования устойчивых отношений между видами, которые определяются прежде всего их местом в трофических (пищевых) цепях: отношения хищника и жертвы, паразита и хозяина, конкуренция за ресурсы и проч.

Механизмы регулирующего воздействия зависящих от плотности факторов на численность популяций в природе многообразны. Самый простой из них — подъемы смертности при превышении порога плотности и ее снижение, когда плотность опускается ниже этого порога. Характерный пример — синхронные колебания численности хищника и жертвы.

Повышение смертности — важнейший, но не единственный механизм, регулирующий численность популяций в природе. Имеется множество других регуляторов, включающихся в ответ на повышение плотности еще до того, как обнаруживается прямая нехватка корма или каких-то других условий, и также замедляющих рост популяции.

«Существует некая, различная для каждого вида средняя плотность популяции, при которой неотвратимо приходит в действие таинственный регуляторный механизм, который через посредство надпочечников и гипофиза сначала подавляет, а затем полностью прекращает воспроизведение» [Шовен 1965: 184]. Реакция на повышение плотности может вести к «пониженной выживаемости и резким нарушениям размножения при высоких плотностях популяции, даже если количество пищи, воды и число мест для устройства гнезда превышает потребности. Стресс, создаваемый перенаселенностью, ведет к ряду аномальных физиологических симптомов, совокупность которых известна под названием “общий адаптационный синдром” и к которым относятся сокращение размножения, замедление роста, задержка полового созревания, повышенная смертность зародышей, пониженная лактация и повышенная восприимчивость к болезням» [Риклефс 1979: 250].



Еще один тип реакций связан с миграциями, точнее, с расселением, или дисперсией (миграциями у животных называют перемещения, при которых они возвращаются на свою родину для размножения). Расселение — это отделение части популяции, которое приводит к расширению ареала ее обитания. «Способность к расселению определяет шансы вида на выживание не в меньшей степени, чем способность к размножению и продолжительность жизни особи» [Коли 1979: 98]. Расселение может приводить к перетоку части особей из одной популяции в другую или к заселению новых, еще не занятых видом территорий. У некоторых видов всплески миграционной (расселенческой) активности принимают форму массового исхода особей из популяции (нашествия саранчи, леммингов, белок), который заканчивается их массовой гибелью.

---

«В годы массового размножения, которое наступает при благоприятном сочетании погодных условий, саранча переходит в стадную фазу... Стадная саранча все время находится в состоянии миграционной активности. Личинки двигаются скоплениями — кулигами, а взрослые гигантскими стаями разлетаются на сотни и тысячи километров от мест постоянного обитания. Так, в конце прошлого столетия масса одной из стай шистоцерки, перелетевшей через Красное море, была определена не менее чем в 44 млн т. На границах своего временного ареала перелетная саранча не может размножаться, и эти очаги вскоре затухают. Стаи или погибают, или, постепенно разреживаясь, начинают откочевку к зоне постоянных очагов... Разлет стай саранчи не обеспечивает формирования новых постоянных популяций, а практически служит лишь механизмом снятия перенаселенности в местах, благоприятных для размножения. При этом гибнет гигантское количество насекомых. Стаи, несущие на своем пути неисчислимы бедствия, сами оказываются обреченными».

Нина Чернова, Александра Былова [Чернова, Былова 2007]

---

Так или иначе, но зависимость от плотности означает, что чрезмерно размножившаяся популяция наталкивается на внешние барьеры: недостаток корма, убежищ, территории, — и ее размножение тормозится, нередко ценой гибели огромной части популяции.

И изменения смертности, и другие реакции, корректирующие динамику численности популяций и приводящие ее в соответствие с требованиями экологического равновесия, можно рассматривать как механизмы самоорганизации экологического сообщества. В экологической литературе в этой связи иногда говорят о *популяционном гомеостазе*.

Обычно в биологии под популяционным гомеостазом понимается способность популяции поддерживать стабильность и целостность генетической структуры в изменяющихся условиях среды — этот вопрос не имеет отношения к нашей теме. Но есть и другое использование этого понятия. «Поддержание оптимальной в данных условиях численности называют **гомеостазом популяции**... В основе способностей популяций к гомеостазу лежат изменения физиологических особенностей, роста, поведения каждой особи в ответ на увеличение или уменьшение числа членов популяции, к которой она принадлежит» [Чернова, Былова 2007].

Вопрос о существовании популяционного гомеостаза в указанном выше смысле не бесспорен. Гомеостаз — это свойство сложных систем сохранять относительную динамическую устойчивость параметров состава и функций системы при изменяющихся условиях ее взаимодействия с внешней средой за счет автономности и стабильности ее внутренней организации. В какой мере можно считать проявлением такой устойчивости резкие колебания численности популяций, их внезапное увеличение иногда в сотни и тысячи раз с последующей гибелью всего избыточного потомства?

Мы не будем сейчас останавливаться на этом вопросе, но вернемся к его рассмотрению в конце нашего курса, когда будем обсуждать важную для нас концепцию *демографического* гомеостаза.

Сейчас ограничимся констатацией того, что все популяции определенным образом адаптированы к условиям существования в рамках привычных экосистем, обладают способностью той или иной ценой поддерживать равновесие с окружающей средой и возвращаться к этому равновесию, если оно было нарушено. Эта цена у разных видов разная, и это объясняется тем, что в процессе эволюции возникают виды, все менее зависящие от изменений внешней среды **на уровне отдельного организма**, что и делает возможными более эффективные стратегии размножения. Температура тела пресмыкающихся зависит от температуры окружающей среды, а млекопитающих — не зависит (классический пример гомеостаза), что делает их гораздо менее чувствительными к изменению внешних условий. К этому же ведут и многие другие эволюционные приобретения млекопитающих. Поэтому они не нуждаются в огромной плодовитости рыб или насекомых. Нарастание роли защитных гомеостатических механизмов здесь налицо. Но речь идет о гомеостатических механизмах функционирования организмов, а не популяций.

По-видимому, эволюция выработала и различные приспособительные механизмы, позволяющие организмам реагировать на изменения плотности популяции, а возможно, и на какие-то другие изменения внешней среды, откуда упоминавшиеся упреждающие или кажущиеся упреждающими реакции обратной связи, тормозящие размножение на организменном

уровне. Они запрограммированы генетически и носят характер безусловных рефлексов.

Правда, существует гипотеза В. Уинн-Эдвардса о «групповом» естественном отборе, «в том, что касается динамики популяции, гораздо более важном, чем отбор на индивидуальном уровне» [Wynne-Edwards 1962: 20]. Эта гипотеза предполагает существование в природе, “по аналогии с человеческим опытом”, какой-то зависящей от плотности конвенции... основанной на доступных ресурсах пищи и “искусственно” предотвращающей рост интенсивности их эксплуатации выше оптимального уровня» [Ibid.: 11]. «Эти гомеостатические конвенции ограничивают плотность популяции таким уровнем, при котором пищевые ресурсы могут сохраняться без превышения лимита» [Ibid.: 143].

Появление гипотезы Уинн-Эдвардса положило начало полемике между ним и известным экологом Д. Лэком, в которой Лэк утверждал, что регуляция динамики популяций, даже если ее не сводить к регуляции смертности, происходит на организменном уровне, в то время как Уинн-Эдвардс настаивал на надорганизменной регуляции, побуждающей отдельную особь учитывать интересы популяции в целом. Как замечает Р. Докинз, «разногласия связаны не с тем, регулируется ли рождаемость. Они возникают по вопросу о том, почему она регулируется: какой процесс естественного отбора обусловил планирование семьи?» [Докинз 2013: 68]. «Уинн-Эдвардс сказал бы: “Важный оптимум, к которому должны стремиться все индивидуумы, это оптимум для группы в целом”. А Лэк сказал бы: “Каждый эгоистичный индивидуум выбирает такую величину кладки, при которой он может довести число выращенных птенцов до максимума”» [Там же: 70].

Среди биологов и экологов и сейчас нет полного единодушия в отношении гипотезы Уинн-Эдвардса, однако большинство все же склоняется к тому, что ее следует отвергнуть, так как естественный отбор повышает приспособленность отдельных особей, а не популяций [Пианка 1981: 22–23]. Эта гипотеза вызвала критические замечания и со стороны демографов, которых насторожило то, что она «позволяет легко проводить параллель с людьми, которые, подобно птицам, уменьшающим кладку яиц, рожают единственного ребенка, используют послеродовую аменорею дольше, чем требуется для грудного вскармливания, и для которых тоже характерна высокая детская смертность» [Caldwell 2006: 39]. У людей, как мы увидим далее, существует «коллективная память», в которой хранится информация об общих групповых интересах, и она действительно делает возможным «альтруистическое» поведение в интересах группы. Но она отлична от генетической памяти, свойственной всем организмам в природе. Ни у птиц, ни у млекопитающих ее нет, соответственно, не может быть и «группового альтруизма».

#### 1.1.4. ДВЕ СТРАТЕГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ (*r*-СТРАТЕГИЯ И *K*-СТРАТЕГИЯ)

В поддержании экологического равновесия участвуют все популяции, входящие в экосистему, но, как упоминалось, они платят за это разную цену. Существуют различные стратегии ответа популяций на сопротивление среды, зависящие от положения вида на эволюционной лестнице и, соответственно, от степени защищенности организмов от неблагоприятных для них внешних воздействий.

У простейших биологических видов, слабо защищенных от таких воздействий, стратегия размножения популяций ориентирована на максимальную реализацию ее биотического потенциала ( $r_{max}$ ) без оглядки на пределы, которые ставит внешняя среда, что заведомо предполагает массовую гибель потомства и взрослых особей после того, как эти пределы будут превышены. В процессе эволюции возникают виды, все более приспособленные к изменениям внешней среды и потому не нуждающиеся в огромном, но почти полностью растрачиваемом биотическом потенциале.

В целом, как правило, организмы «с короткой продолжительностью жизни и с высокой репродуктивной способностью более чувствительны к кратковременным флуктуациям среды; численность их популяций нередко увеличивается или уменьшается в сотни и даже тысячи раз за несколько дней или недель», тогда как «популяции крупных растений и животных с большой продолжительностью жизни и медленным размножением сравнительно нечувствительны к изменяющимся условиям среды вследствие заложенных в них способностей к гомеостазу» [Риклефс 1979: 239].

Обобщение наблюдений реальной динамики популяций в природе позволило американским экологам Роберту МакАртуру и Эдварду Уилсону сформулировать представление о двух принципиально различных стратегиях размножения [MacArthur, Wilson 1967; Пианка 1981: 135–138]. Они получили название *r*-стратегии и *K*-стратегии (*r* и *K* — параметры уравнения Ферхюльста).

*r*-стратегия — «затратная», ориентированная на максимальное использование биотического потенциала с последующей массовой гибелью потомства. При такой стратегии популяция как бы стремится побыстрее воспользоваться возникшими на короткое время благоприятными условиями, ведет себя конъюнктурно, поэтому *r*-стратегию часто называют «оппортунистической».

Противоположная ей *K*-стратегия — «экономная», ориентированная на соблюдение предела роста *K*, по мере приближения к которому скорость роста популяции замедляется. Такая стратегия (ее называют также «равновесной») предполагает поддержание относительной устойчивости численности

популяции при производстве относительно малочисленного, но лучше защищенного потомства. Соответственно, **K**-стратеги не нуждаются в огромном биотическом потенциале **r**-стратегов. Млекопитающим не нужна огромная плодовитость рыб или насекомых, благодаря этому функция размножения занимает в их жизнедеятельности гораздо меньшее место, что создает возможности развития других, более сложных и разнообразных функций.

В табл. 1.1.2 приведены основные характерные признаки видов, придерживающихся той или иной стратегии, хотя следует иметь в виду, что «мир не окрашен только в черное и белое, а крайние варианты, как правило, связаны целой гаммой переходов. Ни один из видов не подвержен только **r**-или только **K**-отбору; каждый вид должен достигнуть определенного компромисса между двумя крайними вариантами» [Пианка 1981: 138]. Иными словами, в динамике популяций всех видов всегда присутствуют элементы обеих стратегий, хотя и в разном соотношении.

В то же время в биологической эволюции прослеживается тенденция к усилению элементов **K**-стратегии. У видов, находящихся на более высоких ступенях эволюционной лестницы, большую роль играют внутренние регуляторы динамики популяций, их численность становится более устойчивой, амплитуда колебаний сокращается. Численность может изменяться в разы, но не в сотни раз, тем более не в тысячи и даже миллионы раз, что наблюдается у многих насекомых и ракообразных.

Таблица 1.1.2

Характеристики популяций, придерживающихся **r**-стратегии и **K**-стратегии

<b>r</b> -стратегия	<b>K</b> -стратегия
Неустойчивое равновесие с окружающей средой	Устойчивое равновесие с окружающей средой
Изменчивая численность, может быть больше <b>K</b>	Устойчивая численность, обычно близкая к <b>K</b>
Резкие и в ряде случаев регулярные циклы роста и сокращения	Плавные, слабо выраженные и нерегулярные циклы роста и сокращения
Малые размеры тела	Крупные размеры тела
Короткая жизнь	Долгая жизнь
Непродолжительное вынашивание	Продолжительное вынашивание
Многочисленный приплод	Штучный приплод
Короткие интервалы между рождениями	Длительные интервалы между рождениями
Малая длина поколения	Большая длина поколения
Высокий потенциал роста	Низкий потенциал роста
Быстрое и широкое расселение	Медленное расселение

Усиление в процессе эволюции элементов *K*-стратегии означает ослабление «бремени размножения», которое тяготеет над жизнью вида. Иными словами, говорит о *повышении экономичности размножения* вида, а значит, и его способности использовать жизненные ресурсы, которые все в меньшей степени расходуются на физическое производство потомства, благодаря чему становится возможным рост сложности организации и функционирования организмов и их сообществ.

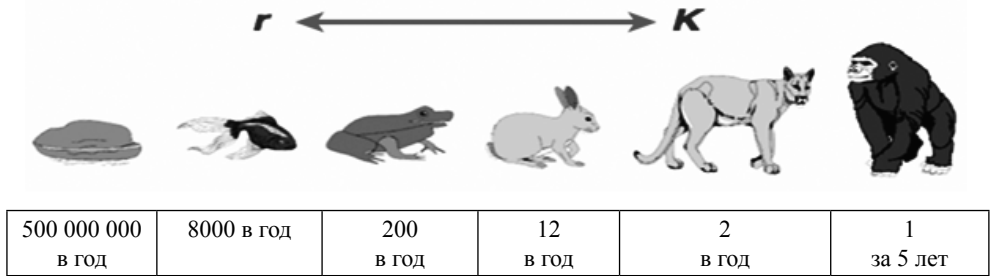


Рис. 1.1.2. Примеры разных стратегий размножения

Источник: [Rushton 1997: 202].

На рис. 1.1.2 представлены примеры разных стратегий размножения на разных этапах эволюции видов. Устрицы — пример *r*-стратегии. Они откладывают 500 млн оплодотворенных яиц в год и не проявляют никакой заботы о потомстве. Крупные приматы — пример *K*-стратегии. Они рожают одного детеныша раз в пять лет, но проявляют активную заботу о потомстве.

*K*-стратегии обеспечивают относительную устойчивость численности популяции, тогда как *r*-стратегии делают неизбежными значительные колебания ее численности.

### Контрольные вопросы

1. Что такое экологическое равновесие?
2. Что такое биотический потенциал и как он реализуется?
3. Как вы понимаете выражение «лимитирующая среда»?
4. Приведите примеры факторов динамики популяций, зависящих и не зависящих от ее плотности.
5. Какие вы знаете механизмы приведения динамики биологических популяций в соответствие с требованиями экологического равновесия?
6. Как вы понимаете саморегуляцию динамики популяций в природе?
7. Что такое *r*-стратегия и *K*-стратегия размножения? Как меняется соотношение этих стратегий в ходе эволюции?