

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Палеонтологический институт
Институт востоковедения
Институт Африки

РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ГУМАНИТАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
Факультет истории, политологии и права

А. В. Марков
А. В. Коротаев

ГИПЕРБОЛИЧЕСКИЙ РОСТ
В ЖИВОЙ ПРИРОДЕ
И ОБЩЕСТВЕ

URSS
Москва

Настоящее исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Программ Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов», «Происхождение и эволюция биосферы» и «Экономика и социология знаний» (Подпрограмма «Математическое моделирование и системный анализ мировой динамики»).

**Марков Александр Владимирович,
Коротаев Андрей Витальевич**

Гиперболический рост в живой природе и обществе / Отв. ред.
Н. Н. Крадин. М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2009. – 200 с.

Книга рассказывает о важной количественной закономерности, выявленной в развитии социальных и биологических систем. Численность населения и ряд других макросоциологических параметров (степень урбанизации, грамотности и т.д.), растут по гиперболическому закону (скорость роста показателя пропорциональна квадрату его значения в данный момент времени). Авторы монографии – биолог А. В. Марков и историк-социолог А. В. Коротаев – выявили такую же закономерность в динамике родового богатства морской и континентальной биоты в течение последних 540 млн лет. Сходство столь разных процессов, по-видимому, не является случайным и объясняется в обоих случаях наличием нелинейной положительной обратной связи второго порядка. В человеческом обществе эта связь опосредуется научно-техническим прогрессом и ростом несущей способности Земли, что ведет к дальнейшему росту населения, который, в свою очередь, способствует дальнейшему ускорению научно-технического прогресса. В биоте аналогичная связь опосредуется ростом сложности (видового богатства) экосистем, что приводит к снижению темпов вымирания видов и к росту темпов видообразования. Как в обществе, так и в природе гиперболический рост не может продолжаться вечно и рано или поздно начинает через тот или иной фазовый переход трансформироваться в иного вида динамику. В книге анализируются причины и механизмы гиперболического роста, рассматриваются математические модели, помогающие понять наблюдаемые в природе и обществе процессы. Для верификации моделей привлекаются обширные массивы историко-социологических и палеонтологических данных.

Книга рассчитана на широкий круг читателей: социологов, историков, биологов, а также всех тех, кого интересуют возможности применения междисциплинарных подходов к изучению эволюции живой природы и общества.

Рецензенты:

кандидат физико-математических, доктор исторических наук *С. А. Нефедов*
кандидат биологических наук *С. А. Боринская*

Издательство «Книжный дом «ЛИБРОКОМ»».
117312, г. Москва, пр-т 60-летия Октября, 9.

Отпечатано в ООО «ЛЕНАНД». Формат 60×90/16. Печ. л. 15,5. Зак. № 2160.

ISBN 978–5–397–00481–7

© Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2009

Оглавление

Введение	5
Часть I Гиперболический рост уровня развития социальной Мир-Системы	
<i>Глава 1</i> Удивительное открытие Хайнца фон Ферстера	9
<i>Глава 2</i> Нелинейные положительные обратные связи как генераторы гиперболического роста Мир-Системы	21
<i>Глава 3</i> Выход социальной Мир-Системы из режима с обострением	49
Часть II Гиперболический рост биоразнообразия	
<i>Глава 4</i> Динамика разнообразия морской и континентальной биот фанерозоя соответствует модели гиперболического роста	69
<i>Глава 5</i> Положительная корреляция между альфа-разнообразием сообществ и длительностью существования родов подтверждает адекватность гиперболической модели роста биоразнообразия	121
Заключение	
Положительные обратные связи и эволюция по пути к усложнению	162

Приложение	Гиперболический рост минимального размера генома в эволюционном ряду от прокариот к млекопитающим	166
Библиография	184

Введение

Одна из характерных особенностей современного этапа развития науки – неуклонное увеличение роли междисциплинарных исследований. В особенности это относится к научным направлениям, занимающихся изучением исторического развития сложных систем, в том числе биологических и социальных.

Известно немало примеров заимствования социальными науками терминов и моделей из эволюционной биологии (Гринин, Марков, Коротаев 2008)¹. Заметно реже имеет место обратный процесс – привлечение достижений социальных наук для объяснения и интерпретации биологических фактов². Эта книга рассказывает об одном из тех нечастых случаев, когда модель, разработанная в рамках социальных наук и нашедшая широкое применение в демографии и макросоциологии, оказалась весьма полезной для описания и интерпретации долгосрочной динамики биологической макроэволюции.

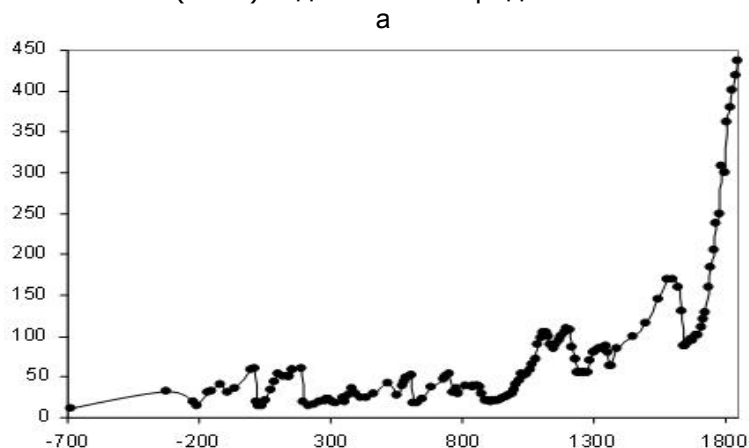
В 2005 году в Дубне на междисциплинарной конференции, посвященной общим законам развития физических, биологических и социальных систем, двумя докладчиками – авторами этой книги, историком-социологом А. В. Коротаевым и биологом А. В. Марковым – были последовательно показаны два графика³. Один из них иллюстрировал рост населения Китая с 700 г. до н.э. по 1851 г. н.э., другой – рост разнообразия морской биоты в течение фанерозойского эона (последние 542 млн лет) (см. Рис. 0.1):

¹ В качестве одних из наиболее ярких примеров попыток построить теорию социокультурной эволюции через творческое модифицирование синтетической теории биологической эволюции могут служить известные монографии Л. Л. Кавалли-Сфорцы и М. В. Фелдмана (Cavalli-Sforza, Feldman 1981), Ч. Дж. Ламсдена и Э. О. Вилсона (Lumsden, Wilson 1981) или Р. Бойда и П. Дж. Ричерсона (Boyd, Richerson 1985).

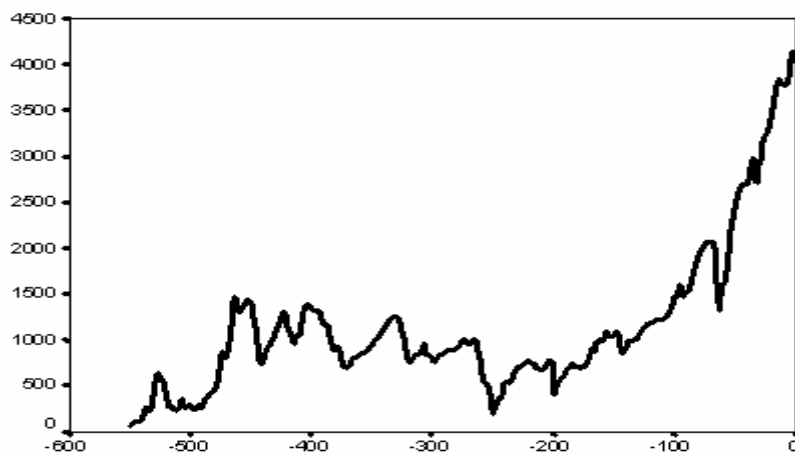
² Примечательно, что подобное заимствование сыграло важную роль на самых ранних этапах становления современной теоретической биологии. Как известно, на формирование дарвиновской эволюционной теории оказали существенное влияние историко-социологические идеи Герберта Спенсера и Томаса Мальтуса (см. об этом, например: Ingold 1986).

³ При этом стоит подчеркнуть, что тогда мы друг с другом знакомы еще не были (собственно говоря, на дубненской конференции мы впервые и познакомились), и поэтому никакой предварительной договоренности показать именно две эти диаграммы между нами быть просто не могло.

Рис. 0.1. Сходство динамики разнообразия фанерозойской морской биоты (ФМБ) и динамики народонаселения в Китае



б



а – популяционная динамика досовременного Китая (обзор оценок, по которым построен данный график см.: Коротаяев, Комарова, Халтурина 2007: 86–112). По вертикальной оси – население Китая, млн человек; по горизонтальной оси – годы (700 г. до н.э. – 1851 г. н.э.);

б – динамика числа родов морских животных в фанерозое. По вертикальной оси – число родов, по горизонтальной оси – время в млн лет до настоящего времени.

Сходство этих двух графиков, изображающих развитие разных объектов (население и биота), при разном масштабе времени (сотни лет и миллионы лет), выполненные в рамках разных наук (историческая социоло-

гия и палеонтология) и по разным методикам (демографические оценки и палеонтологическая летопись), тем не менее, оказалось разительным. В чем причина сходства динамики развития столь разных объектов? Тогда же в Дубне авторы начали поиск ответа на этот вопрос. Результаты наших изысканий, продолжавшихся 4 года, обобщены в настоящей монографии.

Сходство механизмов, определяющих рост народонаселения и биоразнообразия, находит свое отражение в том, что оба процесса хорошо описываются моделью гиперболического, или квадратичного роста. Данная модель широко применяется в демографии и макросоциологии, но до сих пор, насколько нам известно, не применялась для описания эволюции биоразнообразия.

Ключевая особенность гиперболического роста состоит в том, что скорость изменения изучаемого показателя (например, народонаселения) пропорциональна не самому этому показателю (как в случае экспоненциального роста, или роста в геометрической прогрессии), а его квадрату. Если экспоненциальный рост предполагает наличие в системе положительной обратной связи первого порядка (например, связи, действующей по принципу «больше родителей – больше потомков»), то гиперболический рост, идущий с большим ускорением, предполагает наличие более сложных, нелинейных положительных обратных связей второго порядка. Поиск и анализ природы этих связей в развитии биологических и социальных систем составляет содержание многих разделов данной книги.

Книга состоит из двух частей. **В Первой части** рассматривается гиперболический рост народонаселения и ряда других показателей, отражающих уровень развития социума (Мир-Системы). **Во Второй части** обсуждается гиперболический рост биологического разнообразия в течение фанерозойского эона. **В Приложении** рассматривается еще один биологический показатель, рост которого, как выяснилось, тоже может быть описан гиперболической моделью: минимальный размер генома в эволюционном ряду от самых простых живых организмов (прокариот) к самым сложным (млекопитающим).

Благодарности

Мы глубоко благодарны коллегам, с которыми обсуждались изложенные в монографии идеи и которые взяли на себя труд высказать полезные советы и замечания: Л. Е. Гринину (Волгоградский центр социальных исследований, Волгоград), А. П. Назаретяну (Институт востоковедения РАН, Москва)⁴, А. Д. Панову (Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова), С. А. Боринской (Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова, Москва), Н. Н. Крадину (Институт истории, археологии и этнографии Дальневосточного отделения РАН), С. А. Нефедову

⁴ Отметим, что он был и основным организатором дубненской конференции, без которой эта книга на свет, скорее всего, просто не появилась бы.

(Институт истории и археологии Уральского отделения РАН), А. А. Акаеву (Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова), Г. Г. Малинецкому, А. С. Малкову и А. В. Подлазову (Институт прикладной математики им. М. В. Келдыша РАН, Москва), Ю. Г. Пузаченко (Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова, Москва), А. Миллеру (Университет Цинциннати, США), Э. МакГовану (Музей естественной истории, Лондон, Великобритания), Э. Кругу (Чикагский университет, США), С. Ю. Малкову (Институт экономики РАН, Москва), И. В. Следзевскому, Д. А. Халтуриной, А. А. Казанкову, Д. М. Бондаренко и Ю. М. Кобищанову (Институт Африки РАН, Москва), а также А. В. Акимову, О. Е. Непомнину и А. Л. Рябинину (Институт востоковедения РАН, Москва), Д. Беллу и М. Бертону (Калифорнийский университет, США), Ю. Е. Березкину (Кунсткамера, Санкт-Петербург), М. Л. Бутовской (Институт этнологии и антропологии РАН, Москва), А. Г. Вишневскому (Институт демографии Государственного университета «Высшая школа экономики», Москва), Г. М. Дерлугьяну (Северозападный университет, США), Р. Карнейро (Американский музей естественной истории, Нью-Йорк, США), Э. С. Кульпину (Институт социологии РАН, Москва), В. А. Мельянцеву (Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова), П. В. Турчину (Коннектикутский университет, США), Д. Р. Уайту (Калифорнийский университет, США), Д. С. Чернавскому (Физический институт РАН, Москва), М. А. Чешкову (Институт мировой экономики и международных отношений РАН, Москва), А. Шлегель (Аризонский университет, США), К. Эмбер и М. Эмберу (Йельский университет, США).

Мы хотели бы также выразить особую благодарность Е. Н. Букваревой (Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова, Москва) за создание дизайна обложки этой книги.

Часть I

Гиперболический рост уровня развития социальной Мир-Системы

Глава 1

Удивительное открытие Хайнца фон Ферстера

В 1960 г. Х. фон Ферстер, П. Мора и Л. Амиот опубликовали в журнале *Science* сообщение об удивительном открытии (von Foerster, Mora, and Amiot 1960). Они показали, что между 1 и 1958 г. н.э. динамика численности народонаселения мира (N) может быть с необычайно высокой точностью описана при помощи следующего поразительно простого уравнения¹:

$$N_t = \frac{C}{t_0 - t}, \quad (1.1)$$

где N_t – это численность населения мира в момент времени t , а C и t_0 – константы; при этом t_0 соответствует абсолютному пределу (сингулярной точке), когда N стало бы бесконечным, если бы численность населения мира продолжила расти по той же самой траектории, по которой она росла с 1 по 1958 г. н.э.

¹ Точнее говоря, уравнение, полученное Х. фон Ферстером и его коллегами, выглядит следующим образом: $N_t = \frac{C}{(t_0 - t)^{0,99}}$. Однако, как было показано С. фон Хернером (von Hoerner 1975) и С. П. Капицей (1992, 1996, 1999), это уравнение имеет смысл использовать в следующем аппроксимированном виде $N_t = \frac{C}{t_0 - t}$.

Параметр t_0 был оценен Х. фон Ферстером и его коллегами как 2026,87, что соответствует 13 ноября 2026 г.; это, кстати, предоставило им возможность дать своей статье предельно броское название «Конец света: Пятница, 13 ноября 2026 г. от Рождества Христова».

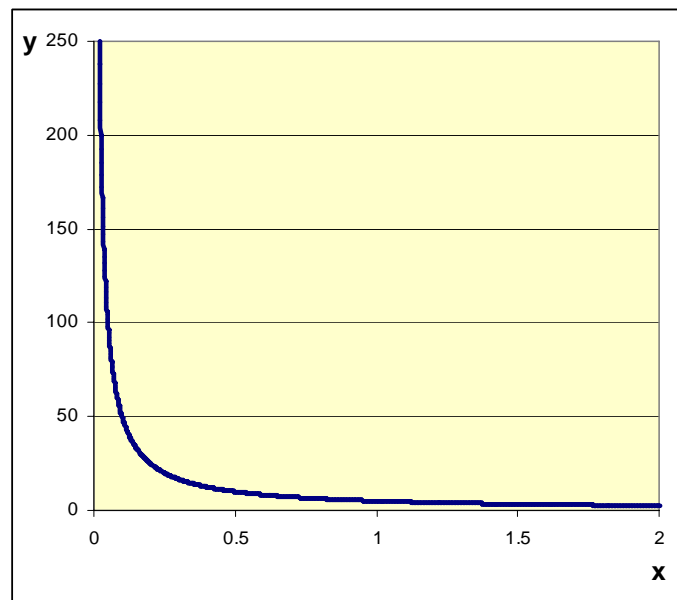
Обратим внимание на то, что графическим выражением приведенного выше уравнения является не что иное, как гипербола; поэтому описываемый этим уравнением закон роста обозначается как «гиперболический».

Напомним, что базовое уравнение гиперболической функции выглядит следующим образом:

$$y = \frac{k}{x}. \quad (1.2)$$

Данное уравнение имеет следующее графическое выражение (если, например, $k = 5$) (см. Рис. 1.1):

Рис. 1.1. Гиперболическая кривая, генерируемая уравнением $y = \frac{5}{x}$



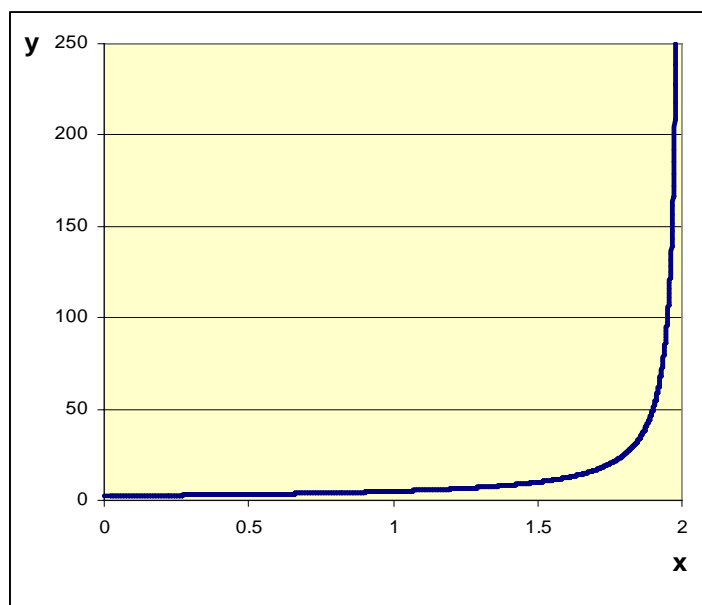
Гиперболическое уравнение может быть также записано и следующим образом:

$$y = \frac{k}{x_0 - x}. \quad (1.3)$$

При $x_0 = 2$ (а k по-прежнему равно 5) это уравнение генерирует следующую кривую (см. Рис. 1.2):

Рис. 1.2. Гиперболическая кривая, генерируемая

уравнением $y = \frac{5}{2 - x}$



Как мы видим, кривая, генерируемая уравнением (1.3) на Рис. 1.2, представляет собой точное зеркальное отображение кривой, генерируемой уравнением (1.2) на Рис. 1.1. Теперь проинтерпретируем ось абсцисс как ось времени (ось t), а ось ординат — как ось, по которой отложены значения численности населения мира (исчисляемого в миллионах), заменим x_0 числом 2027 (что представляет собой просто результат округления значения, вычисленного Х. фон Ферстером и его коллегами, 2026,87), а k заменим числом 215000². Это даст нам некоторый вариант уравнения Х. фон Ферстера с определенными параметрами:

² Отметим, что используемое нами значение коэффициента k (представляющего собой эквивалент параметра C в уравнении (1.1)) несколько отличается от того, что было определено

$$N_t = \frac{215000}{2027 - t}. \quad (1.4)$$

На самом деле, если разобратся, то получится, что уравнение фон Ферстера предполагает нечто не вполне правдоподобное. Оно «утверждает», что если вы захотите узнать численность населения мира (исчисляемого, напомним, в миллионах человек) в некотором году, вам достаточно просто вычесть этот год из 2027, а затем поделить 215000 на полученную разность. На первый взгляд, подобный «примитивный» алгоритм просто не может сработать – действительно, казалось бы, как динамика такой сверхсложной системы, как планетарное человеческое общество, может быть сколько-нибудь точно описана при помощи столь простенького уравнения? Однако давайте проверим, так ли это на самом деле. Начнем, например, с 1970 г. Для того, чтобы оценить численность населения мира в 1970 г. при помощи уравнения фон Ферстера мы должны, прежде всего, вычесть 1970 из 2027. Естественно, мы получим 57. А теперь осталось просто разделить 215000 на полученную разность (т.е. на 57), и мы получаем оценку численности населения мира в 1970 г. (в миллионах): $215000 \div 57 = 3771,9$. Согласно базе данных Бюро переписей США (U.S. Bureau of the Census 2008), численность населения мира на 1970 г. составила 3708,1 млн чел. При этом, конечно же, ни один из сотрудников этого бюро не будет настаивать, что численность населения мира в этом году составляла в точности 3708,1 млн чел. Действительно, даже на этот год в нашем распоряжении нет точных переписных данных по достаточно большому числу стран; кроме того за один этот год население мира выросло почти на 80 млн чел. Так что полученный нами при помощи уравнения фон Ферстера результат оказывается вполне в пределах погрешности измерения для соответствующего года (другими словами, более точно, чем при помощи уравнения фон Ферстера, численность населения Земли на этот год определить все равно нельзя).

Теперь при помощи того же уравнения подсчитаем численность населения Земли в 1900 г. Понятно, что для этого нам надо просто поделить 215000 млн на 127. Это даст нам 1693 млн, что оказывается в точности в пределах имеющихся эмпирических оценок (1600–1710 млн чел.)³.

Теперь сделаем ту же самую операцию для 1800 г.: $2027 - 1800 = 227$; $215000 \div 227 = 947,1$ (млн). Согласно имеющимся эмпирическим оценкам, численность населения мира на этот год, действительно, со-

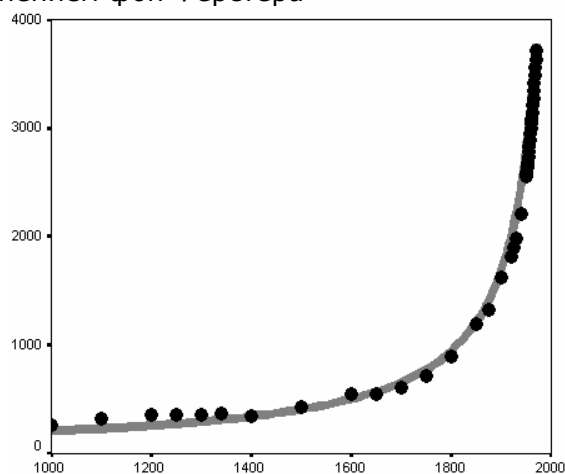
Х. фон Ферстером и его коллегами. Внесенное уточнение связано с большим объемом доступных в настоящее время эмпирических данных.

³ Thomlinson 1975; Durand 1977; McEvedy and Jones 1978; Biraben 1980; Livi-Bacci 1992; Haub 1995; Modelski 2003; Christian 2004; UN Population Division 2008; U.S. Bureau of the Census 2008.

ставляла от 900 до 980 млн чел.⁴ Теперь повторим эту операцию для 1700 г.: $2027 - 1700 = 327$; $215000 \div 327 = 657$ (млн чел.). И снова мы оказываемся полностью в пределах имеющихся эмпирических оценок численности населения мира на этот год (600–680 млн чел.)⁵. Повторив тот же алгоритм еще раз, для 1400 г. получаем: $2027 - 1400 = 627$; $215000 \div 627 = 343$ (млн чел.). И снова полученный результат оказывается в пределах погрешности эмпирических оценок⁶.

Общая корреляция между кривой, генерируемой уравнением фон Ферстера, и наиболее детальным рядом эмпирических оценок выглядит следующим образом (см. Рис. 1.3):

Рис. 1.3. Корреляция между эмпирическими оценками долгосрочной динамики численности населения мира (в миллионах чел., 1000 – 1970 гг.) и кривой, генерируемой уравнением фон Ферстера



ПРИМЕЧАНИЕ: черные маркеры соответствуют эмпирическим оценкам численности населения мира, сделанным К. Мак-Эведи и Р. Джоунсом (McEvedy, Jones 1978) для 1000–1950 гг. и эмпирическим оценкам Бюро переписей США (U.S. Bureau of the Census 2008) для периода с 1950 г. по 1970 г. Серая кривая сгенерирована уравнением фон Ферстера (1.4).

Формальные характеристики этой корреляции выглядят следующим образом: $R = 0,998$; $R^2 = 0,996$; $\alpha = 9,4 \times 10^{-17} \approx 1 \times 10^{-16}$.

Для читателей, незнакомых с прикладной математической статистикой, отметим, что R^2 в данном контексте может рассматриваться как мера соответствия между динамикой, генерируемой математической

⁴ Thomlinson 1975; McEvedy, Jones 1978; Biraben 1980; Livi-Bacci 1992; Modelski 2003; Christian 2004; UN Population Division 2008; U.S. Bureau of the Census 2008.

⁵ Thomlinson 1975; McEvedy, Jones 1978; Biraben 1980; Livi-Bacci 1992; Maddison 2001; Modelski 2003; Christian 2004; U.S. Bureau of the Census 2008.

⁶ 350 млн чел. (McEvedy and Jones 1978), 375 млн чел. (Livi-Bacci 1992).

моделью, и эмпирически наблюдаемой динамикой; данная величина может быть интерпретирована как та доля общей вариации, которая объясняется соответствующим уравнением. Отметим, что 0,996 может быть представлено как 99,6%. Таким образом, несмотря на свою предельную простоту, уравнение фон Ферстера поразительным образом объясняет 99,6% всей макродинамики численности населения мира с 1000 г. по 1970 г. (в том виде, как она эмпирически оценена К. Мак-Эведи и Р. Джоунсом [McEvedy and Jones 1978]) и Бюро переписей США (U.S. Bureau of the Census 2008)⁸.

Эмпирические оценки динамики численности населения мира выстраиваются удивительно точным образом вдоль именно гиперболической кривой, что можно рассматривать в качестве вполне убедительного основания для обозначения соответствующего типа роста населения именно как «гиперболического».

Х. фон Ферстер и его коллеги показали наличие гиперболической тенденции роста численности населения мира для периода с 1 г. по 1958 г. н.э.; позднее было показано, что эта тенденция прослеживается, с одной стороны, до 70-х гг. XX в.⁹, а с другой – в течение многих тысяч лет до н.э. (Капица 1992, 1996, 1999; Kremer 1993)¹⁰. Действительно, сделанные

⁷ Вторая характеристика корреляции (α) представляет собой меру статистической значимости корреляции. Несколько контринтуитивным образом, чем меньше значение α , тем выше статистическая значимость соответствующей корреляции. Это объясняется тем, что α обозначает вероятность того, что данная корреляция является результатом чистой случайности. Таким образом, $\alpha = 0,99$ обозначает крайне низкую статистическую значимость, так как это значит, что существуют 99 шансов из 100, что наблюдаемая корреляция является результатом чистой случайности, и мы можем быть вполне уверены, что никакой систематической закономерной связи (по крайней мере, того типа, который нас интересует) между двумя соответствующими переменными просто нет. С другой стороны, $\alpha = 1 \times 10^{-16}$ (как это наблюдается в нашем случае) обозначает крайне высокую статистическую значимость, так как речь идет о том, что существует лишь один шанс из 10000000000000000, что наблюдаемая корреляция является результатом чистой случайности (корреляция обычно считается статистически значимой уже при $\alpha < 0,05$).

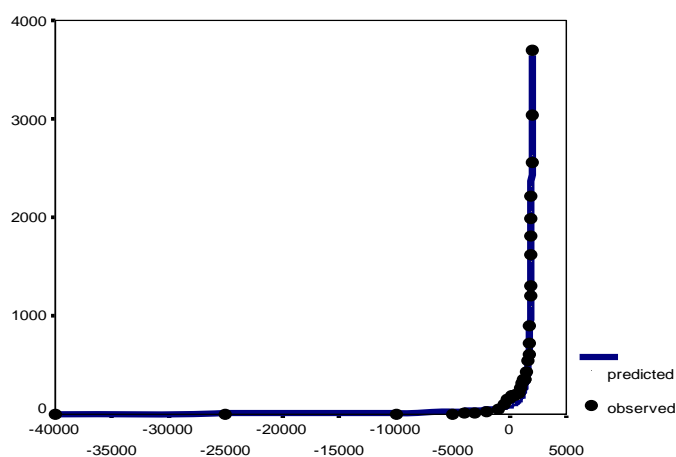
⁸ Более того, при нескольких иных значениях параметров ($C = 164890,45$; $t_0 = 2014$) уровень соответствия (R^2) между динамикой, генерируемой уравнением фон Ферстера, и макровариацией численности населения мира в 1000–1970 гг. (в том виде, как она эмпирически оценена Мак-Эведи и Джоунсом [McEvedy and Jones 1978], а также Бюро переписей США [U.S. Bureau of the Census 2008]) достигает 0,9992 (99,92%), а для периода 500 г. до н.э. – 1970 г. н.э. уровень соответствия даже вырастает до 0,9993 (99,93%) (при следующих значениях параметров: $C = 171042,78$; $t_0 = 2016$).

⁹ В последующий период начался выход Мир-Системы из режима с обострением, о чем будет подробно рассказано ниже.

¹⁰ М. Кремер прослеживает эту тенденцию начиная с 1.000.000 г. до н.э., а С. П. Капица – даже с 4.000.000. Со своей стороны, мы не готовы идти в подобные временные глубины, так как нам не понятно, из кого население мира состояло миллион лет тому назад при полном отсутствии тогда на планете людей современного типа (т.е. представителей вида *Homo sapiens*), не говоря уже о том, что сколько-нибудь обоснованная эмпирическая оценка численности этого «населения» (по всей видимости, особой разных видов гоминид, лишь ни-

Мак-Эведи и Джоунсом (McEvedy, Jones 1978) эмпирические оценки динамики численности населения мира за период 5000–500 гг. до н.э. описываются гиперболическим уравнением с очень высокой степенью точности ($R^2 = 0,996$). Точность описания сохраняется на очень высоком уровне и для периода 40000 – 200 гг. до н.э. ($R^2 = 0,990$) (см., например: Коротяев 2006б: 153–154). Общая картина динамики численности населения мира с 40.000 г. до н.э. по 1970 г. н.э. также имеет гиперболическую форму (см. Рис. 1.4):

Рис. 1.4. Динамика численности населения мира, 40.000 г. до н.э. – 1970 г. (в млн чел.): корреляция между динамикой, генерируемой гиперболической моделью, и эмпирическими оценками



ПРИМЕЧАНИЕ: $R = 0,998$, $R^2 = 0,996$, $\alpha \ll 0,0001$. Черные маркеры соответствуют эмпирическим оценкам численности населения Земли, сделанным К. Мак-Эведи, Р. Джоунсом (McEvedy, Jones 1978) и М. Кремером (Kremer 1993) для периода 40,000 г. до н.э. – 1950 г. н.э., а также Бюро переписей США (U.S. Bureau of the Census 2008) за 1950–1970 гг. Сплошная линия сгенерирована следующим вариантом уравнения фон Ферстера:

$$N_t = \frac{189648,7}{2022 - t}.$$

Нам часто приходится слышать следующее возражение против утверждения о том, что общий закон роста численности населения мира вплоть до 70-х гг. прошлого века был гиперболическим. Мы просто не знаем сколь-

чтожную часть из которых можно отнести к нашим предкам) в настоящее время не представляется возможной.

ко-нибудь точно, какой была реальная численность населения Земли на протяжении большей части человеческой истории, и поэтому в нашем распоряжении нет данных для того, чтобы мы могли хоть с какой-то определенностью установить даже самую общую картину динамики численности населения мира на протяжении большей части периода существования человечества. Следовательно, у нас нет достаточных оснований принять утверждение о гиперболической тенденции роста численности населения мира в период с 40.000 г. до н.э. по 1970 г. н.э.

На первый взгляд, это возражение выглядит весьма убедительным. Например, на 1 г. н.э. оценки численности населения мира колеблются между 170 млн (McEvedy, Jones 1978) и 330 млн чел. (Durand 1977), в то время как для 10.000 г. до н.э. разброс оценок становится уже совсем драматическим: от 1 до 10 млн чел. (Thomlinson 1975). Действительно, казалось бы, представляется совершенно очевидным, что имея в нашем распоряжении столь неточные эмпирические данные, мы просто не можем быть в состоянии идентифицировать характер общего тренда долгосрочной демографической макродинамики мира.

Однако, несмотря на всю внешнюю убедительность этого возражения, мы все-таки не можем его принять. Продемонстрируем наши основания для этого.

Начнем с 10.000 г. до н.э. Как уже упоминалось выше, мы не знаем, сколько точно человек жило на Земле в это время. Но мы можем быть вполне уверены, что численность населения Земли на этот год превышала 1 млн чел и была меньше 10 млн чел. Подчеркнем, что эта оценка совсем не произвольна. Действительно, по данным археологии и экономической антропологии, мы знаем вполне достоверно, какие части пригодной для обитания человека суши были заселены к этому времени, и какие формы жизнеобеспечения практиковали обитатели соответствующих областей на данный период времени¹¹ (см., например: Peregrine, Ember 2001), а также существование какого числа человек могли поддержать 100 км² занимаемой территории при соответствующих способах ее хозяйственного освоения (см., например: Коротаев 1991). Таким образом, мы знаем с достаточно высокой степенью достоверности, что при тех технологиях присваивающего хозяйства, которые человеческие популяции использовали в 10.000 г. до н.э., обитаемая часть земной поверхности не могла устойчиво поддерживать существование более 10 млн чел. (а реальная численность населения Земли была в это время, скорее всего, заметно меньше).

Относительно 40.000 г. до н.э. мы можем лишь быть совершенно определенно уверены, что численность населения Земли на этот год была несколько меньше, чем в 10.000 г. до н.э. Мы не можем сказать, на сколь-

¹¹ Отметим, что экономика всех человеческих сообществ была в это время исключительно присваивающей (хотя в некоторых областях мира присваивающее хозяйство и было достаточно интенсивным [см., например: Гринин 2006a]).

ко именно, но, как мы увидим ниже, в данном контексте это для нас и совсем не существенно.

Имеющиеся оценки численности населения мира между 10.000 и 1 гг. до н.э. являются, конечно, гипотетическими в очень высокой степени. Однако во 2 г. н.э. ситуация меняется достаточно существенно, ибо именно от этого года мы имеем в нашем распоряжении данные «древнейшей в мире переписи населения, информация которой до нас дошла» (Bielenstein 1987: 14).

Стоит особо отметить то обстоятельство, что проведена эта перепись была в Китае, т.е. в одной из стран, особо важных для нас в настоящем контексте. Эта перепись зафиксировала в Китае около 59 млн человек, подлежащих налогообложению (см., например: Bielenstein 1947: 126, 1986: 240; Durand 1960: 216; Loewe 1986b: 206), или 57,671 млн по более позднему перерасчету Х. Биленштейна (Bielenstein 1987: 14). До 40-х гг. XVIII в. китайские переписи имели тенденцию недоучитывать реальную численность населения этой страны, так как до этого времени они, строго говоря, представляли собой не реальные переписи, а скорее регистрацию налогоплательщиков; понятно, что всегда и в любой стране значительная часть населения делала все возможное для того, чтобы подобной регистрации избежать. Также ясно, что обычно некоторая часть китайского населения этой цели вполне успешно добивалась (см., например: Durand 1960).

Таким образом, как минимум мы можем быть совершенно уверены, что во 2 г. н.э. численность населения мира была никак не меньше 57,671 млн чел. Вместе с тем совершенно очевидно, что общая численность населения Земли на этот год была *значительно* выше. Для этого периода времени в нашем распоряжении имеются данные переписи римских граждан (за 14 г. н.э.), что в сочетании с имеющейся довольно богатой информацией о римской социальной структуре и данными нарративных и археологических источников дает возможность определить с вполне высоким уровнем достоверности порядок численности населения Римской империи (имеющиеся эмпирические оценки дают разброс в пределах 45–80 млн чел. [Durand 1977: 274]). Письменные источники и археологические данные также дают возможность установить порядок численности населения Парфянской империи (10–20 млн чел.) и Индии (50–100 млн чел.) (Durand 1977).

Данные по населению почти всех остальных регионов мира значительно менее достоверны, но не вызывает сомнения то обстоятельство, что общая численность населения всех этих регионов взятых вместе была значительно ниже суммарной численности населения Средиземноморья, Среднего Востока, Индии и Китая (в этих четырех регионах во 2 г. н.э. обитало подавляющее большинство населения Земли).

В целом, мы можем быть вполне уверены, что общая численность населения мира во 2 г. н.э. вряд ли могла быть существенно меньше 150 млн чел., и крайне маловероятно, что она могла превышать 350 млн чел.

Переместимся теперь в 1800 г. н.э. Для соответствующего периода в нашем распоряжении имеются несравненно более достоверные и качественные, чем когда-либо прежде, демографические данные по Европе, США, Китаю¹², Египту¹³, Индии, Японии и т.д. (Durand 1977). Поэтому для данного года мы можем быть вполне уверены, что численность населения мира не могла быть менее 850 млн и более 1 млрд чел.

Качество демографической информации радикально улучшается к 1900 г.¹⁴, относительно которого у нас нет особых сомнений, что численность населения мира на этот год находилась в пределах 1600–1750 млн чел.

Наконец, к 1960 г. демографическая статистика выходит на еще более высокий уровень достоверности, и мы можем быть вполне уверены, что население мира в этом году находилось в пределах 2900–3100 млн чел.

Теперь нанесем средние точки в указанных выше интервалах эмпирических оценок на диаграмму и соединим соответствующие точки. Мы получим следующий результат (см. *Рис. 1.5*).

Как видим, полученная нами общая картина долгосрочной динамики численности населения мира имеет недвусмысленно гиперболический вид. Теперь вы можете поэкспериментировать и подвигать точки любым образом в пределах указанных выше интервалов эмпирических оценок. Вы увидите, что общая гиперболическая форма долгосрочной динамики численности населения мира будет сохраняться при любых обстоятельствах. Более того, вы можете попробовать заполнить пространство между точками любыми эмпирическими оценками, которые вы найдете. И вы увидите, что общая форма кривой численности населения мира все равно останется определенно гиперболической. Например, заменим оценки К. Мак-Эведи и Р. Джоунса (McEvedy, Jones 1978), использованные нами ранее для построения *Рис. 1.4* на участке между 10.000 г. до н.э. и 1900 г. н.э. (в последующий период различия между эмпирическими оценками становятся минимальными), оценками Ж.-Н. Бирабена (Biraben 1980) (стоит отметить, что обычно оценки Бирабена находятся ближе к проти-

¹² В связи с отделением в первой половине XVIII в. процесса сбора сведений о численности населения Китая от процесса регистрации этого населения с целью обложения налогами китайцы в 1800 г. не имели серьезных оснований уклоняться от переписей. Поэтому для этого времени данные по численности населения Китая оказываются ощутимо более достоверными, чем для любого из предшествующих периодов (см., например: Durand 1960: 238; а также Коротаев, Комарова, Халтурина 2007: Глава 2).

¹³ Ввиду проведения первой научной оценки численности населения Египта членами научной миссии, сопровождавшей Наполеона в его военном походе в эту страну (Jomard 1818).

¹⁴ С заметным исключением в виде Китая, где система учета численности населения была разрушена в результате Тайпинского восстания и была восстановлена лишь в начале 50-х гг. прошлого века (Durand 1960; см. также ниже Главу 2).

воположной границе интервала относительно оценок Мак-Эвди и Джоунса). Мы получим следующую картину (см. Рис. 1.6).

Рис. 1.5.

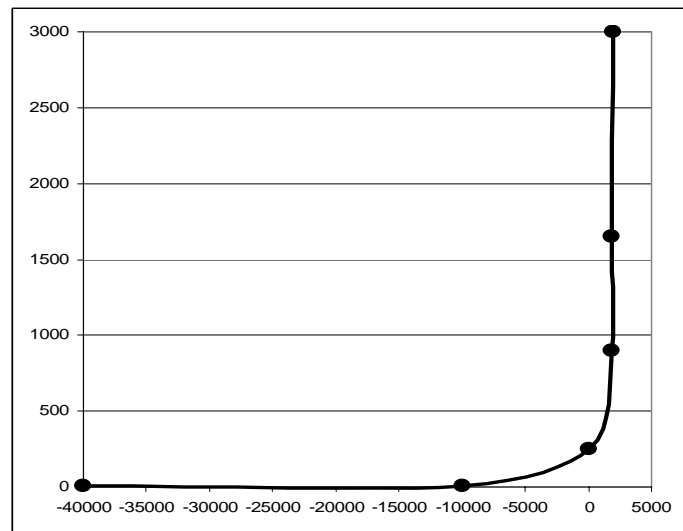
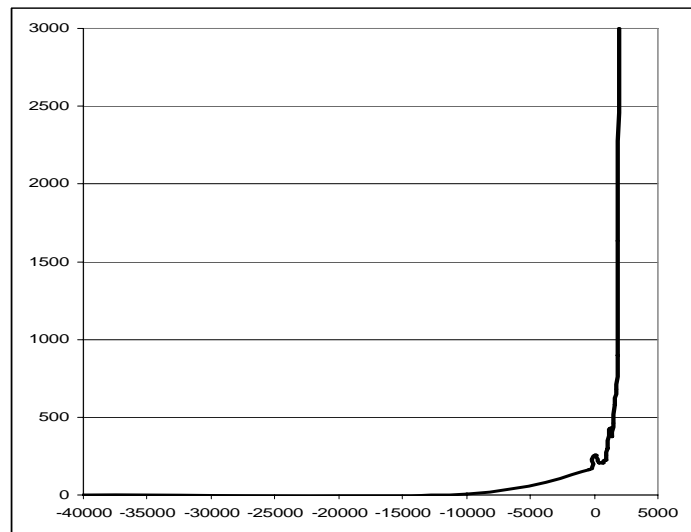


Рис. 1.6.



Как мы видим, и в этом случае общая форма кривой численности населения мира остается недвусмысленно гиперболической.

В чем же состоит объяснение этого парадокса? Действительно, почему, хотя имеющиеся в нашем распоряжении оценки численности населения мира на протяжении почти всей истории существования человечества и не отличаются сколько-нибудь высокой достоверностью, мы можем быть столь уверены, что общая тенденция демографической динамики мира была с 40.000 г. до н.э. по 70-е гг. прошлого века именно гиперболической?

Ответ на этот вопрос предельно прост и сводится к тому, что на протяжении интересующего нас интервала времени численность населения мира выросла на порядки. Да, это правда, что на протяжении почти всей человеческой истории мы не знаем сколько-нибудь достоверно, какое именно значение численность населения мира принимала в тот или иной год. Но для любого года этого интервала человеческой истории мы знаем с очень высокой степенью достоверности, в пределах какого именно порядка численность населения Земли находилась на этот момент времени. Поэтому уже сейчас вполне ясно, что, какие бы археологические открытия ни были сделаны в будущем, как бы ни были пересмотрены оценки прошлой численности населения Земли, вероятность того, что они покажут, что общая тенденция динамики этого показателя с 40.000 г. до н.э. по 1970 г. н.э. была не гиперболической (а, скажем, экспоненциальной, линейной или логистической), практически не отличается от нуля.

Глава 2

Нелинейные положительные обратные связи как генераторы гиперболического роста Мир-Системы

«Экономический конец света»: суббота, 23 июля, 2005 г.

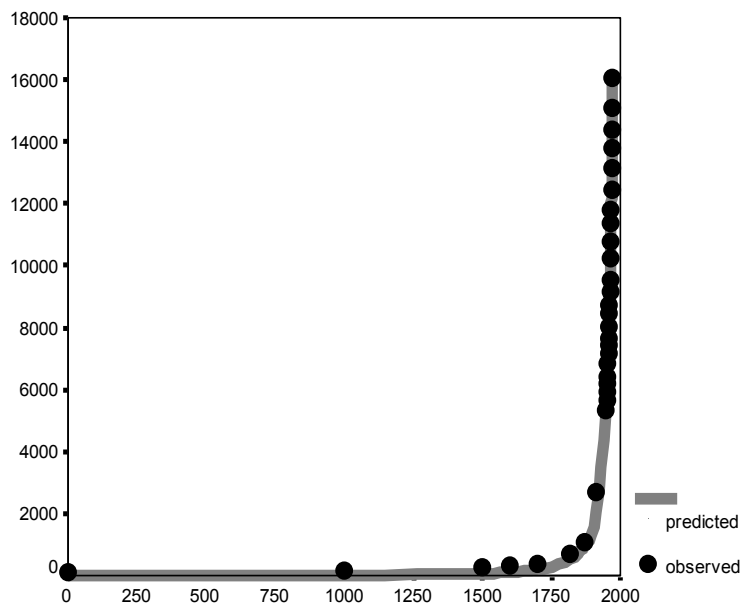
Если бы Х. фон Ферстер и его коллеги имели в своем распоряжении в дополнение к данным по динамике численности населения мира еще и данные по динамике мирового ВВП за 1–1973 гг. (которые, впрочем были опубликованы А. Мэддисоном только в 2001 г. [Maddison 2001]), они могли бы сделать еще одно впечатляющее «предсказание» – что в субботу, 23 июля 2005 г. н.э. произойдет «экономический конец света»; т.е. что в этот день бесконечным должен был бы стать мировой ВВП, если бы общая тенденция его роста, наблюдавшаяся в 1–1973 гг., продолжилась бы и дальше. Они бы также обнаружили, что в 1–1973 гг. тенденция роста мирового ВВП следовала не просто гиперболической, а квадратично-гиперболической тенденции (подробнее см.: Коротаев, Малков, Халтурина 2007).

В самом деле, сделанные А. Мэддисоном эмпирические оценки динамики мирового ВВП за 1–1973 гг. почти идеально математически аппроксимируются следующим уравнением:

$$G_t = \frac{C}{(t_0 - t)^2}, \quad (2.1)$$

где G_t – это мировой ВВП (в миллиардах международных долларов 1990 г. в паритетах покупательной способности [ППС]) в год t , $C = 17355487,3$, а $t_0 = 2005,56$ (см. *Рис. 2.1*):

Рис. 2.1. Динамика мирового ВВП, 1–1973 г. (в миллиардах международных долларов 1990 г., в ППС): соответствие динамики, генерируемой квадратично-гиперболической моделью, эмпирическим оценкам



ПРИМЕЧАНИЕ: $R = 0,9993$, $R^2 = 0,9986$, $\alpha \ll 0,0001$. Черные маркеры соответствуют эмпирическим оценкам А. Мэддисона (Maddison 2001); данные по производству мирового ВВП на душу населения на 1000 г. скорректированы по В. А. Мельянцеву (1996, 2003, 2004; Meliantsev 2004). Сплошная серая кривая сгенерирована следующим уравнением:

$$G = \frac{17749573,1}{(2006 - t)^2}.$$

Параметры C (17749573,1) и t_0 (2006) определены методом наименьших квадратов. Как упоминалось выше, наилучшее соответствие эмпирическим оценкам А. Мэддисона наблюдается при следующих значениях параметров: $C = 17355487,3$ и $t_0 = 2005,56$ (что и дает нам «экономический конец света в субботу, 23 июля 2005 г. н.э.»), но мы решили здесь и далее ограничиться при подборе значений t_0 целыми значениями годов и избегать дробных значений, использование которых при том общем уровне достоверности данных, которые есть в нашем распоряжении, все равно не имеет особого смысла.

Единственное различие между простой и квадратичной гиперболой заключается в том, что простая гипербола математически описывается уравнением (1.2):

$$y = \frac{k}{x}, \quad (1.2)$$

в то время как в квадратично-гиперболическом уравнении мы просто имеем x^2 вместо x :

$$y = \frac{k}{x^2}. \quad (2.2)$$

Конечно же, квадратично-гиперболическое уравнение может быть записано и следующим образом:

$$y = \frac{k}{(x_0 - x)^2}. \quad (2.3)$$

Именно этим уравнением мы и воспользовались выше для описания мировой экономической макродинамики между 1 и 1973 гг. н.э.

Алгоритм расчета значения мирового ВВП при помощи данного уравнения по-прежнему остается очень простым. Например, для подсчета значения мирового ВВП, произведенного в 1905 г. (в миллиардах международных долларов 1990 г. в ППС), нам просто надо сначала вычесть 1905 из 2005, но затем поделить C (17355487,3) не на полученную разность (100), а на ее квадрат ($100^2 = 10000$).

У тех читателей, которым не знакомы математические модели гиперболического роста численности населения мира, может к этому моменту уже накопиться много недоуменных вопросов¹. Каким образом долгосрочная макроэкономика самой сложной социальной системы может описываться со столь высокой точностью такими простыми уравнениями? Почему эти уравнения столь странно выглядят? В самом деле, почему мы можем получить столь точную оценку численности населения мира в год x (вплоть до 70-х гг. прошлого века) путем вычитания x из некоего «года Конца света» с последующим делением некоей константы на полученную разность? И почему для получения оценки мирового производства ВВП на этот год мы должны перед делением данную разность еще возвести в квадрат? Почему гиперболический рост численности населения мира сопровождается квадратично-гиперболическим ростом мирового ВВП? Что это – совпадение? Или гиперболический рост численности населения мира и квадратично-гиперболический рост мирового ВВП являются двумя сто-

¹ В то время как ответы на вопросы, относящиеся к квадратично-гиперболическому росту мирового ВВП, могут быть не вполне очевидны и тем читателям, которые имеют представление о математических моделях гиперболического роста численности населения Земли.

ронами одной медали, двумя тесно взаимосвязанными составляющими некоего единого процесса?

Прежде чем двигаться дальше, мы не можем не упомянуть следующего обстоятельства. Как показывает весь наш опыт, большинство незнакомых с математикой читателей перестает читать книги и статьи (по крайней мере, наши книги и статьи), как только встречает следующее словосочетание – «дифференциальное уравнение». Поэтому мы очень просим таких читателей не пугаться этих слов в заголовке следующего раздела и продолжать читать дальше. Вы увидите, что понимать смысл дифференциальных уравнений (или, по крайней мере, некоторых из них) совсем не так сложно, как это может показаться на первый взгляд.

Дифференциальное уравнение роста численности населения мира

Начнем с того, что уравнение фон Ферстера, $N_t = \frac{C}{t_0 - t}$, является решением следующего дифференциального уравнения (см., например: Капица 1992, 1996, 1999; Korotayev, Malkov, Khalitourina 2006a: 119–120):

$$\frac{dN}{dt} = \frac{N^2}{C}. \quad (2.4)$$

Это уравнение может быть записано и следующим образом:

$$\frac{dN}{dt} = aN^2, \quad (2.5)$$

где $a = \frac{1}{C}$ (2.6).

Каков смысл математического выражения $\frac{dN}{dt} = aN^2$? Смысл его

очень прост. В нашем контексте dN/dt обозначает абсолютные темпы роста численности населения в определенный момент времени. Таким образом, данное уравнение говорит о том, что абсолютные темпы демографического роста в каждый данный момент времени пропорциональны квадрату численности населения на данный момент времени.

Нельзя не отметить, что это существенно демистифицирует проблему объяснения гиперболической тенденции роста численности населения мира. Теперь для того, чтобы объяснить гиперболическую тенденцию

роста численности населения мира мы должны просто объяснить, почему на протяжении многих тысячелетий абсолютные темпы мирового демографического роста были в тенденции пропорциональны квадрату численности населения мира.

Мы полагаем, что наиболее существенный вклад в объяснение феномена гиперболического роста численности населения мира внес М. Кремер (Kremer 1993), на математической модели которого мы подробнее остановимся в следующем разделе этой главы.

Математическая модель мирового демографического и технологического роста Майкла Кремера

Модель М. Кремера основывается на следующих допущениях:

1) Прежде всего он делает мальтузианское (Malthus 1978 [1798]; Мальтус 1993) допущение, что на протяжении большей части существования человечества рост его численности на каждый данный момент времени был ограничен потолком несущей способности земли, обусловленным наблюдаемым в данный момент времени уровнем развития жизнеобеспечивающих технологий (Kremer 1993: 681–682)². Это допущение является совершенно обоснованным. Действительно, на протяжении большей части существования человечества численность населения мира была ограничена технологически обусловленным потолком несущей способности Земли. Как уже упоминалось выше, при полном господстве присваивающего хозяйства (охоты, собирательства и рыболовства) Земля не могла сколько-нибудь стабильно поддерживать существование более 10 млн чел., потому что объем естественно доступной полезной для человека биомассы на нашей планете ограничен. Численность населения мира превысить этот потолок, только когда люди начали применять различные технологические средства для искусственного увеличения объема этой биомассы, т.е. с переходом от присваивающего хозяйства к производящему (земледелию и скотоводству). Однако экстенсивное производящее хозяйство также могло поддержать существование ограниченного числа людей, и дальнейший рост численности населения мира стал возможен только в результате интенсификации земледелия и других технологических инноваций.

Это допущение было математически выражено М. Кремером при помощи следующего уравнения:

² Кроме того, конечно же, надо иметь в виду, что абсолютные темпы роста населения также пропорциональны самой численности населения – при данных относительных темпах роста в десять раз большее население будет расти в десять раз более высокими абсолютными темпами, чем в десять раз меньшее население. За этим стоит то простое обстоятельство, что при прочих равных 10 миллионов женщин будет в тенденции рожать в десять раз больше детей, чем 1 миллион женщин.

$$G = rTN^\alpha, \quad (2.7)$$

где G это мировой ВВП, T – уровень технологического развития, N – численность населения мира, а $0 < \alpha < 1$ и r – параметры³. При неизменном T (то есть при отсутствии какого бы то ни было технологического роста) это уравнение генерирует мальтузианскую динамику (рост населения опережает рост производства).

Например, допустим, что $\alpha = 0,5$, а T – константа. Вспомним, что $N^{0,5}$ это просто \sqrt{N} . Таким образом, при $\alpha = 0,5$ четырехкратный рост населения будет приводить лишь к двукратному росту производства (так как $\sqrt{4} = 2$). Собственно говоря, М. Кремер моделирует здесь закон убывающей отдачи Д. Рикардо (Ricardo 1817), который при отсутствии технологического роста ведет именно к мальтузианской динамике. Действительно, если при росте населения в 4 раза производство растёт лишь в 2 раза, это, естественно, ведет к двукратному падению уровня производства на душу населения. Как это может отразиться на популяционной динамике?

М. Кремер делает уточняющее допущение, что «численность населения растёт, если подушевой доход превышает некоторый устойчивый равновесный уровень m , и уменьшается, когда подушевой доход оказывается ниже этого уровня», и что чем выше в мальтузианской системе среднедушевой доход, тем выше темпы демографического роста (Kremer 1993: 685). Поэтому с падением среднедушевого дохода темпы демографического роста замедляются и приближаются к нулевому значению по мере того, как среднедушевой доход приближается к m . Подчеркнем, что такого рода популяционная динамика была в высшей степени характерна для аграрных обществ, и механизмы подобной динамики известны очень хорошо – действительно, если среднедушевой доход приближается к значению m , это означает снижение потребления продуктов питания и ухудшение здоровья подавляющего большинства населения, а значит, рост смертности и снижение темпов демографического роста (см., например: Malthus 1778 [1798]; Postan 1950, 1973; Abel 1974, 1980; Cameron 1989; Artzrouni, Komlos 1985; Неведов 2000б, 2001а, 2002а, 2002б, 2003, 2005, 2007; Малков 2002, 2003, 2004; Komlos, Nefedov 2002; Ганджа, Геворкян, Русаков 2003; Turchin 2003b, 2005а, 2005b; Nefedov 2004; Малков, Селунская, Сергеев 2005; Turchin, Korotayev 2006; Коротаев, Комарова, Халтурина 2007: Главы 1–4). Таким образом, при постоянном уровне техноло-

³ У М. Кремера для этих величин используются обозначения Y – производимый продукт, p – численность населения, A – уровень технологии и т.п., мы же при описании запишем его модель в обозначениях, используемых в предложенной нами модели, и более близких к обозначениям С. П. Капицы (1992, 1996, 1999), не искажая при этом, естественно, сути уравнений М. Кремера.

гии численность населения не сможет превысить такой уровень, при котором среднедушевой доход ($g = G/N$) станет равным m . Это означает, что для любого данного уровня технологического развития (T) существует «строго определенный уровень численности населения, n », который не может быть превышен при данном уровне технологического развития (Kremer 1993: 685). Отметим, что n может быть интерпретирован как значение потолка несущей способности Земли, т.е. как та максимальная численность населения, воспроизводство которой Земля способна поддерживать при данном уровне технологического развития.

Однако, как хорошо известно, уровень технологического развития представляет собой не константу, а переменную (см., например: Гринин 2006а, 2006б). И для того, чтобы описать ее динамику, М. Кремер использует свое второе базовое допущение:

2) «Высокая численность населения ускоряет технологический рост, так как она увеличивает число потенциальных изобретателей ... среди большего населения будет пропорционально больше людей, достаточно удачливых и сообразительных, чтобы предложить новые идеи⁴» (Kremer 1993: 685), поэтому «темпы технологического роста пропорциональны общей численности населения»⁵. М. Кремер пользуется здесь основным допущением теории эндогенного технологического роста (Kuznets 1960; Grossman, Helpman 1991; Aghion, Howitt 1992, 1998; Simon 1977, 1981, 2000; Komlos, Nefedov 2002; Jones 1995, 2003, 2005 и т.д.). Это допущение может быть предельно просто сформулировано следующим образом: «Чем больше людей, тем больше изобретателей». Так как это положение было, насколько нам известно, сформулировано (хотя и несколькими другими словами) С. Кузнецом (Kuznets 1960), мы будем обозначать соответствующий тип динамики как «кузнецовский»⁶, а системы, в которых кузнецовская популяционно-технологическая динамика сочетается с мальтузианской демографической, будут обозначаться как «мальтузианско-кузнецовские».

Сформулированное выше допущение представляется нам вполне правдоподобным. Действительно, вполне вероятно, что при прочих равных за данный период времени миллиард человек сделает примерно в тысячу раз больше изобретений, чем миллион человек.

⁴ Особое внимание М. Кремер не без оснований обращает здесь на то обстоятельство, что «издержки на изобретение никак не зависят от того, сколько человек этим изобретением будет пользоваться» (Kremer 1993: 681).

⁵ Отметим, что под «темпами технологического роста» М. Кремер имеет здесь в виду именно относительные темпы технологического роста (т.е. то приращение уровня технологического развития за некий промежуток времени в отношении к уровню технологического развития, наблюдаемому на момент начала данного временного промежутка).

⁶ В экономической антропологии (см., например: Lee 1986) подобная динамика часто обозначается как «босерупианская» по имени датской исследовательницы, впервые исследовавшей феномен демографического давления как позитивного фактора технологического развития в рамках экономической антропологии (Boserup 1965).

Математически данное допущение выражено М. Кремером следующим образом:

$$\frac{dT}{dt} = bNT \quad (2.8)$$

Это уравнение «утверждает», что абсолютные темпы технологического роста в каждый данный момент времени пропорциональны, с одной стороны, наличному на данный момент уровню технологического развития (чем шире технологическая база, тем больше изобретений можно сделать на ее основе), а с другой стороны, они пропорциональны численности населения (чем выше численность населения, тем больше число потенциальных изобретателей)⁷.

В своей базовой модели М. Кремер допускает, что «население мгновенно выходит на уровень n » (всякий раз после его повышения в результате технологического роста) (1993: 685); далее он объединяет уравнения технологической и популяционной динамики и показывает, что их взаимодействие продуцирует именно гиперболический демографический рост (Kremer 1993: 685–686; см. также: Подлазов 2000, 2001, 2002; Podlazov 2004; Tsirel 2004; Коротаяев, Малков, Халтурина 2005б: 11; Kоротаяев, Malkov, Khaltourina 2006a: 21–36).

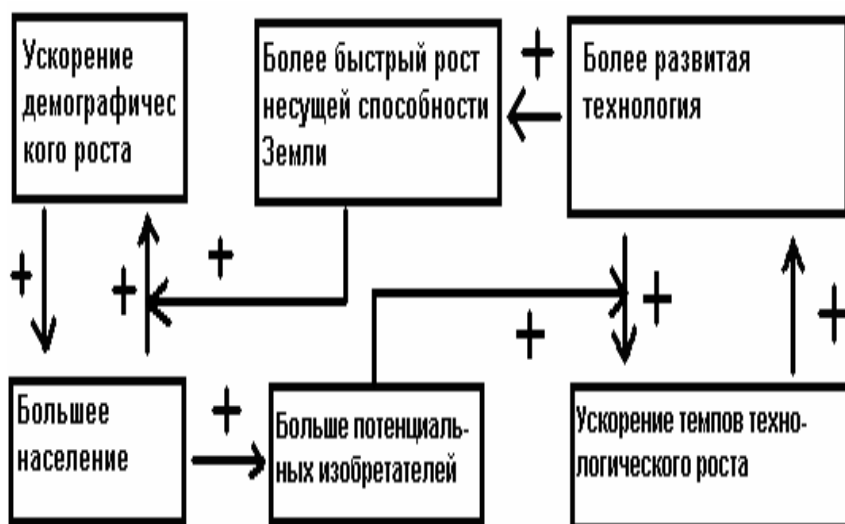
Математическая модель М. Кремера объясняет, *почему* на протяжении большей части человеческой истории общая тенденция демографического роста была гиперболической (или, что то же самое, почему абсолютные темпы мирового демографического роста были в тенденции пропорциональны квадрату численности населения Земли (N^2)). Например, почему рост численности населения с 10 до 100 млн чел. должен был в тенденции приводить к росту абсолютных темпов демографического роста (dN/dt) в 100 раз? Модель М. Кремера дает этому очень убедительное объяснение (хотя сам М. Кремер и не показал этого в достаточно ясном виде). Объяснение заключается в том, что рост численности населения мира с 10 до 100 млн человек подразумевает, что и уровень развития жизнеобеспечивающих технологий вырос приблизительно в десять раз (так как он оказывается в состоянии поддержать существование на порядок большего числа людей). С другой стороны, десятикратный рост численности населения означает и десятикратный рост числа потенциальных изобретателей, а значит и десятикратное возрастание относительных темпов технологического роста. Таким образом, абсолютная скорость технологического роста вырастет в $10 \times 10 = 100$ раз (в соответствии с уравнением (2.8)). А так как N стремится к технологически обусловленному потолку несущей

⁷ М. Кремер не провел прямой эмпирической проверки этой гипотезы. Вместе с тем, подобная эмпирическая проверка, проведенная нами ниже, полностью подтвердила обоснованность этой гипотезы.

способности Земли, мы имеем все основания предполагать, что и абсолютная скорость роста населения мира (dN/dt) в таком случае в тенденции вырастет в 100 раз, то есть будет расти пропорционально квадрату численности населения.

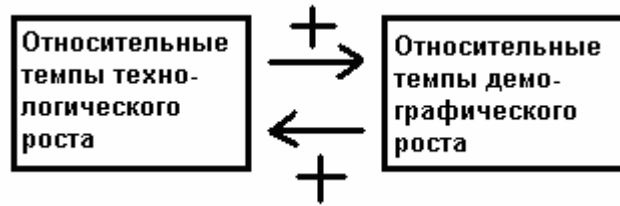
Модель М. Кремера дает достаточно простое объяснение гиперболической тенденции роста численности населения мира, показывая, что он является результатом действия относительно простого механизма – механизма нелинейной положительной обратной связи второго порядка, которая, как известно, и генерирует гиперболический рост, известный также как «режим с обострением» (см., например: Курдюмов 1999; Князева, Курдюмов 2005). В нашем случае эта нелинейная положительная обратная связь второго порядка выглядит следующим образом: технологический рост – рост потолка несущей способности земли (расширение экологической ниши) – демографический рост – больше людей – больше потенциальных изобретателей – ускорение технологического роста – ускоренный рост несущей способности земли – еще более быстрый демографический рост – ускоренный рост числа потенциальных изобретателей – еще более быстрый технологический рост – дальнейшее ускорение темпов роста несущей способности земли и т.д. (см. Рис. 2.2):

Рис. 2.2. Блок-схема нелинейной положительной обратной связи между технологическим развитием и демографическим ростом (первый вариант)



Эта положительная обратная связь может быть графически представлена и еще более экономным образом (см. Рис. 2.3):

Рис. 2.3. Блок-схема нелинейной положительной обратной связи между технологическим развитием и демографическим ростом (второй вариант)



Подчеркнем, что связь между технологическим развитием и демографическим ростом не может анализироваться при помощи каких-либо простых причинно-следственных моделей, ибо мы имеем здесь дело с действительно динамическим нелинейным отношением между двумя процессами, когда каждый из них является и причиной, и следствием другого.

Динамика мирового развития как динамика развития Мир-Системы

Особого внимания здесь заслуживает то обстоятельство, что модель М. Кремера позволяет снять одно из основных возражений против гиперболических моделей роста населения мира. Начнем с того, что, впервые познакомившись с математическими моделями роста населения мира, мы сами испытали определенное недоверие по отношению к ним. Действительно, их создание подразумевает, что население мира могло рассматриваться в качестве единой системы на протяжении многих тысяч лет, и уже фон Ферстер, Мора и Амиот прямо делали это допущение:

«Однако то, что может быть правильным по отношению к элементам⁸, которые из-за отсутствия между ними адекватной коммуникации должны принимать участие в соревновательной игре с (почти) нулевой суммой выигрыша, может быть неправильным для элементов⁹, обладающих системой коммуникации, которая дает им возможность образовывать коалиции, пока все элементы не оказываются столь сильно связаны между собой, что все население с точки зрения теории игр может рассматриваться в качестве единого игрока, ведущего игру, в которой в роли второго игрока-оппонента выступает природа» (von Foerster, Mora, Amiot 1960: 1292).

Однако имеются в высшей степени серьезные основания усомниться в обоснованности подобного допущения. Вплоть до самого недавнего времени (а в особенности до 1492 г.) человечество не представляло собой системы ни в каком реальном смысле, ибо, например, рост населения та-

⁸ Здесь имеются в виду животные.

⁹ Здесь имеются в виду люди.

ких регионов, как Старый Свет, Новый Свет, Австралия и Тасмания или Гавайские острова происходил практически полностью независимо друг от друга. Так, представляется вполне очевидным, что бурные демографические процессы, происходившие в I тыс. н.э. в Евразии, не оказали *абсолютно* никакого влияния на синхронную демографическую динамику, скажем, обитателей Тасмании (да и обратное влияние также было нулевым).

Данное возражение с достаточными основаниями приводит, например, Ю. В. Шишков в статье под симптоматическим названием («Демографические похождения физика»)¹⁰:

«И после овладения речью и письменностью человечество многие тысячи лет оставалось столь немногочисленным и разобщенным, что одни его группы не имели понятия о существовании других. Давно ли по историческим меркам европейцы и азиаты узнали о жителях Западного полушария? Как такое человечество могло быть единым информационным полем? Вряд ли Капица допускает, что песни бардов и рассказы стариков у семейного очага при отсутствии спутниковых ретрансляторов звучали на всю ойкумену. А если бы и звучали, то на языке, непонятном для подавляющей части ойкумены» (Шишков 2005: 160).

Тем не менее, мы полагаем, что картина высокодетерминированной технико-экономической, культурной и демографической динамики мира в 500 г. до н.э. – 1500 г. н.э. ни в коей степени не является случайной. Собственно говоря, она отражает динамику совершенно реальной системы, зародившейся в начале голоцена на Ближнем Востоке в непосредственной связи с начавшейся там аграрной («неолитической») революцией и постепенно охватившей собой весь мир. Вслед за А. Г. Франком (Frank 1990, 1993; Frank, Gills 1994) мы называем эту систему Мир-Системой, и вслед за ним мы хотим подчеркнуть, что на то, чтобы Мир-Система охватила собой весь мир, ушло много тысяч лет; и поэтому на протяжении большей части своего существования история Мир-Системы ни в коем случае не была тождественна «всемирной истории».

Как было показано нами ранее (Коротчаев, Малков, Халтурина 2005а, 2005б, 2007), именно с развитием Мир-Системы связано наличие гиперболического тренда роста численности населения мира. Наличие гиперболического тренда свидетельствует о том, что большая часть соответствующей общности (напомним, что речь идет о народонаселении мира) имела определенное системное единство. Нам представляется, что в нашем распоряжении имеется достаточно данных для того, чтобы утвер-

¹⁰ Мы считаем это возражение вполне обоснованным, ибо авторы гиперболических моделей роста населения Земли до сих пор не дали на него аргументированного ответа. И речь здесь идет не только о С. П. Капице, но и о Х. фон Ферстере и его коллегах, М. Кремере и других авторах математических моделей гиперболического роста народонаселения Земли (Подлазов 2000, 2001, 2002; Cohen 1995; von Hoerner 1975; Johansen, Sornette 2001; Tsirel 2004).

ждать, что подобное системное единство в рассматриваемую эпоху реально наблюдалось. Действительно, имеется достаточно данных о систематическом распространении важнейших инноваций (доместичированных злаков, крупного и мелкого рогатого скота, лошади, плуга, колеса, металлургии меди, бронзы, а в дальнейшем и железа, и т.д.) с Ближнего Востока по всей североафриканско-евразийской Ойкумене, начавшемся за много тысяч лет до н.э. (см., например: Чубаров 1991). В результате этих процессов эволюция обществ данного макрорегиона уже в это время не может рассматриваться как полностью независимая.

Здесь представляется необходимым следующий комментарий. Конечно, у нас не было бы оснований говорить о Мир-Системе, простирающейся от Атлантики до Тихого океана, даже для начала I тыс. н.э., если бы мы применяли критерий «массовых товаров» (*«bulk-good» criterion*), предложенный И. Валлерстайном (Wallerstein 1974, 1987, 2004), потому что в это время какое-либо движение массовых товаров, скажем, между Китаем и Европой полностью отсутствовало (и мы ни имеем никаких оснований не согласиться с И. Валлерстайном в его классификации попадавшего в данное время в Европу китайского шелка как предмета роскоши, но никак не массового товара). Однако Мир-Система I века н.э. (и даже I тысячелетия до н.э.) может вполне быть классифицирована именно как Мир-Система, если мы применим здесь более мягкий критерий «информационной сети», предложенный К. Чейз-Данном и Т. Д. Холлом (Chase-Dunn, Hall 1997; см. также, например: Чешков 1999). Подчеркнем, что, как было показано нами ранее (Коротаев, Малков, Халтурина 2005а, 2005б, 2007), наличие информационной сети, охватывающей всю Мир-Систему, является совершенно достаточным условием, которое делает возможным рассматривать всю Мир-Систему как единое развивающееся целое. Да, в I тыс. до н.э. какие-либо массивные товаропотоки между Тихоокеанским и Атлантическим побережьями Евразии были принципиально невозможны. Однако Мир-Система достигла к этому времени такого уровня интеграции, который уже делал возможным распространение по всей Мир-Системе принципиально важных технологий за промежутки времени, заметно меньшие тысячелетия.

Другим важным моментом может представляться то обстоятельство, что даже в I в. н.э. Мир-Система охватывала значительно меньше половины всей обитаемой земной суши. Однако гораздо более важно, что уже к началу I в. н.э. более 90% населения мира жило именно в тех регионах Земли, которые были интегральными частями Мир-Системы (Средиземноморье, Средний Восток, Южная, Центральная и Восточная Азия) (см., например, Durand 1977: 256).

За несколько тысячелетий перед этим мы имеем дело с поясом культур, также характеризовавшимся удивительно сходным уровнем и характером культурной сложности, протянувшимся от Балкан вплоть до границ

долины Инда (см., например: Peregrine, Ember 2001; Peregrine 2003)¹¹. Таким образом, уже несколько тысяч лет динамика населения мира отражает, прежде всего, именно динамику населения Мир-Системы, что и делает возможным ее описание при помощи математических макромоделей. Конечно, бурное развитие технологии в Мир-Системе вплоть до XIX в. никак не сказывалось, скажем, на популяционной динамике населения Тасмании, много тысяч лет колебавшегося где-то на уровне 4000 чел. (Diamond 1999). Но кривая динамики общей численности населения мира отражает прежде всего популяционную динамику Мир-Системы, а не тех частей человечества, которые в нее не входили.

Отметим, что сказанное выше предполагает возможность разработки нового подхода к мир-системному анализу. В рамках этого подхода в качестве наиболее важного механизма интеграции Мир-Системы могли бы рассматриваться генерация и диффузия инноваций. Если некое общество систематически заимствует извне важные технологические инновации, его эволюция уже не может рассматриваться в качестве действительно независимой; это общество уже имеет смысл рассматривать в качестве части некоего большего эволюционирующего целого, внутри которого данные инновации систематически генерируются и распространяются. Одной из главных задач мир-системного подхода было найти эволюционирующую единицу. Базовой и совершенно разумной идеей здесь было то соображение, что эволюцию отдельного общества совершенно невозможно адекватно объяснить, не принимая во внимание то обстоятельство, что любое такое общество было частью некоего более обширного целого. Однако традиционный мир-системный анализ слишком сосредоточился на изучении движения товаров массового потребления и эксплуатации периферии со стороны ядра при почти полном игнорировании роли генерирования и диффузии инноваций в мир-системной интеграции. Вместе с тем, информационная сеть оказывается древнейшим механизмом мир-системной интеграции, она играла исключительно важную роль на протяжении всей истории эволюции Мир-Системы и продолжает играть не менее важную роль в настоящее время. Эта роль представляется даже более важной, чем та, что играла в эволюции Мир-Системы эксплуатация (нередко мнимая) периферии со стороны ядра.

Не принимая во внимание механизм генерирования и диффузии инноваций, невозможно объяснить такие важнейшие мир-системные события, как, скажем, демографический взрыв XX в., непосредственной причиной которого было радикальное снижение смертности, но в качестве главной конечной причины которого выступала именно диффузия инноваций, сгенерированных почти исключительно мир-системным ядром.

¹¹ Подчеркнем, что и в том, и в другом случае население соответствующих поясов включало в себя большую часть населения мира соответствующей эпохи.

Наряду с прочим предлагаемый подход предполагает и пересмотр определения мир-системного ядра, в качестве которого в этом случае имеет смысл понимать скорее не мир-системную зону, эксплуатирующую другие зоны, а ту зону Мир-Системы, которая имеет наивысшее соотношение между сгенерированными внутри нее (и получившими распространение в других зонах) и заимствованными из других зон инновациями, которая выступает в качестве донора инноваций в несравнимо большей степени, чем в качестве их реципиента.

Компактная математическая модель экономического и демографического роста Мир-Системы

На базе модели М. Кремера мы (Коротаев, Малков, Халтурина 2005б, 2007) разработали математическую модель, которая описывает не только гиперболический рост населения мира, но и экономическую макродинамику мира вплоть до 1973 г.:

$$G = k_1 TN^\alpha, \quad (2.9)$$

$$\frac{dN}{dt} = k_2 SN, \quad (2.10)$$

$$\frac{dT}{dt} = k_3 NT, \quad (2.11)$$

где G это мировой ВВП, T – уровень технологического развития Мир-Системы, N – численность населения Земли, а S – «избыточный» продукт, производимый на одного человека сверх продукта m , минимально необходимого для простого (с нулевой скоростью роста) (таким образом, $S = g - m$, где g обозначает уровень производства ВВП на душу населения); k_1 , k_2 , k_3 , и α ($0 < \alpha < 1$) – параметры.

Мы также показали (Коротаев, Малков, Халтурина 2005б; Korotayev, Malkov, Khaltourina 2006a: 34–66; Коротаев, Малков, Халтурина 2007) что эта система уравнений может быть упрощена до следующего вида:

$$\frac{dN}{dt} = aSN, \quad (2.12)$$

$$\frac{dS}{dt} = bNS, \quad (2.13)$$

при этом мировой ВВП (G) может быть рассчитан при помощи следующего уравнения:

$$G = mN + SN. \quad (2.14)$$

Математический анализ базовой системы уравнений (2.9)-(2.10)-(2.11) позволил сделать предположение, что в «мальтузианско-кузнецкианский»

макропериод человеческой истории (т.е. до 70-х гг. прошлого века) значение S (объем производства ВВП на душу населения при данном уровне развития Мир-Системы) должно быть в тенденции пропорционально численности населения Мир-Системы: $S = kN$ (Коротаев, Малков, Халтурина 2005б: 25–28; 2007). Прделанный нами статистический анализ долгосрочных исторических данных подтвердил эмпирическую обоснованность данного теоретического вывода (Коротаев, Малков, Халтурина 2005б: 28–29; Korotayev, Malkov, Khaltourina 2006a: 49–50; Коротаев, Малков, Халтурина 2007). Таким образом в правой части уравнения (2.10) S может быть заменено kN , что дает нам следующее уравнение:

$$\frac{dN}{dt} = kaN^2 \quad (2.5)^{12}$$

Как мы помним, решение данного уравнения выглядит следующим образом:

$$N_t = \frac{C}{(t_0 - t)}, \quad (1.1)$$

а графическое выражение этого уравнения представляет собой именно гиперболу.

Так как, согласно нашей математической модели, S может быть аппроксимировано как kN , то долгосрочная динамика этого показателя может быть аппроксимирована при помощи следующего уравнения:

$$S = \frac{kC}{t_0 - t}. \quad (2.15)$$

Таким образом, долгосрочная динамика наиболее динамичной компоненты мирового ВВП, SN , «мирового избыточного продукта», может быть аппроксимирована следующим образом:

$$SN = \frac{kC^2}{(t_0 - t)^2}. \quad (2.16)$$

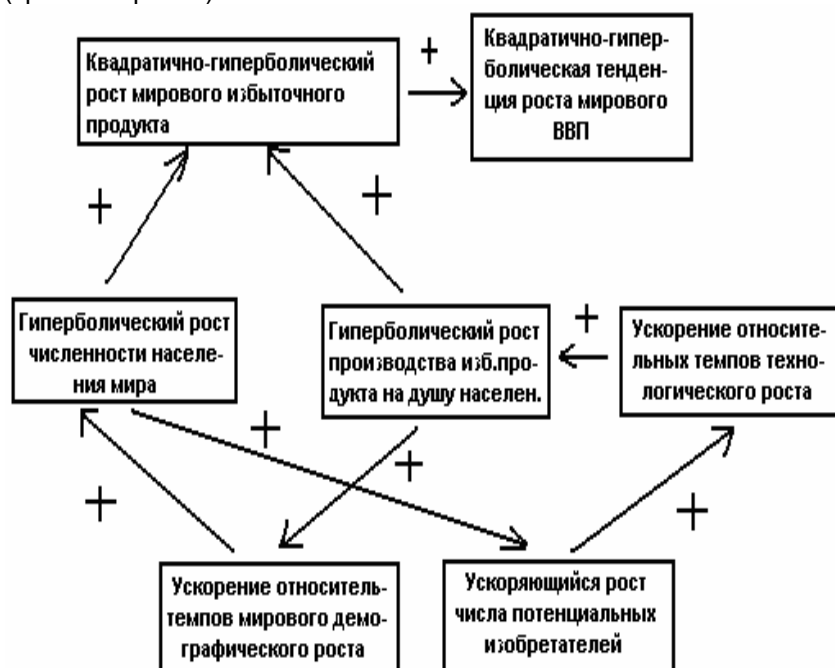
Конечно же, это заставляет предполагать, что долгосрочная динамика мирового ВВП вплоть до начала 70-х гг. прошлого века может быть аппроксимирована более точно при помощи квадратичной, а не простой гиперболы¹³, и как мы могли видеть это выше (см. *Рис. 2.1*), эта аппроксимация работает с неожиданно высокой точностью.

¹² Таким образом, мы теоретически выводим то самое дифференциальное уравнение, которое было эмпирически открыто С. фон Хернером (von Hoerner 1975) и С. П. Капицей (Kapitza 1992, 1996, 1999).

¹³ Детальное обоснование этого тезиса приводится в наших следующих работах: Коротаев, Малков, Халтурина 2005б, 2007.

Таким образом, вплоть до 70-х гг. прошлого века гиперболический рост численности населения мира сопровождался квадратично-гиперболическим ростом мирового ВВП, как это и должно было быть согласно нашей математической модели. Подчеркнем, что гиперболический рост численности населения мира и квадратично-гиперболический рост мирового ВВП представляют собой два теснейшим образом связанных процесса, две стороны одной медали, два измерения единого процесса развития Мир-Системы, поддерживаемого механизмом нелинейной положительной обратной связи между технологическим развитием и демографическим ростом (см. Рис. 2.4):

Рис. 2.4. Блок-схема нелинейной положительной обратной связи между технологическим развитием и демографическим ростом (третий вариант)



Таким образом, система нелинейных положительных обратных связей второго порядка с неизбежностью порождает именно гиперболический рост. Другими словами, долгосрочная тенденция к гиперболическому росту основных показателей развития Мир-Системы является логичным результатом нелинейных положительных обратных связей между ее основными подсистемами.

Гиперболический рост уровня технологического развития Мир-Системы. Эмпирический тест гипотезы Кузнеця – Кремера

Как мы помним, гипотеза Кузнеця – Кремера математически выражается уравнением (2.8)¹⁴:

$$\frac{dT}{dt} = bNT, \quad (2.8)$$

где T – это уровень технологического развития Мир-Системы, N – численность населения, а b – коэффициент, соответствующий средней производительности изобретательской работы одного обитателя Мир-Системы.

Вербально эта гипотеза может быть сформулирована следующим образом: абсолютные темпы технологического роста на момент t пропорциональны, с одной стороны, уровню развития технологии, достигнутому на данный момент, а с другой стороны – численности наличного на этот момент населения (т. е. численности потенциальных изобретателей).

Эмпирическая проверка этой гипотезы тем более настоятельно необходима, что уравнение Кремера (т. е. математическое выражение этой гипотезы) уже широко используется в математических моделях гиперболического роста (Cohen 1995; Tsirel 2004; Podlazov 2004¹⁵; Коротаяев, Малков, Халтурина 2005б и т.д.), хотя эмпирическая проверка этой гипотезы, насколько нам известно, до сих пор так и не была проведена. Кроме того, данная эмпирическая проверка поможет нам выяснить характер динамики технологического развития Мир-Системы.

Для эмпирической проверки гипотезы воспользуемся разработанным нами индексом технологического развития Мир-Системы. Этот индекс был рассчитан нами на основе базы данных А. Хеллеманса и Б. Банча (Hellemans, Bunch 1988), создатели которой постарались зафиксировать в хронологической последовательности все основные изобретения и открытия, сделанные вплоть до 80-х гг. прошлого века. В качестве индекса технологического развития на момент X мы рассматривали общее число изобретений и открытий, сделанных вплоть до этого момента.

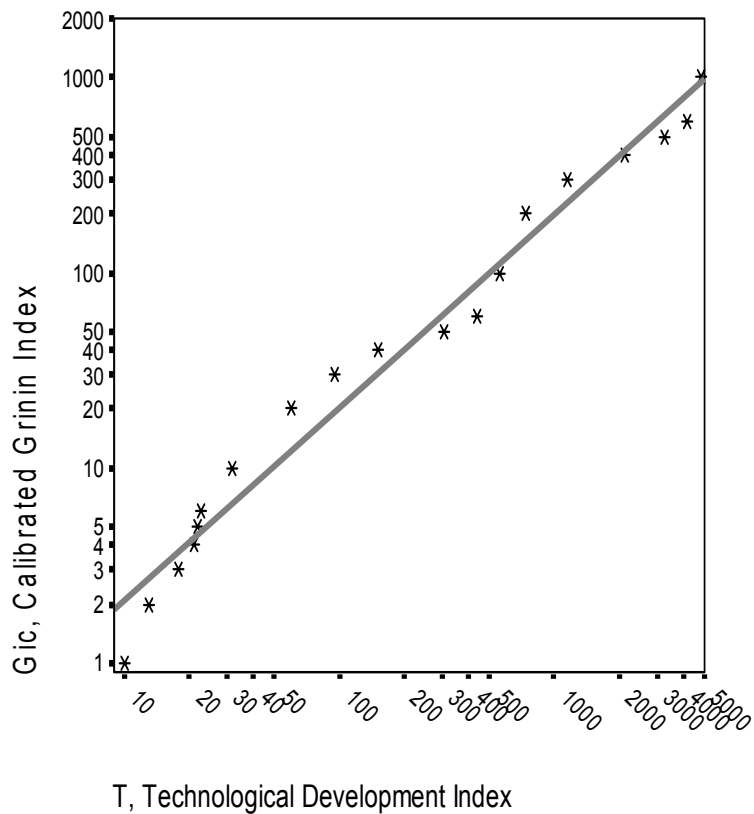
Этот индекс демонстрирует очень высокий уровень корреляции с калиброванным вариантом индекса технологического развития, независимо

¹⁴ Данное уравнение было впервые предложено М. Кремером (Kremer 1993), однако, насколько нам известно, сама суть соответствующей гипотезы была впервые сформулирована С. Кузнецом (Kuznets 1960), поэтому мы и предпочитаем говорить о «гипотезе Кузнеця – Кремера».

¹⁵ Необходимо отметить, что А. В. Подлазов и С. В. Цирель вывели данное уравнение технологического роста независимо от М. Кремера.

от нас рассчитанным Л. Е. Грининым (2006б) с использованием совершенно другой методики (см. Рис. 2.5):

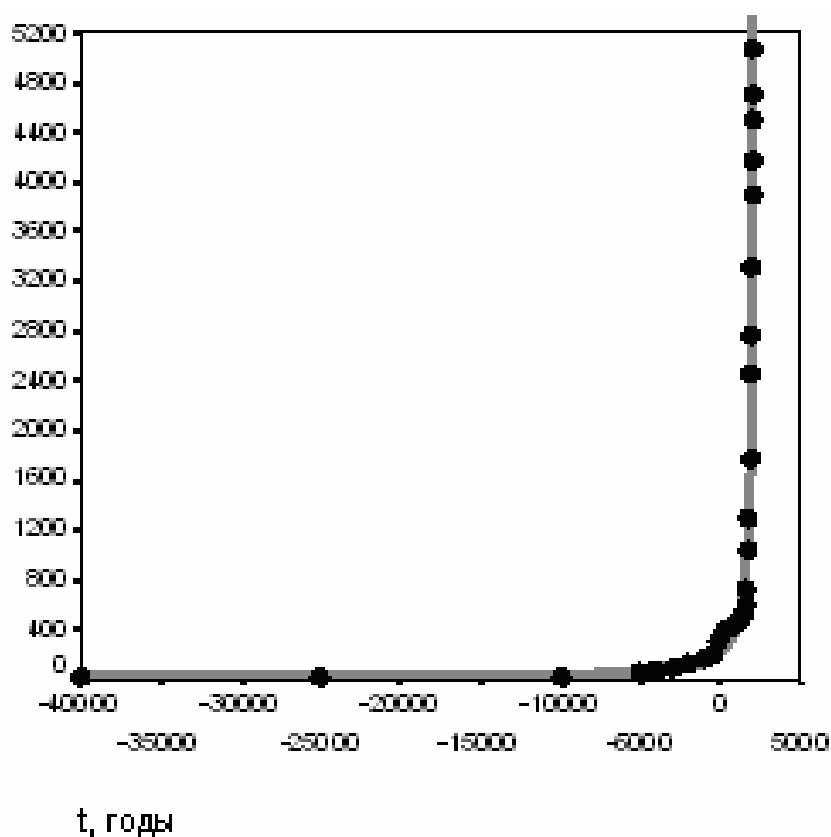
Рис. 2.5. Корреляция между Индексом технологического развития Мир-Системы (T) и калиброванным Индексом Грина (40000 BCE – 1955 CE): диаграмма рассеивания с наложенной линией регрессии



ПРИМЕЧАНИЕ: $R = 0,978$, $R^2 = 0,956$, $a = 4,6 \times 10^{-13}$.

Как и следовало ожидать исходя из модели (2.9)-(2.10)-(2.11), общая динамика индекса технологического развития Мир-Системы демонстрирует явно выраженный гиперболический характер (см. Рис. 2.6):

Рис. 2.6. Динамика индекса технологического развития, 40 000 г. до н.э. – 1960 г. н.э.: соответствие предикций простой гиперболической модели наблюдаемым данным



ПРИМЕЧАНИЯ: $R = 0,996$, $R^2 = 0,992$, $\alpha \ll 0,0001$. Черные маркеры соответствуют нашим оценкам, сделанным на основе базы данных Хеллеманса – Банча (Hellemans, Bunch 1988). Сплошная серая кривая сгенерирована следующим уравнением:

$$T_t = \frac{464803,8}{(2047 - t)}$$

Параметры C (341303,3) и t_0 (2047) определены методом наименьших квадратов. Для сравнения, лучшее соответствие (R^2), получаемое в этом случае для экспоненциальной модели, составляет 0,785. Значение t_0 здесь, очевидно, несколько завышено из-за недоучета базой данных Хеллеманса – Банча значительного числа важных изобретений и открытий, сделанных после 1870 г.

При использовании подсчитанного нами индекса технологического развития гипотеза Кузнеця–Кремера может быть операционализирована следующим образом: если эта гипотеза верна, то число изобретений и открытий, сделанных в среднем в течение года периода A , должно быть пропорционально произведению числа изобретений и открытий, сделанных до начала этого периода¹⁶, на численность населения на начало этого периода.

Анализ базы данных Хеллеманса – Банча дает следующие результаты (см. Табл. 2.1 и Рис. 2.7):

Табл. 2.1. Долгосрочная демографико-технологическая динамика

i (годы)	T (индекс технологического развития = число изобретений и открытий, сделанных до начала года i)	N (численность населения мира на год i в млн чел.)	NT	dT (число изобретений и открытий, сделанных за период, начинающийся в год i)	dT/dt (число изобретений и открытий, сделанных в среднем за год за период, следующий за годом i)
-40000	10	3	30	3	0,0002
-25000	13	3,34	43,42	10	0,000667
-10000	23	4	92	40	0,008
-5000	63	5	315	10	0,01
-4000	73	7	511	22	0,022
-3000	95	14	1330	35	0,035
-2000	130	27	3510	41	0,041
-1000	171	50	8550	39	0,078

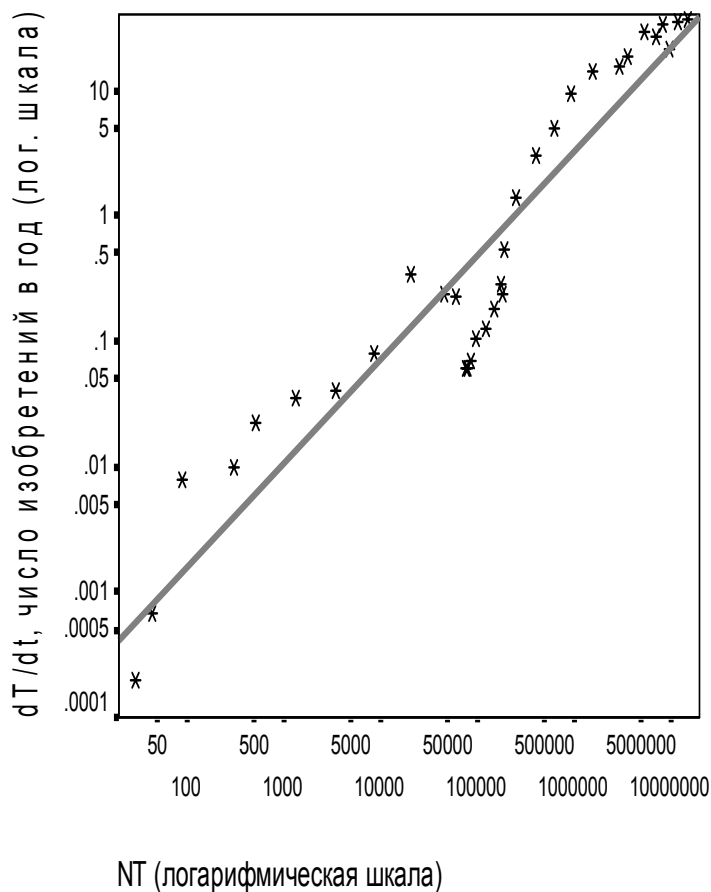
¹⁶ То есть индекса технологического развития на начало периода A .

i (годы)	T (индекс технологического развития = число изобретений и открытий, сделанных до начала года i)	N (численность населения мира на год i в млн чел.)	NT	dT (число изобретений и открытий, сделанных за период, начинающийся в год i)	dT/dt (число изобретений и открытий, сделанных в среднем за год за период, следующий за годом i)
-500	210	100	21000	100	0,333333
-200	310	150	46500	47	0,235
0	357	170	60690	48	0,228571
210	405	190	76950	12	0,06
410	417	190	79230	12	0,06
610	429	200	85800	14	0,07
810	443	220	97460	21	0,105
1010	464	265	122960	11	0,122222
1100	475	320	152000	18	0,18
1200	493	360	177480	28	0,28
1300	521	360	187560	24	0,24
1400	545	350	190750	53	0,53
1500	598	425	254150	141	1,41
1600	739	545	402755	305	3,05
1700	1044	610	636840	249	4,98
1750	1293	720	930960	476	9,52

i (годы)	T (индекс технологического развития = число изобретений и открытий, сделанных до начала года i)	N (численность населения мира на год i в млн чел.)	NT	dT (число изобретений и открытий, сделанных за период, начинающийся в год i)	dT/dt (число изобретений и открытий, сделанных в среднем за год за период, следующий за годом i)
1800	1769	900	159210	690	13,8
1850	2459	1200	295080	302	15,1
1870	2761	1300	358930	556	18,53333
1900	3317	1625	539012	583	29,15
1920	3900	1813	707070	271	27,1
1930	4171	1987	828777	330	33
1940	4501	2213	996071	212	21,2
1950	4713	2555,36	120434	355	35,5
1960	5068	3039,67	154050	370	37
1970	5438	3708,07	201644		

ПРИМЕЧАНИЕ: источник данных по динамике численности населения мира – Кремер 1993.

Рис. 2.7. Корреляция между NT и абсолютными темпами технологического роста (dT/dt): диаграмма рассеивания в двойной логарифмической шкале с наложенной линией регрессии, 40 000 г. до н.э. – 1970 г. н.э.



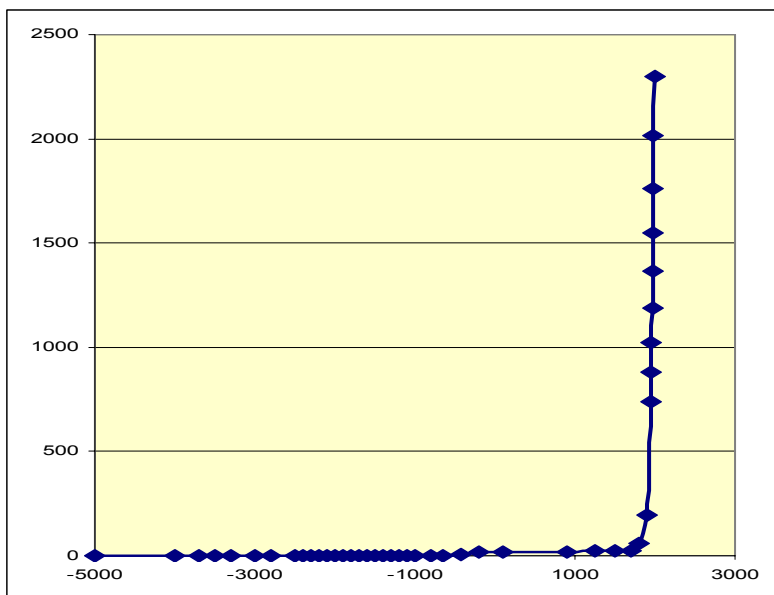
ПРИМЕЧАНИЕ: $R = 0,934$, $R^2 = 0,872$, $\alpha = 2,9 \times 10^{-16}$.

Как мы видим, гипотеза Кузнеца – Кремера прошла нашу эмпирическую проверку в высшей степени успешно: корреляция оказалась в предсказанном направлении очень сильной и статистически значимой. Вариация абсолютных темпов технологического роста объясняется вариацией NT более чем на 87%.

Динамика роста мировой урбанизации

Оценки динамики роста численности городского населения Мир-Системы до 1990 г. могут быть графически представлены следующим образом (см. Рис. 2.8):

Рис. 2.8. Динамика численности городского населения мира, в млн чел., для городов с населением > 10000 чел (5000 г. до н.э. – 1990 г. н.э.)



ПРИМЕЧАНИЯ. Источники данных: Modelski 2003; Gruebler 2006; UN Population Division 2008. Дж. Моделски приводит свои оценки численности городского населения мира (для городов с не менее, чем 10.000 обитателей) до 1000 г. до н.э., А. Грюблер – с 900 г. н.э. по 1950 г., Отдел народонаселения ООН – с 1950 г. Оценка численности городского населения мира за период 1000 г. до н.э. – 900 г. н.э. произведена нами на основе данных Т. Чэндлера (Chandler 1987) по численности городского населения мира, обитавшего в крупных городах (>40.000 жителей).

Общая динамика численности городского населения мира вплоть до 90-х гг. XX в. (и в особенности до 1960 г.) хорошо описывается квадратично-гиперболическим уравнением:

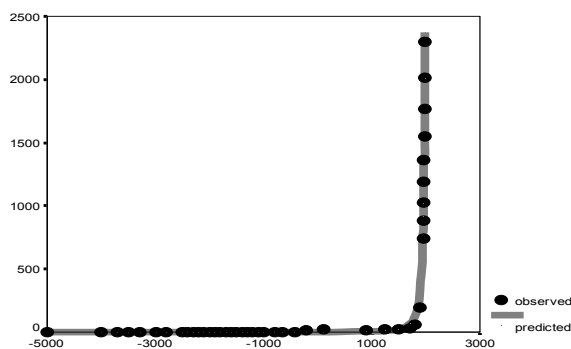
$$U_t = \frac{C}{(t_0 - t)^2}, \quad (2.17)$$

где U_t – городское население мира в момент времени t , а C и t_0 – константы; при этом t_0 соответствует абсолютному пределу («сингулярности»),

когда численность городского населения мира стала бы бесконечной, если бы наблюдавшаяся вплоть до 60-х (или, скажем, 90-х) гг. прошлого века тенденция продолжилась бы и далее.

Так, для периода 5000 г. до н.э. – 1990 г. н.э. корреляция между генерируемой уравнением (2.17) динамикой и эмпирическими оценками выглядит следующим образом (см. Рис. 2.9):

Рис. 2.9. Динамика численности городского населения мира, в млн чел., для городов с населением > 10000 чел (5000 г. до н.э. – 1990 г. н.э.): соответствие предикций КВАДРАТИЧНОЙ гиперболической модели эмпирическим оценкам



ПРИМЕЧАНИЯ: $R = 0,998$, $R^2 = 0,996$, $\alpha \ll 0,0001$. Черные маркеры соответствуют эмпирическим оценкам Моделски (Modelski 2003), Грюблера (Gruebler 2006) и Отдела народонаселения ООН (UN Population Division 2008). Сплошная серая кривая сгенерирована следующим уравнением:

$$U_t = \frac{7705000}{(2047 - t)^2}.$$

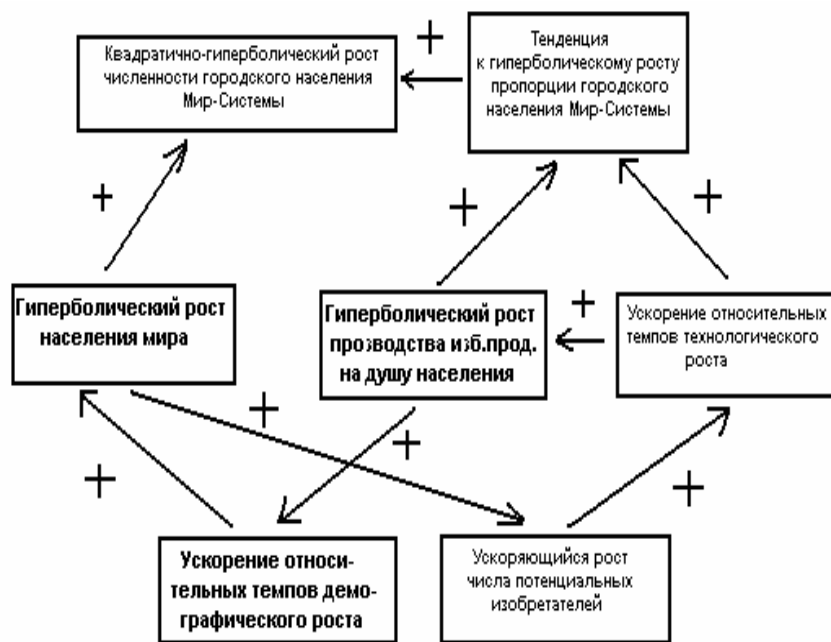
Параметры C (7705000) и t_0 (2047) определены методом наименьших квадратов.

Наблюдаемый высокий уровень соответствия долгосрочной макродинамики численности городского населения мира квадратичной гиперболической модели не представляется случайным и объясняется наличием нелинейной положительной обратной связи второго порядка между демографическим ростом и технологическим развитием Мир-Системы. Как мы помним, вплоть до 70-х гг. прошлого века вышеописанный механизм вел в тенденции не только к гиперболическому росту численности населения Мир-Системы, но и к гиперболическому росту производства избыточного

продукта¹⁷ на душу населения, а также к квадратично-гиперболическому росту мирового ВВП.

Тенденция к гиперболическому росту производства избыточного продукта на душу населения (в сочетании с гиперболически ускоряющимися темпами технологического роста) долгое время вела к гиперболическому росту мировой урбанизации (т.е. пропорции городского населения в общей численности населения мира), что в сочетании с гиперболическим ростом населения мира и создавало долгосрочную тенденцию к квадратично-гиперболическому росту численности городского населения мира (см. Рис. 2.9 и 2.10):

Рис. 2.10. Блок-схема нелинейной положительной обратной связи, генерирующей тенденцию к квадратично-гиперболическому росту численности городского населения Мир-Системы



¹⁷ То есть продукта, производимого сверх необходимого, который здесь понимается как продукт, абсолютно необходимый в мальтузианской системе для выживания населения на уровне голодного минимума, что соответствует нулевым темпам роста населения, когда уровень смертности сравнивается с уровнем рождаемости.

Динамика роста мировой грамотности

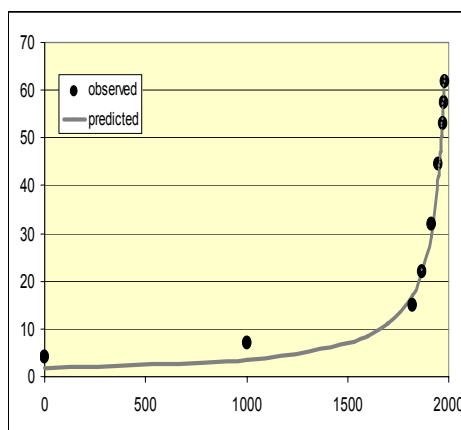
Ранее (Коротаев, Малков, Халтурина 2005а, 2007) нами было показано, что динамика роста грамотности населения Мир-Системы (l) очень точно описывается следующим дифференциальным уравнением:

$$\frac{dl}{dt} = aSl(1-l), \quad (2.18)$$

где l – доля грамотного населения, S – «избыточный» продукт, производимый при данном уровне технологического развития Мир-Системы на одного человека, a – константа. Данное уравнение имеет тот смысл, что рост уровня грамотности пропорционален доле грамотного населения l (потенциальные учителя), доле неграмотного населения $(1-l)$ (потенциальные ученики) и наличию излишков S , которые могут использоваться на образовательные программы (кроме того, величина S связана с уровнем технологий T , в том числе образовательных, увеличивающих скорость обучения). С математической точки зрения, уравнение (2.18) аналогично логистическому уравнению, где насыщение достигается при уровне грамотности $l = 1$, а S отвечает за скорость выхода на этот потолок¹⁸.

Важно отметить, что при низких значениях l (а это абсолютно большая часть человеческой истории), порождаемый этой моделью рост может быть достаточно точно аппроксимирован гиперболой (см. Рис. 2.11):

Рис. 2.11. Динамика мировой грамотности, 1–1980 гг. (в %): соответствие предикций ПРОСТОЙ гиперболической модели наблюдаемым данным



ПРИМЕЧАНИЯ: $R = 0,997$, $R^2 = 0,994$, $\alpha \ll 0,0001$. Черные маркеры соответствуют оценкам ЮНЕСКО (World Bank 2006) для периода после 1970 г.; для предшествующего периода использованы оценки, полученные на основе данных, опубликованных В. А. Мельянцевым (1996, 2003, 2004; Meliantsev 2004). Сплошная серая кривая сгенерирована следующим уравнением:

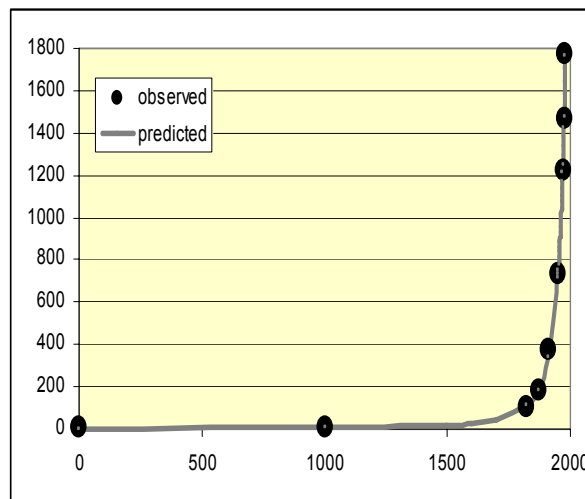
$$l_t = \frac{3769,264}{2040 - t}$$

Параметры C (3769,1) и t_0 (2040) определены методом наименьших квадратов.

¹⁸ Подробнее о логистических моделях будет рассказано в Главе 4.

Число грамотных людей пропорционально, с одной стороны, уровню грамотности, с другой – общему числу людей. Так как обе эти переменные испытывали вплоть до 60-х гг. прошлого века гиперболический рост, следует ожидать, что вплоть до самого недавнего времени число грамотных людей на Земле (L)¹⁹ росло не просто гиперболически, а квадратично-гиперболически (подобно мировому ВВП). Наша эмпирическая проверка этой гипотезы подтвердила ее – оказалось, что квадратично-гиперболическая модель описывает рост числа грамотных обитателей этой планеты с необычайно высокой точностью (см. Рис. 2.12):

Рис. 2.12. Динамика численности грамотного населения мира (L , в млн чел.), 1–1980 г.: соответствие предикций КВАДРАТИЧНОЙ гиперболической модели наблюдаемым данным



ПРИМЕЧАНИЯ: $R = 0,9997$, $R^2 = 0,9994$, $\alpha \ll 0,0001$. Черные маркеры соответствуют эмпирическим оценкам ЮНЕСКО (World Bank 2006) для периода после 1970 г.; для предшествующего периода использованы оценки, полученные на основе данных, опубликованных В. А. Мельянцевым (1996, 2003, 2004; Meliantsev 2004) с учетом изменения возрастной структуры населения (UN Population Division 2008). Сплошная серая кривая сгенерирована следующим уравнением:

$$L_t = \frac{4958551}{(2033 - t)^2}$$

Параметры C (4958551) и t_0 (2033) определены методом наименьших квадратов.

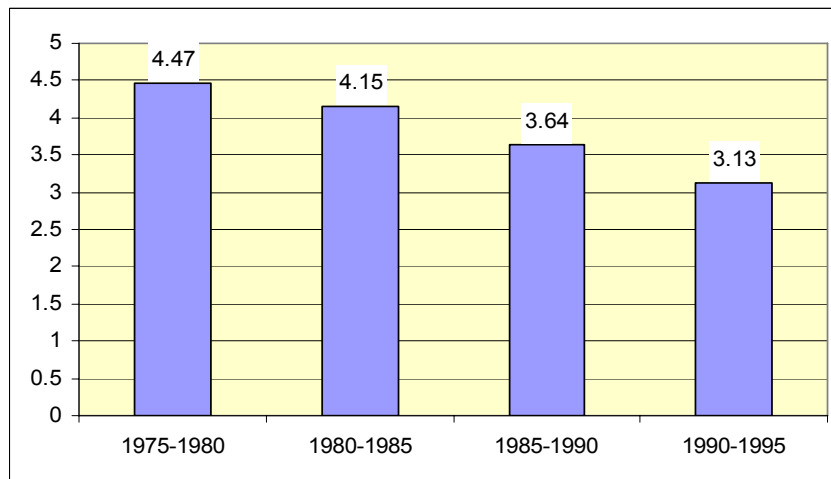
¹⁹ Уже с тех пор, как грамотность появилась, практически все грамотное население Земли обитало в рамках Мир-Системы, поэтому грамотное население Земли и грамотное население Мир-Системы всегда представляли собой понятия почти полностью синонимичные.

Глава 3

Выход социальной Мир-Системы из режима с обострением

Конечно же, для уровня грамотности особенно очевидно, что его рост после середины 1960-х гг. не мог продолжиться сколько-нибудь долго – ведь он по определению не может превысить 100%. Тем более, что с конца 1970-х гг. стал сказываться эффект насыщения¹, описываемый нашей моделью, и темпы роста мировой грамотности стали замедляться (см. Рис. 3.1):

Рис. 3.1. Динамика роста мировой грамотности, 1975–1995 гг., прирост процента грамотного населения мира, по пятилетиям (World Bank 2008)



Однако еще до этого рост мировой грамотности и других показателей уровня развития человеческого капитала успел привести к началу про-

¹ На «уровне почвы» действие эффекта насыщения сказывается, например, в том, что для того, чтобы ликвидировать неграмотность среди последних 2% взрослого населения, требуется несравненно больше времени и сил, чем для того, чтобы поднять уровень грамотности населения с 50 до 52%.

цесса выхода Мир-Системы из режима с обострением, к концу эпохи гиперболического роста. Как было показано нами ранее, гиперболический рост населения (а также, соответственно: городов, школ и т.д.) наблюдается только при относительно низких ($< 0,5$, т. е. $< 50\%$) значениях уровня мировой грамотности. Для того же, чтобы описать демографическую динамику Мир-Системы и в последние десятилетия, оказывается необходимым расширить систему уравнений (2.12)-(2.13) добавлением к ней равенства (2.18) и прибавлением в уравнение (2.12) множителя $(1 - l)^2$. В результате получаем математическую модель, описывающую не только гиперболическое развитие Мир-Системы вплоть до 60-х – 70-х гг. прошлого века, уход ее в режим с обострением, но и наблюдающийся в настоящее время выход из режима с обострением:

$$\frac{dN}{dt} = aSN (1 - l) , \quad (3.1)$$

$$\frac{dS}{dt} = bNS , \quad (2.13)$$

$$\frac{dl}{dt} = cSl (1 - l) . \quad (2.18)$$

Расширенные макромоделли и механизмы демографического перехода

Наиболее очевидный более специфический механизм, объясняющий как гиперболический рост населения Земли в 1850-х – 1960-х годах, так и обратный «антигиперболический» тренд в последующий период, это механизм демографического перехода (см., например: Chesnais 1992; Капица 1999).

Как хорошо известно, на первой фазе демографического перехода наблюдается радикальное падение смертности. За этим следует столь же радикальное падение рождаемости (в качестве ближайшей причины которого выступает распространение практик и техник планирования семьи), но с очень заметным запозданием.

В результате в течение значительных промежутков времени мы наблюдаем явно выраженные тенденции к увеличению темпов роста населения на фоне все увеличивающейся его численности.

² Здесь мы опираемся на эмпирически установленный факт отрицательного влияния уровня грамотности (и в особенности женской грамотности) на рождаемость, а значит и темпы роста населения (см., например: Коротаяев, Малков, Халтурина 2007; Cochrane 1979; Wheeler 1980; Hollingsworth 1996; McMichael 2001, Bongaarts 2003; Hannum, Buchmann 2003 и т.д.).

Это, естественно, дает именно гиперболический эффект – чем выше численность населения, тем выше относительная (и, естественно, абсолютная) скорость его роста.

Начиная с XIX в. все больше человеческих популяций входило в первую фазу демографического перехода. Вплоть до 60-х гг. XX в. численность популяций, перешедших во вторую фазу демографического перехода, не компенсировала гиперболического роста все увеличивавшейся численности популяций первой фазы. В результате на общемировом уровне мы имели дело с ярко выраженным гиперболическим трендом.

Механизм демографического перехода прекрасно согласуется с рассмотренной выше моделью (2.9)-(2.10)-(2.11), описывая более конкретные отношения между интересующими нас переменными. Когда жизнеобеспечивающие технологии начинают расти темпами, значительно превышающими темпы роста населения (в наших симуляциях данный феномен определенно наблюдается с XIX в. и приобретает особо выраженный вид в XX в., что хорошо соответствует актуально наблюдаемым данным). Это приводит к значительному росту ВВП на душу населения, а значит, и к росту душевого потребления, улучшению питания, санитарных условий, здравоохранения, и, в конечном счете, к значительному снижению смертности.

Дальнейший рост ВВП на душу населения ведет к нарастанию инвестиций в сферы, непосредственно не связанные с жизнеобеспечивающей экономикой, в том числе и в образование.

При этом, с одной стороны, рост образования приводит к дальнейшему ускорению экономического роста, но, с другой стороны, он ведет к сокращению рождаемости. При этом интенсивное сокращение рождаемости происходит с заметным запозданием относительно фазы интенсивного сокращения смертности.

В специальной расширенной макромодели (Коротаяев, Малков, Халтурина 2007: 88–94)³ это запаздывание во времени имитируется следующим образом: вплоть до того, как уровень грамотности достигает 50%, воздействие роста этого параметра на увеличение S (а, следовательно, и N) ощу-

3

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= aSN (1 - l) , \\ \frac{dS}{dt} &= bIN \ , \\ \frac{dl}{dt} &= cSl (1 - l) .\end{aligned}$$

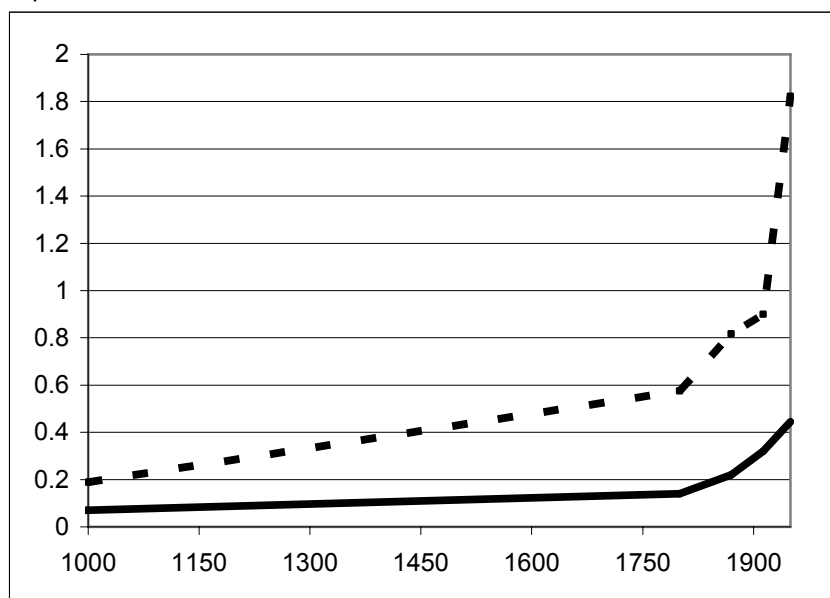
щается значительно сильнее, чем обратное действие l на N , что ведет именно к гиперболическому росту населения.

Все это имеет самое полное соответствие в реальном мире. Например, рост грамотного меньшинства с 5 до 30% (в особенности на фоне быстро растущей общей численности населения) приведет к колоссальному увеличению числа потенциальных эффективных инноваторов; при этом инновации, сделанные грамотным меньшинством, могут использоваться (и используются) неграмотным большинством и для благополучия неграмотного большинства.

В то же самое время отрицательное влияние женской грамотности на рождаемость (а значит, и на темпы роста населения) будет все еще незначительным и не будет в сколько-нибудь заметной степени уравновешивать отрицательное воздействие растущего среднестатистического ВВП на смертность.

Отметим, что на этом участке рост мировой грамотности актуально коррелирует с увеличением темпов роста населения мира (см. *Рис. 3.2*):

Рис. 3.2. Динамика мировой грамотности и темпов роста населения мира, 1000–1950 гг.

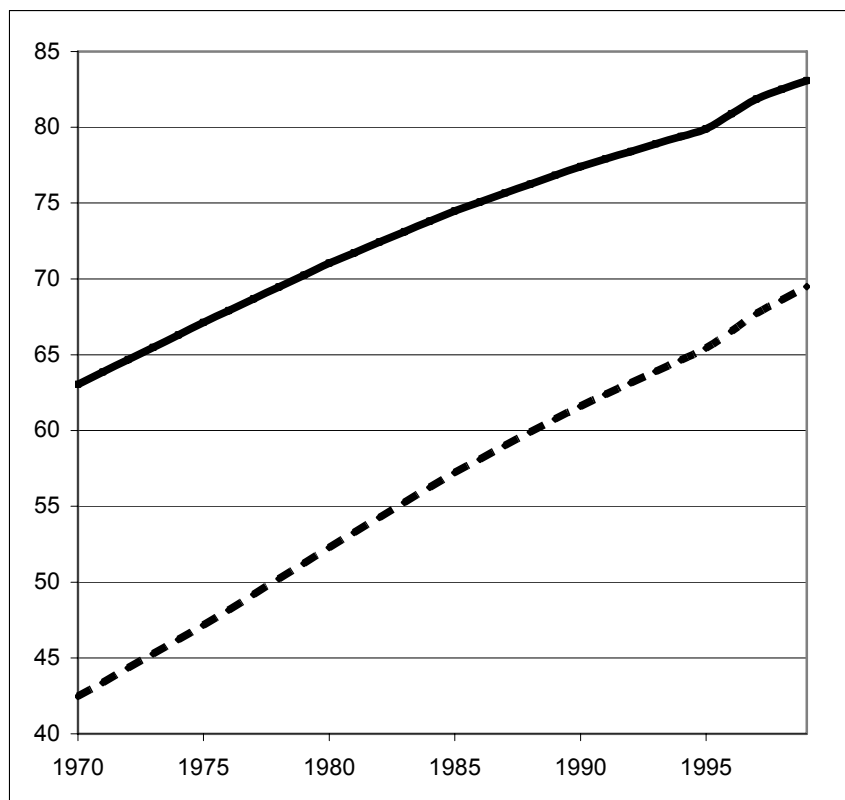


Пунктирная кривая – относительные годовые темпы роста населения мира, % (Kremer 1993)
Сплошная кривая – мировая грамотность, пропорция грамотного взрослого населения, подсчитано на основе оценок В. А. Мельянцева (1996, 2003, 2004, Meliantsev 2004).

$R = 0,961$, $R^2 = 0,924$, $\alpha < 0,01$

Как мы увидим ниже, сходное отношение между уровнем грамотности и темпами роста населения прослеживается и для более поздних периодов применительно к развивающимся странам. В реальном мире действие вышеописанного механизма еще больше усиливается благодаря тому, что рост женской грамотности (которая имеет наиболее сильное отрицательное действие на рождаемость, а значит и на темпы роста населения) значительно отстает от роста мужской грамотности. Это отставание все еще четко прослеживается для периода 1970–1999 гг. (см. Рис. 3.3):

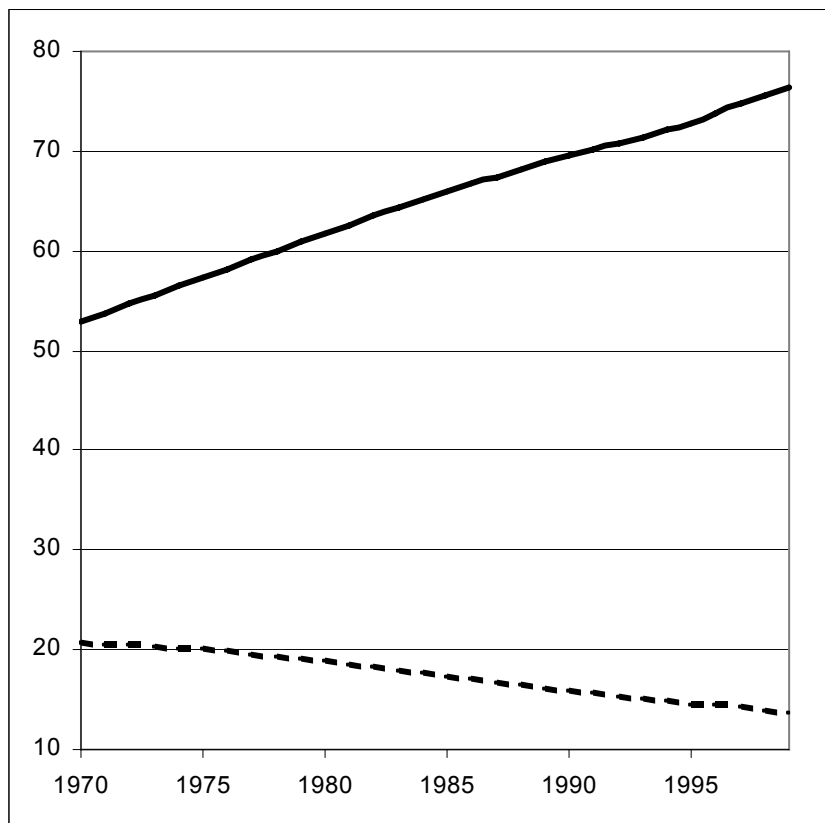
Рис. 3.3. Доля грамотных мужчин и женщин во взрослом населении мира, 1970–1999 гг. (World Bank 2008)



Курсивная линия – процент грамотных среди взрослого женского населения (старше 14 лет)
Сплошная линия – процент грамотных среди взрослого мужского населения (старше 14 лет)

В этот период рост мировой грамотности сопровождался уменьшением разрыва между мужской и женской грамотностью (см. *Рис. 3.4*):

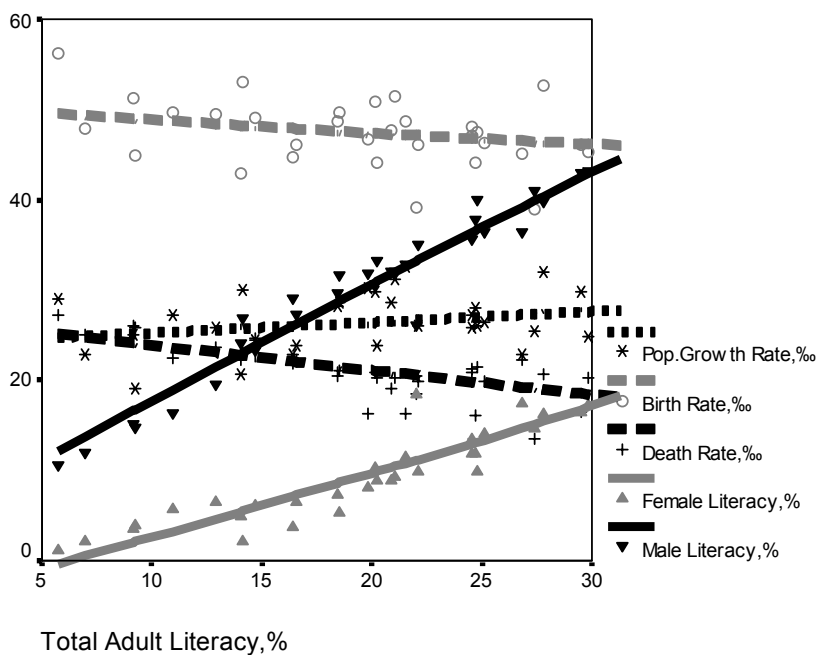
Рис. 3.4. Общая мировая грамотность и разрыв между мужской и женской грамотностью, 1970–1999 гг. (World Bank 2008)



Сплошная линия – общий процент грамотного взрослого населения (старше 14 лет)
Пунктирная линия – разрыв между мужской и женской грамотностью

Однако в период роста общей грамотности от 5% до 30% наблюдается тенденция к росту разрыва между мужской и женской грамотностью (см., например: Мельянцев 1996, 2003, 2004, Meliantsev 2004). Отметим, что данный паттерн прослеживается и по кросс-национальным сопоставлениям (см. *Рис. 3.5*):

Рис. 3.5. Соотношение между общей грамотностью (% , ось абсцисс), женской грамотностью (% , ось ординат, сплошная серая линия), мужской грамотностью (% , ось ординат, сплошная черная линия), смертностью (‰⁴, ось ординат, черная пунктирная линия), рождаемостью (‰, ось ординат, серая пунктирная линия) и относительными темпами естественного прироста населения⁵ (‰, ось ординат, черная точечная линия), страны с уровнем грамотности ≤ 30%, данные на 1970 г. (World Bank 2006), диаграмма рассеивания с наложенными линиями LOWESS⁶



⁴ ‰ – промилле, т.е. в данном случае на тысячу человек. Таким образом, скажем, общий коэффициент смертности величиной в 15‰ на год X означает, что в этом году умерли 15 из каждой тысячи человек данной популяции (например, при численности популяции в миллион человек это будет значить, что в соответствующем году умерло 15000 человек).

⁵ Темпы естественного прироста населения подсчитываются через вычитание показателя смертности из показателя рождаемости. Данная переменная была использована вместо общего показателя относительных темпов роста населения, так как последний также учитывает влияние процессов эмиграции и иммиграции. Эти процессы при всей их колоссальной важности не являются релевантными для предмета данного исследования, так как, несмотря на то, что они могут оказывать самое значимое влияние на темпы роста населения отдельных стран, они не оказывают никакого влияния на темпы роста населения мира.

⁶ LOWESS = LOcally WEighted Scatterplot Smoothing.

Данная диаграмма заставляет предполагать, что и после 1962/3 гг. в странах с уровнем общей грамотности 5–30% темпы роста женской грамотности значительно отставали от темпов роста мужской грамотности. Таким образом, на этом участке экономического роста (поддерживаемый в значительной степени именно ростом общей грамотности [см., например: Мельянцев 1996, 2003, 2004, Meliantsev 2004]) ведет к достаточно быстрому падению смертности; однако рост женской грамотности на этом участке (т.е. при общей грамотности 5–30%) оказывается слишком медленным для того, чтобы произвести столь же сильное отрицательное воздействие на рождаемость. В результате рост грамотности на этом участке, как правило, сопровождается значительным увеличением относительных темпов роста населения.

Данные Всемирного Банка (World Bank 2006) показывают, что относительные темпы роста населения мира начали систематически уменьшаться после того, как уровень общей мировой грамотности превысил 50%, мужская грамотность выросла до ~ 60%, а женская грамотность превысила ~ 40%. Таким образом, после того, как L превышает 50%, ее отрицательное воздействие на темпы роста N оказывается значительно сильнее положительного воздействия через S (что соответствует второй фазе демографического перехода). Отметим, что сходный паттерн прослеживается и в демографических историях отдельных стран (см. Рис. 3.6–3.7):

Рис. 3.6. Демографическая динамика и рост грамотности в Гане, 1970–1997 гг. (World Bank 2008)

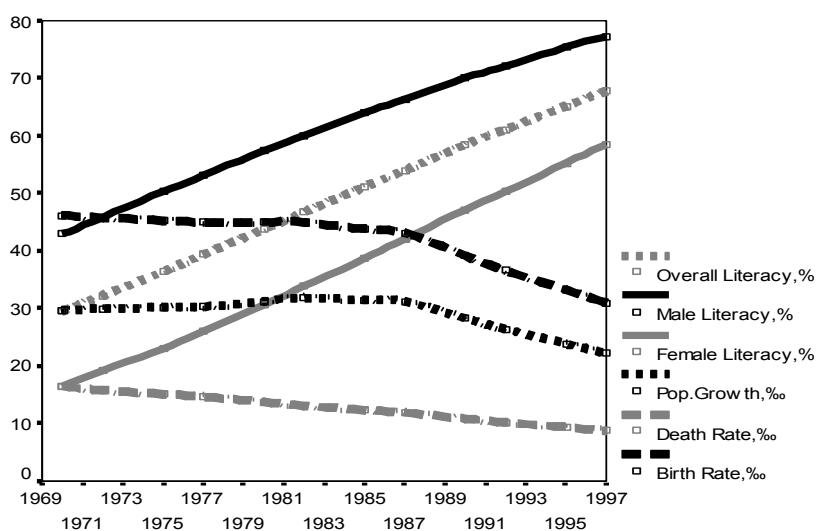
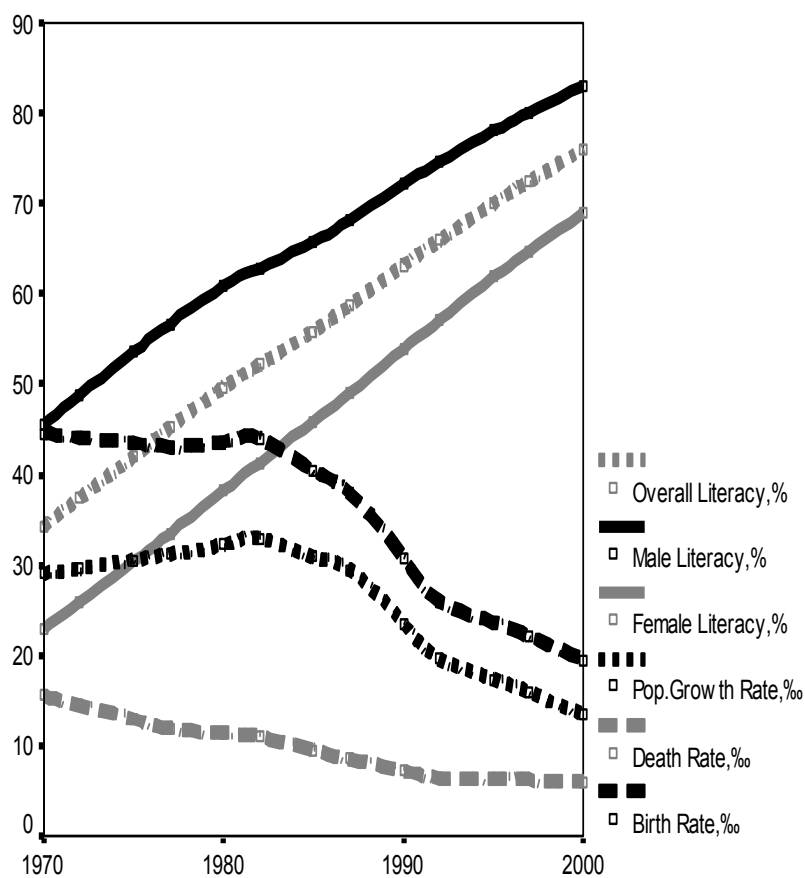


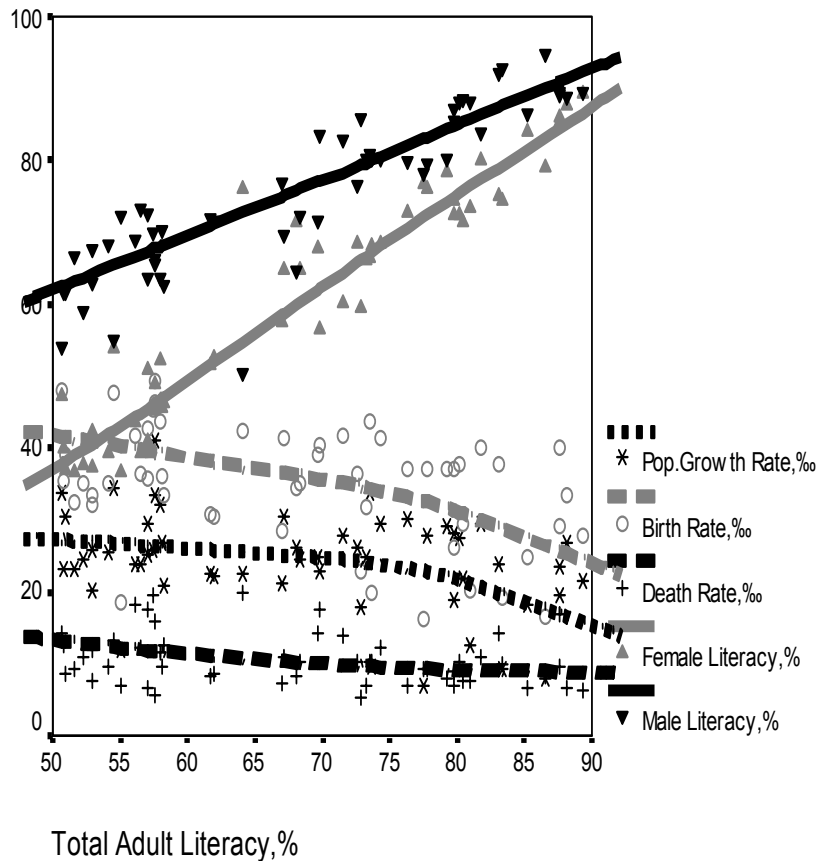
Рис. 3.7. Демографическая динамика и рост грамотности в Иране, 1970–2000 гг. (World Bank 2008)



ПРИМЕЧАНИЕ К РИС. 3.6–3.7: *серая точечная кривая* – общая грамотность (%), *сплошная серая линия* – женская грамотность (%), *сплошная черная линия* – мужская грамотность (%), *черная пунктирная линия* – смертность (‰), *серая пунктирная линия* – рождаемость (‰), *черная точечная линия* – относительные темпы естественного прироста населения (‰).

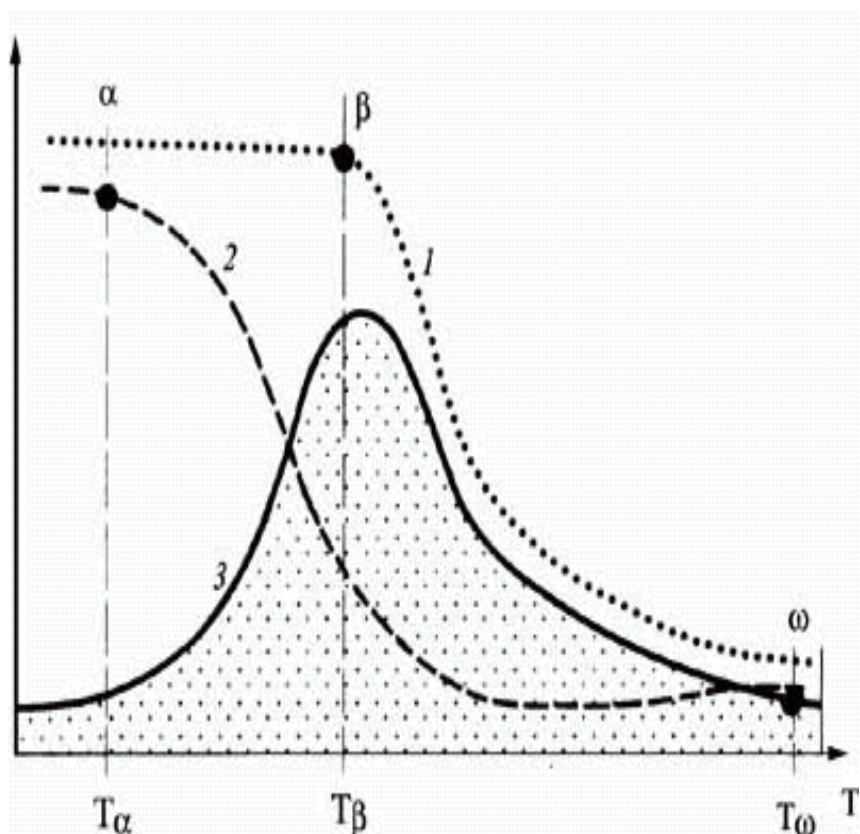
Обратное влияние грамотности на рост населения после достижения его уровня 50% может быть легко прослежено и при помощи кросс-национальных сопоставлений (см. Рис. 3.8):

Рис. 3.8. Соотношение между общей грамотностью (% , ось абсцисс), женской грамотностью (% , ось ординат, сплошная серая линия), мужской грамотностью (% , ось ординат, сплошная черная линия), смертностью (‰ , ось ординат, черная пунктирная линия), рождаемостью (‰ , ось ординат, серая пунктирная линия), и относительными темпами внутреннего роста населения (‰ , ось ординат, черная точечная линия), страны с уровнем грамотности 50–90%, данные на 1970 г. (World Bank 2006), диаграмма рассеивания с наложенными линиями LOWESS



Механизм демографического перехода обычно иллюстрируется при помощи следующей диаграммы (см. Рис. 3.9):

Рис. 3.9. Динамика демографического перехода (Капица 1999)



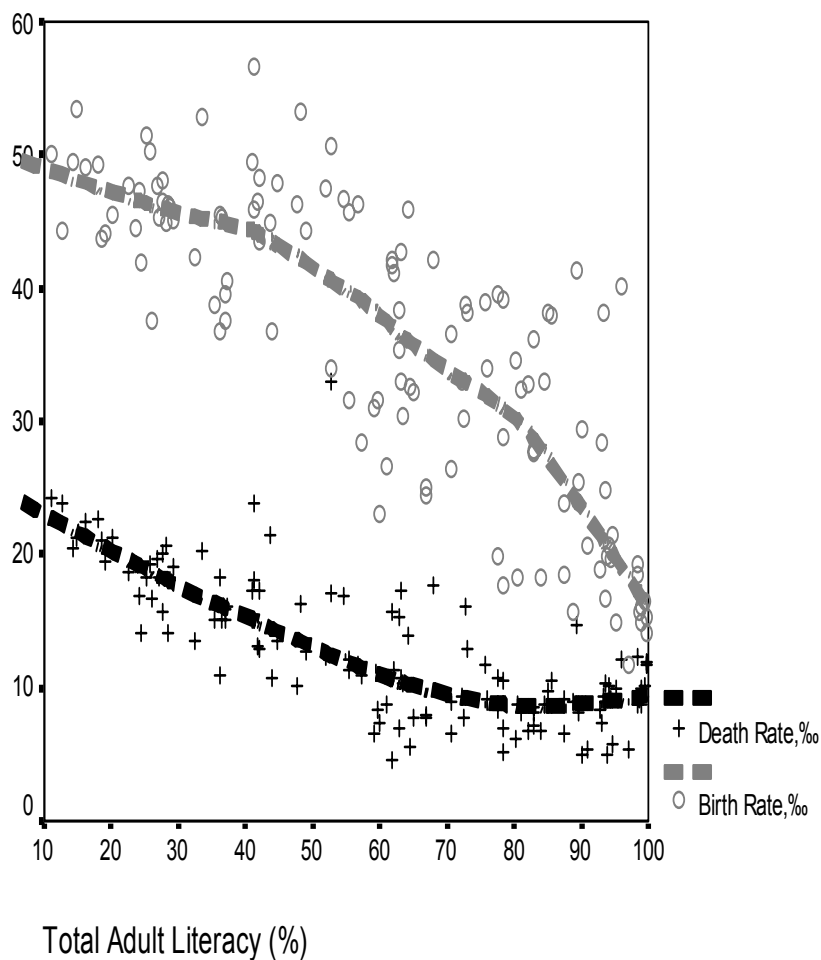
Точечная линия – рождаемость

Пунктирная линия – смертность

Сплошная линия – относительные темпы естественного прироста населения

Если мы сделаем диаграмму рассеивания вышеприведенного типа для всего участка (т.е. для стран с любым уровнем грамотности), то увидим примерно такие же кривые рождаемости и смертности, как на стандартных диаграммах демографического перехода (возможно, за исключением крайнего левого участка – из-за того, что в базах данных по последним декадам XX в. мы уже почти не находим сведений о популяциях, находящихся в самом начале процесса демографического перехода, в силу того, что число таких популяций на рассматриваемом временном отрезке стремительно приближается к нулю) (см. Рис. 3.10):

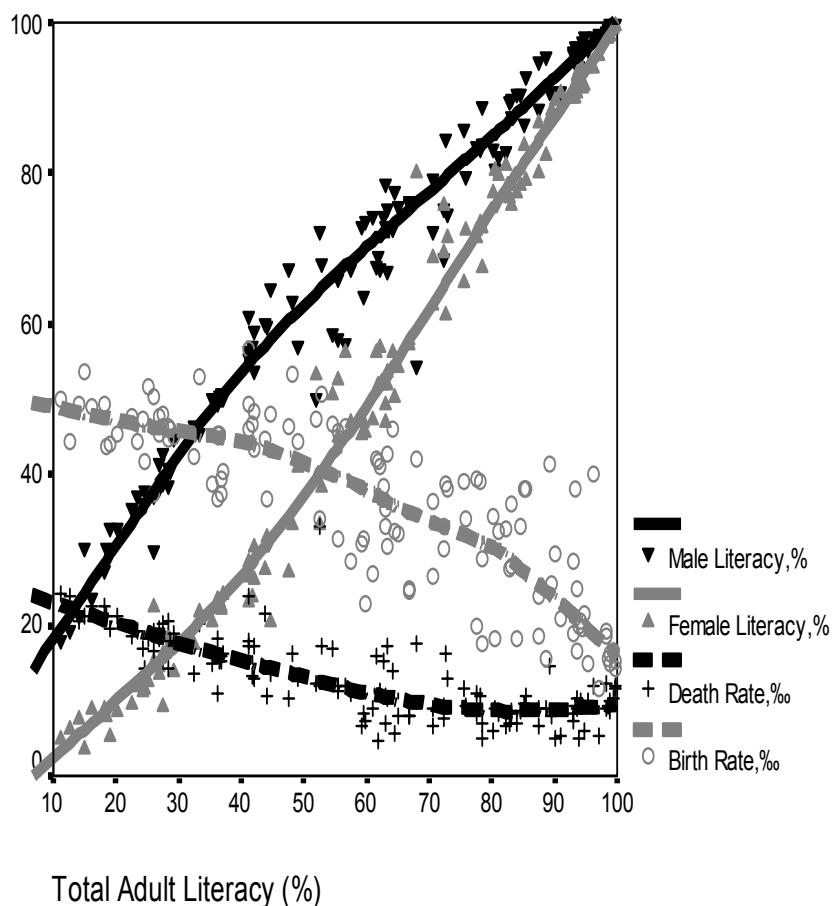
Рис. 3.10. Взаимосвязь между общей грамотностью (% , ось абсцисс), смертностью (%о, ось ординат, черная пунктирная линия) и рождаемостью (%о, ось ординат, серая пунктирная линия), 1975 г. (World Bank 2006), диаграмма рассеивания с наложенными линиями LOWESS



Если мы также наложим на диаграмму рассеивания кривые мужской и женской грамотности, мы увидим, что они представляют собой почти

идеальное зеркальное отражение кривых демографического перехода (см. Рис. 3.11):

Рис. 3.11. Соотношение между общей грамотностью (%), женской грамотностью (%), мужской грамотностью (%), смертностью (‰) и рождаемостью (‰), данные на 1975 г. (World Bank 2006), диаграмма рассеивания с наложенными линиями LOWESS



Как мы видим, в левой части диаграммы, растущий разрыв между мужской и женской грамотностью сопровождается нарастающим разрывом между рождаемостью и смертностью (а, следовательно, и увеличением относительных темпов роста населения).

При этом важно отметить, что общая грамотность оказывается сильнейшим предиктором как мужской, так и женской грамотности (см. Табл. 3.1):

Табл. 3.1. Корреляция между мировой общей, женской и мужской грамотностью, 1970–1999 гг.

		Общая грамотность	Женская грамотность	Мужская грамотность
Общая грамотность	<i>R</i>		0,99984	0,99977
	<i>α</i>		<<0,0001	<<0,0001
Женская грамотность	<i>R</i>	0,99984		0,99923
	<i>α</i>	<<0,0001		<<0,0001
Мужская грамотность	<i>R</i>	0,99977	0,99923	
	<i>α</i>	<<0,0001	<<0,0001	

Конечно же, корреляции такого уровня не могут быть интерпретированы иначе как исключительно сильные, даже несмотря на то, что здесь мы имеем дело с совершенно очевидной автокорреляционной компонентой.

Таким образом, грамотность взрослого населения оказывается крайне чувствительным и эффективным предиктором общей демографической динамики соответствующих социальных макросистем. Рост общей грамотности на отрезке 0–50% (и в особенности, 5–30%) выступает в качестве достаточно определенного предиктора того, что мы имеем здесь дело с ситуацией, когда мужская грамотность растет значительно быстрее, чем женская грамотность, и при этом негативное воздействие общей грамотности на смертность⁷ здесь не будет в сколько-нибудь достаточной сте-

⁷ Конечно же, в качестве непосредственной причины снижения смертности здесь выступает рост ВВП на душу населения, который, с одной стороны, ведет к улучшению качества питания, уменьшает смертность от недоедания, а с другой стороны, стимулирует рост инвестиций во многие сферы (прежде всего в систему здравоохранения), также вносящие свой вклад в снижение смертности. На первый взгляд, система образования представляет собой всего лишь одну из таких сфер, развитие которой стимулируется ростом ВВП на душу населения. Отметим, однако, что здесь мы имеем дело с действительно динамическим (типа «курица-и-яйцо») отношением, когда ни переменная *x*, ни переменная *y* не могут быть идентифицированы ни как полностью независимые, ни как полностью зависимые. Да, ко-

пени уравновешиваться негативным влиянием женской грамотности на рождаемость. Таким образом, рост общей грамотности на этом участке будет в тенденции сопровождаться увеличением относительных и абсолютных темпов роста населения.

С другой стороны, рост общей грамотности на участке 50–100% (и в особенности на участке 60–100%) является столь же сильным предиктором того, что мы имеем здесь дело с такой ситуацией, когда женская грамотность растет значительно быстрее, чем мужская грамотность, а негативное влияние женской грамотности на рождаемость значительно перевешивает негативное влияние роста общей грамотности на смертность. Таким образом, рост общей грамотности на этом отрезке будет в тенденции сопровождаться вполне систематическим снижением относительных темпов роста населения.

Именно поэтому, несмотря на то, что мужская и женская грамотность оказывают достаточно разное воздействие на демографическую динамику, оказалось возможным избежать включения их в расширенные макромоделли в качестве двух отдельных переменных.

Мы ни в коем случае не намерены утверждать, что рост грамотности – это единственный фактор демографического перехода. Очень важную роль здесь, конечно же, играли и многие другие факторы, такие как развитие систем здравоохранения или социального обеспечения (см., например: Chesnais 1992). Все эти переменные вместе с грамотностью могут рассматриваться как разные параметры одной интегративной переменной, уровня развития человеческого капитала (см., например: Мельянцев 1996, 2003, 2004, Meliantsev 2004). Стоит также отметить и то обстоятельство, что эти переменные связаны с демографической динамикой образом, очень сходным с тем, что выше был описан применительно к грамотности. В начале демографического перехода развитие системы социального обеспечения очень тесно коррелирует с уменьшением смертности, так как динамика обеих переменных в своей основе детерминируется в конечном счете одним и тем же фактором – растущим ВВП на душу населения. Однако на второй фазе демографического перехода развитие системы социального обеспечения оказывает достаточно сильное и независимое отрицательное воздействие на рождаемость через устранение одного из важнейших стимулов к максимизации числа детей в семье.

Влияние развития системы здравоохранения на демографическую динамику демонстрирует еще более тесные параллели с тем, что мы наблюдали для роста грамотности. Отметим прежде всего, что развитие совре-

нечно же, рост ВВП на душу населения стимулирует развитие системы образования. Но и развитие системы образования также самым серьезным образом стимулирует рост ВВП на душу населения (см., например: Мельянцев 1996, 2003, 2004; Meliantsev 2004). Отметим, что это динамическое отношение находит самое прямое выражение в специальной расширенной макромоделли (см. выше примечание 3).

менной системы здравоохранения самым прямым образом связано с развитием современной системы образования (которая, наряду с прочим, готовит медицинские кадры, без которых современная система здравоохранения была бы просто невозможна). Во время первой фазы демографического перехода развитие современной системы здравоохранения выступает в качестве одного из важнейших непосредственных факторов снижения смертности. С другой стороны, когда потребность в снижении рождаемости достигает критического уровня, именно современная медицина разрабатывает все более и более эффективные технологии, практики и средства планирования семьи. Примечательным представляется то обстоятельство, что рост данной потребности наблюдается во многом в результате именно снижения смертности, которая не могла бы достичь критически низких значений без достаточно развитой системы здравоохранения. Таким образом, когда потребность в снижении рождаемости достигает критического значения, те, кто такую потребность имеют, практически по определению находят систему медицинского обеспечения достаточно развитой для того, чтобы быстро и эффективно данную потребность удовлетворить.

Стоит вспомнить, что паттерн воздействия грамотности на демографическую динамику имеет почти идентичную структуру: максимальные значения относительных темпов роста населения не могут быть достигнуты без выхода на определенный (достаточно высокий) уровень экономического развития, который в свою очередь не может быть достигнут без достаточно заметного развития системы образования. Таким образом, тот факт, что система достигла максимальных темпов относительного роста населения, почти по определению подразумевает, что и уровень грамотности достиг таких значений, что отрицательное воздействие женской грамотности на рождаемость выросло до такого уровня, что относительные темпы роста населения начнут уменьшаться. С другой стороны, как уровень развития системы социального обеспечения, так и уровень развития системы здравоохранения демонстрируют очень тесную корреляцию с уровнем грамотности⁸. В результате, если мы знаем, что уровень

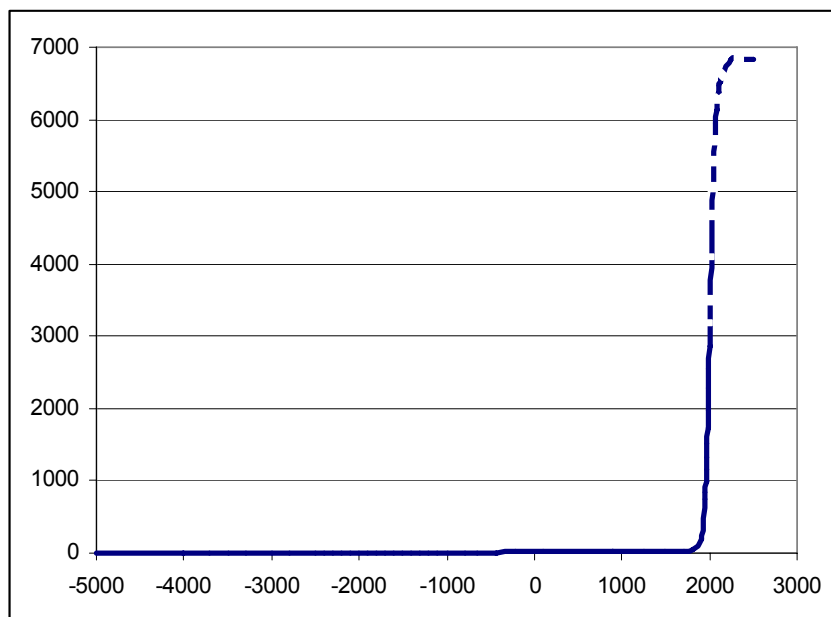
⁸ Например, наш кросс-национальный анализ базы данных *World Development Indicators* (World Bank 2008) на 1975 г. дал следующие показатели корреляции между уровнем грамотности и процентом рождений, принимаемых квалифицированным медицинским персоналом: $R = 0,83$; $\alpha < 0,0001$, сходные результаты были получены и при корреляционном анализе данных за другие годы. С другой стороны, наш анализ данных за 1995 г. показывает, что уровень грамотности менее 30% является максимально сильным ($\gamma = 1,0$) предиктором того, что взносы в фонды социального страхования будут составлять менее 5% текущих доходов (а при уровне грамотности менее 75% они будут составлять менее 15% текущих доходов). А, скажем, число врачей на 1000 человек коррелирует с уровнем грамотности экспоненциально ($R = 0,844$). (В последнем случае данные по грамотности были взяты из базы данных *World95* [SPSS 2008]; данные по другим параметрам были взяты из базы данных *World Development Indicators* [World Bank 2008]).

грамотности в стране А достигает 90%, а в стране Б грамотна лишь четверть взрослого населения, мы можем быть совершенно уверены, что и системы здравоохранения и социального обеспечения в стране А находятся на несравненно более высоком уровне развития, чем в стране Б. Таким образом, уровень грамотности оказывается очень сильным предиктором уровня развития и таких важных факторов уменьшения рождаемости, какими являются системы социального обеспечения и здравоохранения.

Так как и в реальности, и в нашей макромоделе как спад смертности в начале процесса демографического перехода (приведший к демографическому взрыву), так и спад рождаемости на его второй фазе (приведший к радикальному уменьшению относительных [а, в конечном счете, и абсолютных] темпов роста населения) были, в конечном счете, произведены одним фактором (ростом человеческого капитала), оказалось возможным избежать включения в нашу модель смертности и рождаемости в качестве самостоятельных переменных. С другой стороны, грамотность оказалась крайне чутким индикатором уровня развития человеческого капитала, что сделало возможным избежать включения в макромоделю в качестве самостоятельных переменных других параметров этой интегративной переменной (например, разного рода показателей уровня развития систем здравоохранения или социального обеспечения).

Очень похожа на макродинамику мировой грамотности и макродинамика мировой урбанизации. Наибольшее соответствие динамики, генерируемой квадратично-гиперболическим уравнением (2.17), эмпирическим оценкам численности городского населения мира наблюдается для периода до 1965 г. Для этого периода уравнение (2.17) описывает более 99,88% всей макроставариации данного показателя ($R = 0.9994$, $R^2 = 0.9988$, при следующих значениях параметров: $C = 2610000$ [млн чел.], $t_0 = 2010$). Между прочим, приведенное выше значение параметра ($t_0 = 2010$ [г. н.э.]) показывает, что если бы наблюдавшаяся вплоть до середины 60-х гг. прошлого века тенденция роста городского населения мира продолжилась и дальше, то численность городского населения нашей планеты стала бы бесконечной уже в 2010 г. Поэтому неудивительно, что с середины 60-х гг. прошлого века начинается выход развития Мир-Системы по этому параметру из режима с обострением. С 60-х гг. начинается снижение относительных темпов роста городского населения мира, и по прогнозам (см., например: Gruebler 2006) в ближайшие десятилетия начнется снижение и абсолютных темпов прироста городского населения, с последующей стабилизацией численности городского населения мира в XXII в. на уровне порядка семи миллиардов человек (см. Рис. 3.12):

Рис. 3.12. Динамика численности городского населения мира, в млн чел., для городов с населением > 10000 чел (5000 г. до н.э. – 2005 г. н.э.), с прогнозом до 2350 г.



ПРИМЕЧАНИЯ. Источники данных: Modelski 2003; Gruebler 2006; UN Population Division 2006. Кривая на 2006–2350 гг. рассчитана на основании среднего варианта прогноза А. Грюблера по динамике пропорции городского населения и нашего прогноза динамики численности населения мира на этот период.

Общая макродинамика урбанизации Мир-Системы может быть математически описана при помощи следующего дифференциального уравнения:

$$\frac{du}{dt} = aSu (u_{\text{lim}} - u) , \quad (3.2)$$

где u – доля городского населения («индекс урбанизации»), S – «избыточный» продукт, производимый при данном уровне технологического развития Мир-Системы на одного человека, a – константа, а u_{lim} – предельно возможная доля городского населения (которая может быть оценена, как находящаяся в пределах 0,8–0,9, и может рассматриваться в данном контексте как «уровень насыщения»).

При низких значениях u ($< 0,3$) его динамика определяется прежде всего описанным в Главе 2 гиперболическим ростом S , в результате чего и динамика урбанизации оказывается близкой к гиперболической, что в сочетании с гиперболическим ростом населения Мир-Системы (характерным как раз для эпохи, соответствующей низким значениям мировой урбанизации) и ведет к тому, что общая макродинамика численности городского населения мира для этой эпохи хорошо описывается квадратично-гиперболическим уравнением. При более высоких значениях индекса урбанизации начинает сказываться эффект насыщения, и при приближении к уровню насыщения темпы роста мировой урбанизации начинают все более замедляться, что и наблюдается в настоящее время – Мир-Система начинает выходить из режима с обострением и по этому показателю.

* * *

Таким образом, рост целого ряда важнейших показателей развития Мир-Системы (таких как уровень грамотности или урбанизации) перестал быть в последние десятилетия гиперболическим в силу действия элементарного эффекта насыщения. Как уже говорилось, грамотность просто по определению не может превысить 100%, и в силу описанных выше механизмов ее рост начинает все больше замедляться при приближении к этому уровню, неизбежно трансформируясь из гиперболического в логистический.

Необходимо подчеркнуть, что нынешнее падение темпов роста населения коренным образом отличается от спадов и колебаний прошлого. Это не очередное колебание, это фазовый переход на новый, не типичный для всей прежней истории, режим развития. Все предыдущие спады темпов роста численности населения мира происходили на фоне катастрофического падения уровня жизни населения и были вызваны, прежде всего, увеличением смертности вследствие различных катаклизмов: войн, голода, эпидемий – и по мере завершения этих бедствий человечество относительно быстро восстанавливалось и выходило на прежнюю траекторию. В противоположность этому, нынешний спад происходит на фоне экономического подъема и вызван качественно отличными причинами: *резким снижением рождаемости*, происходящим как раз из-за роста уровня жизни основной массы населения Мир-Системы, который, в свою очередь, ведет к росту уровня образованности, обеспеченности медицинским обслуживанием (включая разнообразные методы и средства планирования семьи), социальным страхованием и т. п.

Снижение темпов роста грамотности и урбанизированности также нередко наблюдалось в предшествующие эпохи, но тогда оно было связано с нехваткой экономических ресурсов, а сейчас это наблюдается на фоне высочайших темпов экономического роста и связано с выходом на уровень насыщения.

Таким образом, развитие Мир-Системы было гиперболическим лишь до 60-х – 70-х гг. прошлого века. Гиперболическая тенденция, наблюдавшаяся вплоть до этого времени не могла продолжаться далее сколько-нибудь долго просто по определению. Ведь если бы тенденция роста, наблюдавшаяся вплоть до этого времени, продолжилась бы и дальше, то население Земли должно было бы стать бесконечным уже в 20-е гг. этого века, а мировой ВВП должен был бы уйти в бесконечность еще раньше – в 2005 г. (см. выше *Рис. 2.1*). Естественно, что еще задолго до этого развитие Мир-Системы перестало быть гиперболическим, и она начала свой выход из режима с обострением.

Макропропорции мирового развития

В результате того, что макродинамика развития Мир-Системы подчиняется набору достаточно простых законов, имеющих к тому же исключительно простое математическое выражение, мы наблюдаем, что соотношение между основными параметрами уровня развития Мир-Системы для эпохи гиперболического роста описывается с высокой степенью точности следующей серией аппроксимаций:

$$N \sim S \sim l \sim u, \\ G \sim L \sim U \sim N^2 \sim S^2 \sim l^2 \sim u^2 \sim SN \sim \text{и т.д.},$$

где, напомним, N – это численность населения мира, S – «избыточный» продукт, производимый при данном уровне технологического развития Мир-Системы на одного человека сверх продукта m , минимально необходимого для простого (с нулевой скоростью роста) воспроизводства населения; l – мировая грамотность, пропорция грамотных среди взрослого населения мира, u – мировая урбанизация, часть населения мира, живущая в городах, G – мировой ВВП, L – численность грамотного населения мира, U – численность городского населения мира.

Да, для эпохи гиперболического роста абсолютные темпы роста N (как впрочем и S , l и u)⁹ с высокой степенью точности описываются как kN^2 , но они с такой же точностью могут быть описаны как k_2SN , k_3S^2 или (по всей видимости, с несколько меньшей точностью) как k_4G , k_5L , k_6U , k_7l^2 , k_8u^2 и т.д.

⁹ Впрочем, для u эта точность, по всей видимости, несколько меньше.

Часть II

Гиперболический рост биоразнообразия

Глава 4

Динамика разнообразия морской и континентальной биот фанерозоя соответствует модели гиперболического роста

Математическое моделирование динамики биоразнообразия помогает понять крупномасштабные закономерности и механизмы эволюции биосферы. В данной главе демонстрируется соответствие динамики разнообразия фанерозойской морской биоты (ФМБ) и фанерозойской континентальной биоты (ФКБ) модели гиперболического роста. Как показано в *Части I*, эта модель широко применяется в демографии и макросоциологии для описания долгосрочной динамики народонаселения и многих других показателей уровня развития Мир-Системы (Foerster, Mora, Amiot 1960; Капица 1992, 1999; Kremer 1993; Cohen 1995; Johansen, Sornette, 2001; Коротаев, Малков, Халтурина 2005а, 2005б, 2007; Коротаев, Комарова, Халтурина 2007). Гиперболический рост характерен для сложных нелинейных самоорганизующихся систем, связанных внутренними взаимодействиями. Гиперболический рост биоразнообразия позволяет предположить, что эволюция биоты представляет собой процесс с положительной обратной связью второго порядка. Как мы помним из *Главы 2*, в развитии человечества до самого последнего времени подобная связь реализовалась благодаря научно-техническому и культурному развитию (включая прогрессивные изменения в структуре человеческих сообществ), которое вплоть до 70-х годов прошлого века способствовало рос-

ту населения и в свою очередь стимулировалось этим ростом. В развитии биоты аналогичная связь, по-видимому, реализуется через прогрессивные изменения в структуре сообществ. Модели, использовавшиеся для описания эволюции биоразнообразия ранее (экспоненциальные и логистические), позволяли говорить только о положительной обратной связи первого порядка («больше родителей – больше потомков»), и эволюция биоты в целом неявно уподоблялась размножению амёб в аквариуме. При этом игнорировались внутрисистемные связи, благодаря которым биосфера развивается как целостный объект (Марков 2001) (Рис. 4.1):

Рис. 4.1. Сравнительная характеристика трех классов моделей, используемых для описания динамики биоразнообразия (см. пояснения в тексте)

Модель	Формула	Обратные связи	Взаимодействие таксонов
Экспоненциальная 	$dN/dt = kN$	Положительная 1-го порядка (больше родителей – больше потомков)	Отсутствует
Логистическая 	$dN/dt = kN(N_{max} - N)$	Положительная 1-го порядка + отрицательная (больше таксонов – меньше ниш)	Конкуренция
Гиперболическая 	$dN/dt = kN^2$	Положительная 1-го порядка + положит. 2-го порядка (выше альфа-разнообразие – сообщества стабильнее – ниже темп вымирания – выше разнообразие)	Кооперация

Материал и методика

Использовали данные из следующих сводок:

1. База данных Дж. Сепкоски (<http://strata.geology.wisc.edu/jack/>), содержащая сведения о стратиграфическом распространении родов фанерозойских морских животных. В базе данных используется шкала, делящая фанерозой на 169 интервалов, большинство из которых соответствует подъярусам. В расчетах учитывались роды, датированные с точностью не меньшей, чем до яруса. Таких родов в базе данных 30065.

2. Сводка Сепкоски по стратиграфическому распространению семейств морских животных (Sepkoski 1992a).

3. База данных *The Fossil Record 2* (Benton 1993), содержащая сведения о стратиграфическом распространении семейств ископаемых организмов (как морских, так и континентальных). В этой базе данных используется шкала, делящая фанерозой на 86 интервалов, большинство из которых соответствует ярусам. В расчетах учитывали семейства, появившиеся не ранее кембрия (59 семейств с докембрийскими представителями были исключены в силу проблематичности большинства этих семейств как в таксономическом, так и в стратиграфическом отношении, и трудности их сравнения с фанерозойскими семействами); были исключены также 133 семейства с наименее точными стратиграфическими датировками (в основном это семейства насекомых). Общее число учтенных семейств – 6787. Континентальными считали семейства, не имеющие морских представителей (а только наземных и пресноводных), согласно сведениям, внесенным в базу данных *The Fossil Record 2*. Семейства, имеющие морских представителей, считались морскими. Данные по континентальной биоте рассматривались начиная с силура, так как более ранние данные отрывочны и сомнительны.

Динамика видового разнообразия ФМБ была реконструирована на основе данных по числу надвидовых таксонов при помощи методики, разработанной ранее одним из авторов (Марков 2003). Число видов в каждом интервале геохронологической шкалы вычисляли по формуле $s = g \times (g/f + f/o + o/c + c/p) / 4$, где g , f , o , c , p – число родов, семейств, отрядов, классов и типов соответственно; специальные поправки вносили для временных окрестностей массовых вымираний и великой ордовикской радиации (подробнее см.: Марков 2003).

Использовали абсолютные датировки границ стратиграфических подразделений по Градстейну и др. (Gradstein *et al.* 2004). Ранее нами было показано, что изменения абсолютных датировок, произошедшие за последние 20 лет (для сравнения использовали шкалу из Харланда и др. (Harland *et al.* 1982)), практически не влияют ни на общий вид кривых разнообразия, ни на степень их соответствия математическим моделям (Марков, Кортаев 2007).

Краткий обзор моделей эволюции биоразнообразия

Эволюция биоразнообразия традиционно описывается при помощи ряда простых моделей, заимствованных из теории динамики популяций. Наиболее популярны экспоненциальные и логистические модели и их комбинации (Sepkoski 1991a; Sepkoski, Kendrick 1993; Benton 1999) (Рис. 4.1).

Экспоненциальные («экспансионистские») модели основаны на предположении, что рост числа родов в норме идет в геометрической про-

грессии (скорость роста разнообразия прямо пропорциональна разнообразию):

$$\frac{dN}{dt} = kN . \quad (4.1)$$

В такой модели таксоны уподобляются особям, размножающимся в условиях избытка ресурсов, причем численность «потомства» прямо пропорциональна числу «родителей». В роли «ресурсов» выступают свободные экологические ниши. Главным фактором, сдерживающим рост разнообразия, представляется способность организмов осваивать новое экологическое пространство (Cailleux 1950; Benton 1995). Экспоненциальный рост характеризует развитие системы с положительной обратной связью первого порядка, которая в данном случае заключается в том, что каждый таксон является потенциальным предком новых таксонов – потомков. Рост числа родителей ведет к росту числа потомков, что в свою очередь увеличивает число потенциальных родителей в следующем «поколении».

Логистические, или «равновесные» модели основаны на идее о том, что разнообразие не может расти до бесконечности, а должно асимптотически стремиться к некому пределу. В простейшем варианте предполагается, что при очень низком уровне разнообразия скорость роста постоянна, а по мере приближения к максимуму она снижается и выходит на плато (Benton 1999):

$$\frac{dN}{dt} = k(N_{\max} - N) . \quad (4.2)$$

В более сложном варианте предполагается, что при низком уровне разнообразия рост идет экспоненциально; по мере приближения к максимуму рост замедляется так же, как в предыдущем случае:

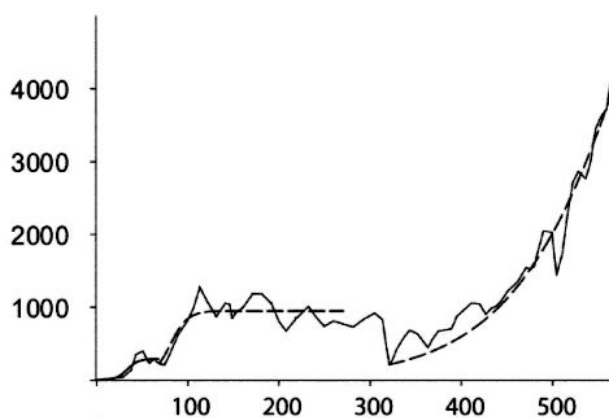
$$\frac{dN}{dt} = k(N_{\max} - N)N . \quad (4.3)$$

Такая модель дает сигмоидальную траекторию роста разнообразия и представляет собой, фактически, совмещение двух предыдущих моделей. Логистический рост характеризует развитие системы с отрицательной обратной связью: с ростом разнообразия сокращается объем доступного экологического пространства (свободных ниш), что ведет к замедлению роста. Таксоны, как и в экспоненциальной модели, уподобляются размножающимся особям с той разницей, что их численность регулируется количеством «ресурсов» (ниш) (Марков, Наймарк 1998; Carr, Kitchell 1980; Sepkoski 1991a, 1992b).

По мнению Бентона (Benton 1999), вопрос о предпочтении экспоненциальной или логистической модели затрагивает основу нашего понимания эволюции: эволюционирует ли вид, будучи зажатым в тесные рамки

межвидовых взаимодействий (точка зрения «равновесия»), или же эволюция тормозится только способностью видов осваивать новое экологическое пространство (точка зрения «экспансионизма»). Дискуссия сосредоточилась на обсуждении плюсов и минусов экспоненциальных и логистических моделей, при этом другие типы моделей (в том числе гиперболическая) остались вне сферы внимания дискутирующих сторон (Benton, 1995; Courtillot, Gaudemer 1996; Miller 1998; Lane, Benton 2003). При этом был получен ряд интересных результатов, среди которых следует упомянуть рост корреляции кривой разнообразия с экспоненциальной моделью при снижении таксономического уровня (в ряду отряды – семейства – роды – виды) и с логистической моделью – при его повышении (Lane, Benton 2003). В ряде работ фанерозой подразделяется на отрезки, для каждого из которых подбирают подходящие параметры либо экспоненциальной, либо логистической модели (Benton 1999; Miller 1998; Sepkoski 1991a, 1991b, 1992b). Ясно, что при достаточно большом числе таких отрезков можно получить практически любую картину динамики разнообразия, в том числе и ту, которая реально наблюдается в летописи (Рис. 4.2):

Рис. 4.2. Пример описания динамики родового разнообразия фанерозойской морской биоты при помощи трех последовательных логистических кривых



Примечание. По горизонтальной оси: время в млн лет от начала фанерозоя, по вертикальной оси: число родов (Lane, Benton 2003).

Стохастические модели. Вышеописанные типы моделей основаны на допущении о прямой связи между темпом появления и (или) вымирания

таксонов и их числом. В динамике популяций существование таких связей не вызывает сомнений (положительная связь «больше родителей – больше потомков» и отрицательная «выше численность – меньше ресурсов»), однако в динамике биоразнообразия это не столь очевидно. Так, не удастся обнаружить четкой корреляции между числом родов, перешедших в данный подъярус из предыдущего, и числом родов, появившихся в течение данного подъяруса (слабая корреляция, соответствующая исходным посылкам экспоненциальных и логистических моделей, была выявлена только для отдельных отрезков фанерозоя) (Марков 2002). Высказывалось мнение, что множественность причин вымирания может приводить к тому, что процесс становится близок к стохастичному (Raup *et al.*, 1973). Эти соображения легли в основу немногочисленных моделей, которые можно назвать «стохастическими» (Hoffman 1989; Sepkoski 1994). В этих моделях некоторые базовые процессы полагаются случайными или стохастически постоянными. Так, в модели, предложенной одним из авторов данной монографии (Марков 2001), абсолютная скорость появления новых родов полагалась стохастически постоянной (что соответствует эмпирическим данным), а скорость вымирания не задавалась вовсе; вместо нее задавалось количественное распределение величины устойчивости (приспособляемости) вновь появляющихся родов, с преобладанием неустойчивых. Рост родового разнообразия в этой модели осуществлялся за счет накопления в биоте долгоживущих, устойчивых родов. Недавно было показано, что для большей части фанерозоя имеющиеся данные не позволяют отвергнуть нуль-гипотезу о случайном характере динамики таких показателей, как уровень разнообразия, скорость появления и скорость вымирания (Cognette, Lieberman 2004).

Колебательные модели (периодические). Вопрос о наличии в динамике разнообразия биоты периодической составляющей обсуждался неоднократно. Активнейшая дискуссия развернулась вокруг сообщения Раупа и Сепкоски об обнаруженной ими периодичности крупных вымираний морской фауны со средним интервалом около 26 млн лет на протяжении последних 250 млн лет (Raup, Sepkoski 1984). Эта закономерность связывалась, в частности, с космическими причинами (Davis *et al.* 1984; Rampino *et al.* 1997). Высказывались идеи о возможности детерминированных автоколебаний (затухающих, периодических или квазистохастических) в развитии биоты, которые могут быть обусловлены временными задержками в контурах обратной связи (Алексеев и др. 2001). В частности, показано, что изменения скорости появления новых таксонов происходят в целом медленнее, чем изменения скорости вымирания, что выражается в задержке компенсаторного роста темпов появления после массовых вымираний (Kirchner 2002). Рассматривались гипотетические механизмы снижения разнообразия сообщества или биоты, слабо зависящие или вовсе не зависящие от внешних истребляющих воздействий, т.е. обу-

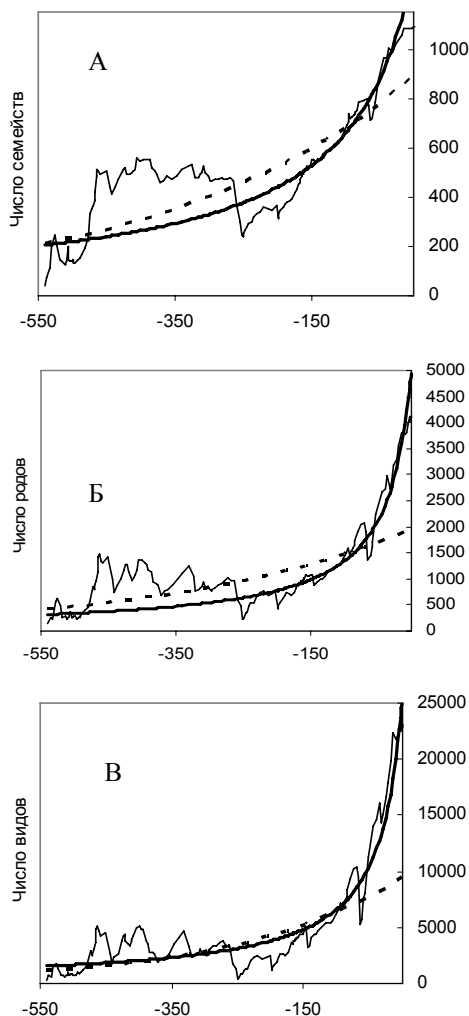
словленные внутренними, биотическими причинами (например, гиперспециализацией или опережающей специализацией хищников по сравнению с жертвами) (Алексеев и др. 2001; Каландадзе, Раутиан 1993; Марков, Наймарк 1998; Раутиан, Сенников 2001). Реальность 26-миллионной периодичности вымираний некоторыми авторами оспаривалась (Patterson, Smith 1987), однако недавно на основе тех же данных (которые используются и в настоящей работе) была выявлена четкая периодичность колебаний родового разнообразия ФМБ, теперь уже с периодом 62 ± 3 млн лет, и не только в мезокайнозое, а почти на всем протяжении фанерозоя (Rohde, Muller 2005). Пять крупнейших вымираний, отмеченных Раупом и Сепкоски, совпадают с минимумами обоих циклов (26- и 62-миллионного); в действительности период первого цикла соответствует половине периода второго, а несоответствие цифр ($26 \cdot 2 \neq 62$) в основном объясняется произошедшими за последние 20 лет изменениями абсолютных датировок стратиграфических рубежей. Наличие периодической составляющей в динамике разнообразия ФМБ не противоречит наличию в ней также и генерального тренда (например, экспоненциального или гиперболического); наблюдаемая динамика может являться результатом их взаимного наложения (Rohde, Muller 2005).

Модель гиперболического роста в приложении к биоразнообразию

Динамика разнообразия ФМБ. На уровне семейств, родов и видов динамика разнообразия ФМБ коррелирует с гиперболической моделью лучше, чем с экспоненциальной (Рис. 4.3). Рассматривать всю фанерозойскую диверсификацию как единый экспоненциальный тренд предлагал Бентон (Benton 1995). Однако простая гиперболическая модель описывает макродинамику числа семейств, родов и видов значительно лучше, чем экспоненциальная (Марков, Коротаев 2007; Markov, Korotayev 2007). Так, на уровне родов последняя объясняет лишь 46% всей макроразнообразия, тогда как для гиперболической модели этот показатель вырастает до 85%. Существенно, что для получения приемлемых коэффициентов корреляции с экспоненциальными и логистическими моделями фанерозой приходилось резать на куски, подбирая для каждого свои параметры (Courtilot, Gaudemer 1996; Benton 1999; Miller 1998; Sepkoski 1991a, 1991b, 1992b), тогда как в случае с гиперболической моделью этого не требуется: вся фанерозойская история укладывается в единый гиперболический тренд. Ранее было показано, что по мере снижения таксономического ранга (в ряду отряды – семейства – роды) рост разнообразия ФМБ становится все менее похож на логистический и все более – на экспоненциальный (Lane, Benton 2003). Это наблюдение следует дополнить тем, что по мере снижения ранга (в ряду семейства – роды – виды) значительно возрастает

сходство графиков с гиперболической моделью, причем сходство их с экспонентой во всех трех случаях значительно ниже. Корреляция (R^2) с гиперболической моделью для семейств – 0,77, родов – 0,85, видов – 0,91; с экспоненциальной для семейств – 0,56, родов – 0,46, видов – 0,51.

Рис. 4.3. Соответствие динамики разнообразия фанерозойской морской биоты (ФМБ) модели гиперболического роста



Примечание. По горизонтальной оси – время, млн лет. А – число семейств (по: Sepkoski 1992a), Б – родов (по базе данных Сепкоски), В – видов (использована усредненная оценка)

по: Марков 2003). Тонкая линия – число таксонов, толстая – гиперболический тренд, пунктир – экспоненциальный тренд. Параметры моделей: семейства, экспонента: $N_t = 888 \times e^{0,0026t}$, $R^2 = 0,56$, гипербола: $N_t = 131660/(100 - t)$, $R^2 = 0,77$; роды, экспонента: $N_t = 2029 \times e^{0,003t}$, $R^2 = 0,46$, гипербола: $N_t = 183320/(37 - t)$, $R^2 = 0,85$; виды, экспонента: $N_t = 9443 \times e^{0,004t}$, $R^2 = 0,51$; гипербола: $N_t = 892874/(35 - t)$, $R^2 = 0,91$.

Динамика разнообразия ФКБ. Динамика числа семейств ФКБ очень хорошо описывается экспоненциальной моделью (Рис. 4.4А, $R^2 = 0,87$), однако простая гиперболическая модель описывает ее еще лучше (Рис. 4.4Б, кривая 2, $R^2 = 0,95$). Введение в гиперболическую модель дополнительной константы позволяет повысить корреляцию (Рис. 4.4Б, кривая 3, $R^2 = 0,97$). Причины заметного расхождения модельных и наблюдаемых значений в левой части графика рассматриваются ниже.

Число таксонов такого высокого ранга, как семейство, является довольно грубой оценкой биоразнообразия.

По аналогии с результатами, полученными по ФМБ, можно ожидать, что анализ динамики числа континентальных родов мог бы оказаться более показательным.

К сожалению, полные сводки по стратиграфическому распространению родов континентальных организмов на сегодняшний день отсутствуют.

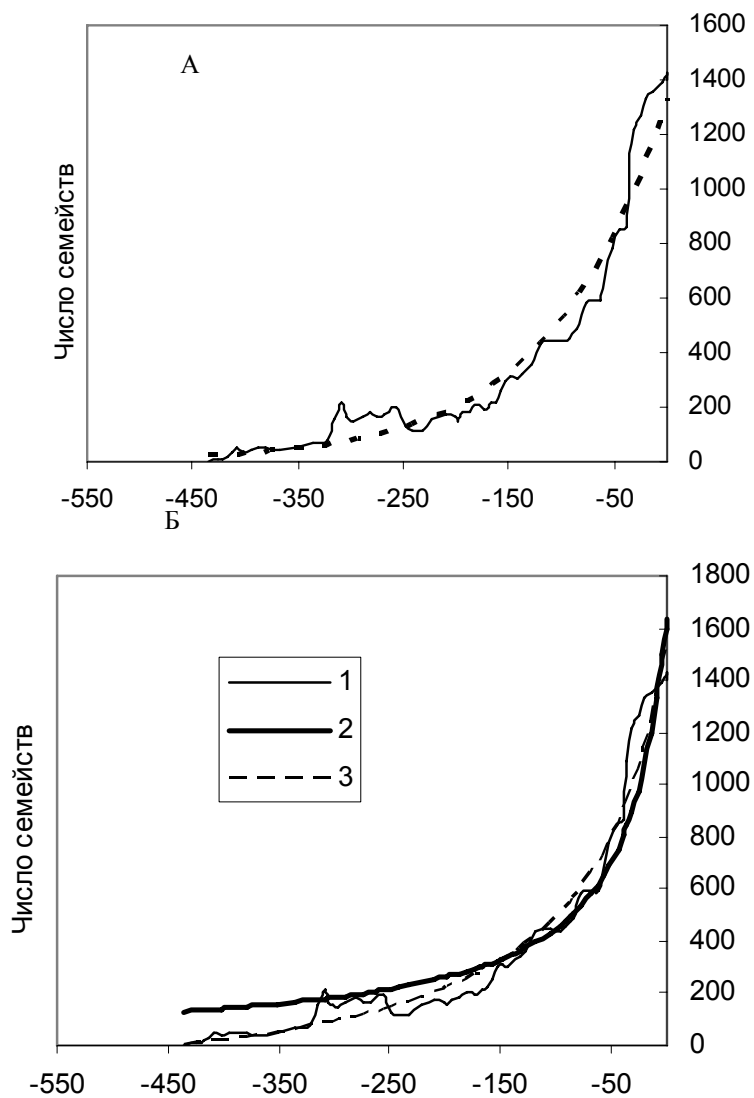
Отчасти этот недостаток можно восполнить, реконструировав гипотетическую динамику числа родов на основе числа семейств.

Мы попытались это сделать, исходя из предположения, что общие количественные закономерности, прослеживающиеся в соотношении числа таксонов разного ранга в ФМБ, справедливы также и для ФКБ.

В ФМБ число родов, существовавших в данном подъярусе, связано с числом существовавших в это же время семейств нелинейной зависимостью (Рис. 4.5А), которая с большой точностью ($R^2=0,99$) описывается уравнением $f = 0,000004g^3 - 0,003g^2 + 2,9626g$, где f – число семейств, g – число родов. Если рассчитать при помощи этой формулы динамику числа родов в ФМБ на основании данных по числу семейств, результат получается весьма близок к фактическим данным по родовому разнообразию (Рис. 4.5Б).

Вычисленный на основе f график g (Рис. 4.5Б, кривая 2) почти полностью совпадает с реальным (Рис. 4.5Б, кривая 1).

Отличия сводятся к сглаживанию наиболее резких максимумов и минимумов, что не имеет практически никакого значения для подбора математических функций (экспоненциальной или гиперболической), описывающих генеральный тренд фанерозойской динамики биоразнообразия.

Рис. 4.4. Соответствие динамики разнообразия ФКБ модели гиперболического роста

Примечания. По горизонтальной оси – время, млн лет. А – число семейств; пунктирная линия – экспоненциальный тренд ($N_t = 1334 \times e^{0,0094t}$, $R^2 = 0,87$); Б – число семейств (1), гиперболический тренд без константы (2; $N_t = 62089/(38 - t)$, $R^2 = 0,95$); гиперболический тренд с константой (3; $N_t = 124993/(70 - t)$, $R^2 = 0,97$).

Рис. 4.5. А – зависимость числа родов от числа семейств в фанерозойской морской биоте (каждая точка соответствует одному из подъярусов фанерозоя, линия тренда сгенерирована уравнением $f = 0,000004g^3 - 0,003g^2 + 2,9626g$, где f – число семейств, g – число родов; $R^2 = 0,99$); Б – апробация метода реконструкции числа родов по данным о числе семейств: 1 – реальное число родов ФМБ, 2 – вычисленное на основе последней формулы

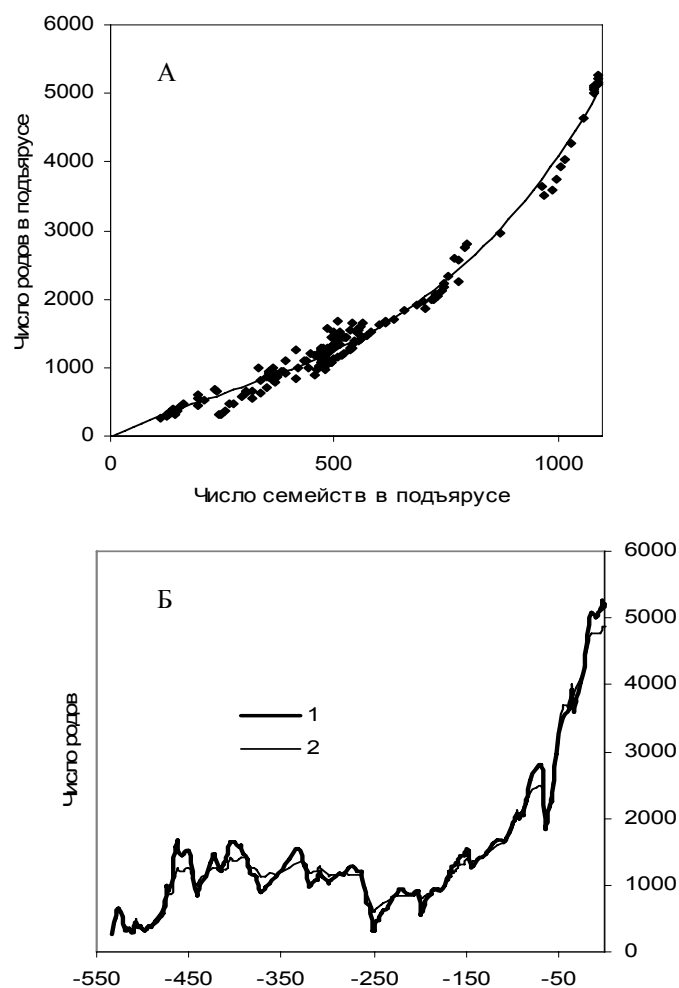
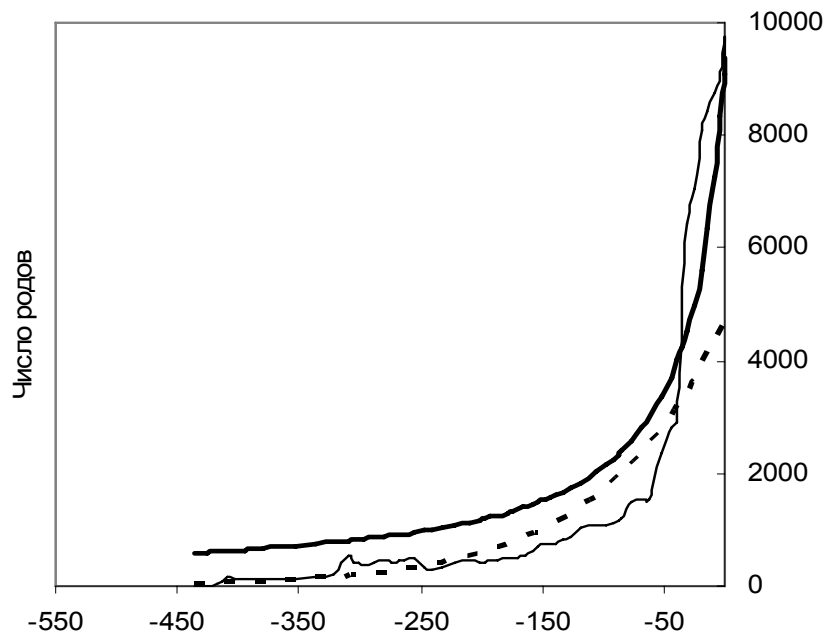


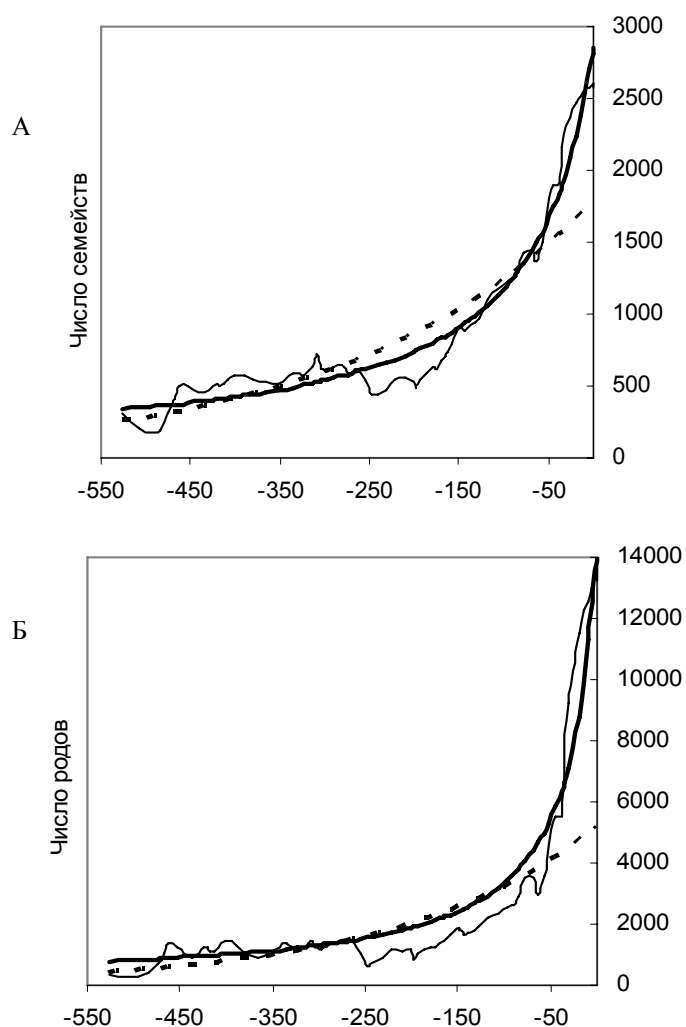
Рис. 4.6. Реконструированная динамика родового разнообразия ФКБ

Примечание. Тонкая линия — число таксонов, толстая — гиперболический тренд, пунктир — экспоненциальный тренд; параметры моделей: экспонента: $N_t = 4781 \times e^{0,0104t}$, $R^2 = 0,86$; гипербола: $N_t = 272095/(29 - t)$, $R^2 = 0,94$.

Допустим, что в ФКБ закон соотношения f и g был таким же, как в ФМБ. Реконструированная на основе этого допущения динамика числа родов в ФКБ (Рис. 4.6) описывается гиперболической моделью заметно лучше, чем экспоненциальной (для гиперболической модели $R^2 = 0,94$, для экспоненциальной $R^2 = 0,86$).

Совокупная динамика разнообразия всей фанерозойской биоты (морской и континентальной) на уровне семейств соответствует гиперболической модели намного лучше ($R^2=0,96$), чем экспоненциальной ($R^2 = 0,80$) (Рис. 4.7А). Если сложить данные по динамике родового разнообразия ФМБ (Рис. 4.3Б) с реконструированной динамикой родового разнообразия ФКБ (Рис. 4.6), получим приблизительную оценку динамики общего родового разнообразия биоты (Рис. 4.7Б). Данный график тоже намного лучше коррелирует с гиперолой ($R^2 = 0,95$), чем с экспонентой ($R^2 = 0,67$):

Рис. 4.7. Соответствие суммарной динамики разнообразия фанерозойской биоты (морской и континентальной) модели гиперболического роста



Примечание. По горизонтальной оси – время в млн лет. Тонкая линия – число таксонов, толстая – гиперболический тренд, пунктир – экспоненциальный тренд. А – число семейств по данным *The Fossil Record 2*, параметры моделей: экспонента: $N_t = 1783 \times e^{0,0037t}$, $R^2 = 0,80$; гипербола: $N_t = 199551/(70 - t)$, $R^2 = 0,96$; Б – число родов (морских – как на *Рис. 4.3Б*, континентальных – как на *Рис. 4.6*), параметры моделей: экспонента: $N_t = 5187,6 \times e^{0,0047t}$, $R^2 = 0,67$; гипербола: $N_t = 434635/(30 - t)$, $R^2 = 0,95$.

Нелинейные положительные обратные связи второго порядка в эволюции биоразнообразия

Соответствие динамики разнообразия фанерозойской биоты модели гиперболического роста позволяет предположить существование в эволюции биоразнообразия положительной обратной связи второго порядка. Чтобы ответить на вопрос о возможной природе этой связи, целесообразно обратиться к данным, изложенным в первой части книги. Как говорилось выше в *Главе 1*, тот факт, что численность населения Земли в 1–1958 гг. н.э. росла гиперболически, был открыт еще Х. фон Ферстером и его коллегами (von Foerster, Mora, Amiot 1960). В дальнейшем было показано, что гиперболический рост населения мира прослеживается и в течение многих тысяч лет до н.э. (Капица 1992, 1999; Kremer 1993). Был предложен целый ряд математических моделей, объясняющих гиперболический рост населения Земли как результат нелинейной положительной связи второго порядка между демографическим и технологическим ростом (Kremer 1993; Cohen 1995; Подлазов 2002; Podlazov 2004; Tsirel 2004; Коротчаев, Малков, Халтурина 2005а, 2005б, 2007; Коротчаев, Комарова, Халтурина 2007 и др.).

Исследования макродинамики развития Мир-Системы показали, что нелинейная положительная обратная связь между технологическим и демографическим развитием вплоть до 70-х годов XX в. вела к гиперболическому росту населения, грамотности и урбанизации, а также к квадратично-гиперболическому росту мирового ВВП, численности грамотного и городского населения, размеров самого крупного поселения, общего уровня социокультурной сложности социальной Мир-Системы (см. выше *Главу 2*). Таким образом, нелинейная положительная обратная связь второго порядка между технологическим и демографическим развитием вела в долгосрочной перспективе к гиперболическому росту основных показателей развития Мир-Системы. При этом, как мы могли видеть, эта положительная обратная связь вполне уверенно поддается математическому описанию.

Какова же природа положительных обратных связей в эволюции биоразнообразия?

Положительная обратная связь первого порядка в динамике популяций (и народонаселения) – это простейший принцип «больше родителей – больше потомков». Подобная связь может работать и в ходе биологической диверсификации, поскольку каждый таксон может стать предком других таксонов, и чем выше разнообразие, тем больше потенциальных предков. Именно такая связь и предполагается в тех работах, где для описания развития биоты используются экспоненциальные модели. Вместе с тем необходимо учитывать существенные различия между размножением

особей и диверсификацией таксонов. Если у первых размножение составляет основную цель жизнедеятельности и естественный отбор способствует выработке специальных адаптаций для наиболее эффективного решения этой задачи, то для таксонов это не так очевидно. Однако после каждого массового вымирания огромное преимущество получают те из выживших таксонов, которые способны быстро дивергировать, занимая освободившиеся ниши. Это должно было приводить к накоплению в биоте форм жизни с повышенной предрасположенностью к адаптивной диверсификации (например, животные со сложным репродуктивным поведением, эффективными и гибкими алгоритмами выбора брачных партнеров и т.д.). В целом, по-видимому, связь по принципу «больше родителей – больше потомков» можно рассматривать в качестве приемлемого кандидата на роль «положительной обратной связи первого порядка» в эволюции биоразнообразия.

Какой же механизм в развитии биоты может играть роль нелинейной положительной обратной связи второго порядка? В развитии человечества, как говорилось в *Главе 2*, эту роль выполняет связь между социально-технологическим и демографическим развитием.

Увеличение продолжительности существования (ПС) таксонов – основная причина роста биоразнообразия

Рост родового разнообразия ФМБ шел в основном за счет увеличения средней ПС родов и постепенного накопления в биоте долгоживущих устойчивых родов (Марков 2001, 2002). Средняя ПС семейств тоже неуклонно росла в течение фанерозоя как в ФМБ, так и в ФКБ (*Рис. 4.8*).

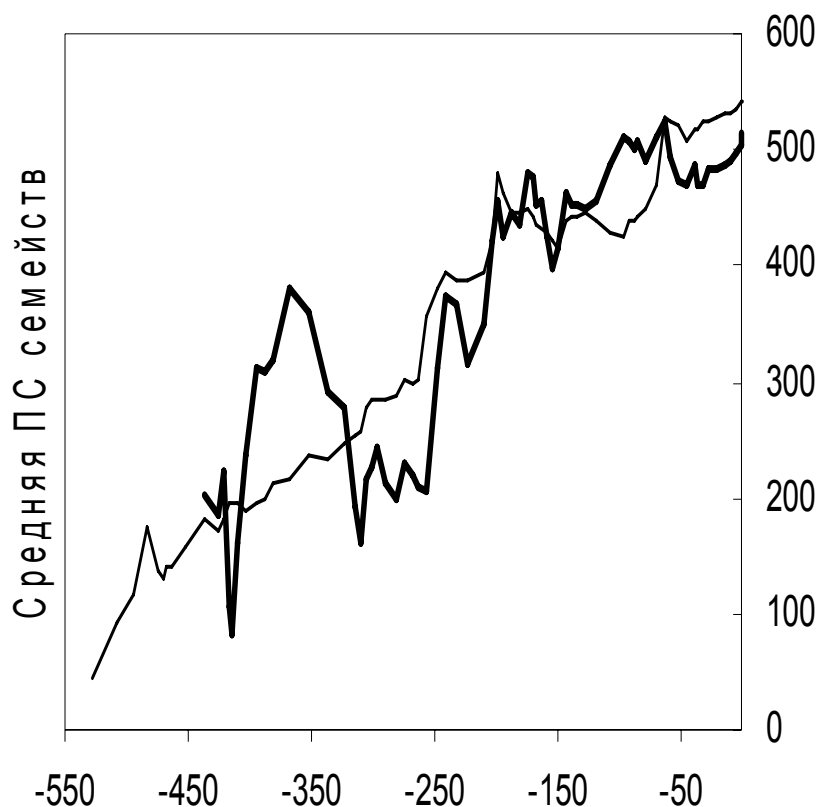
Эта закономерность проявляется в общем снижении удельной скорости вымирания родов в течение фанерозоя. Рост ПС вновь появляющихся морских родов имел ступенчатый характер: самые короткоживущие роды появлялись в кембрии, более долгоживущие – в ордовике – перми, еще более долгоживущие – в мезозое; в кайнозое появлялись наиболее устойчивые роды (Марков 2001, 2002).

Таким образом, следует обсудить возможные причины роста устойчивости родов, проявляющегося в снижении их «смертности», в первую очередь те из них, которые связаны с ростом биоразнообразия. Вопрос можно сформулировать так: может ли рост биоразнообразия приводить к росту устойчивости родов, и если да, то почему?

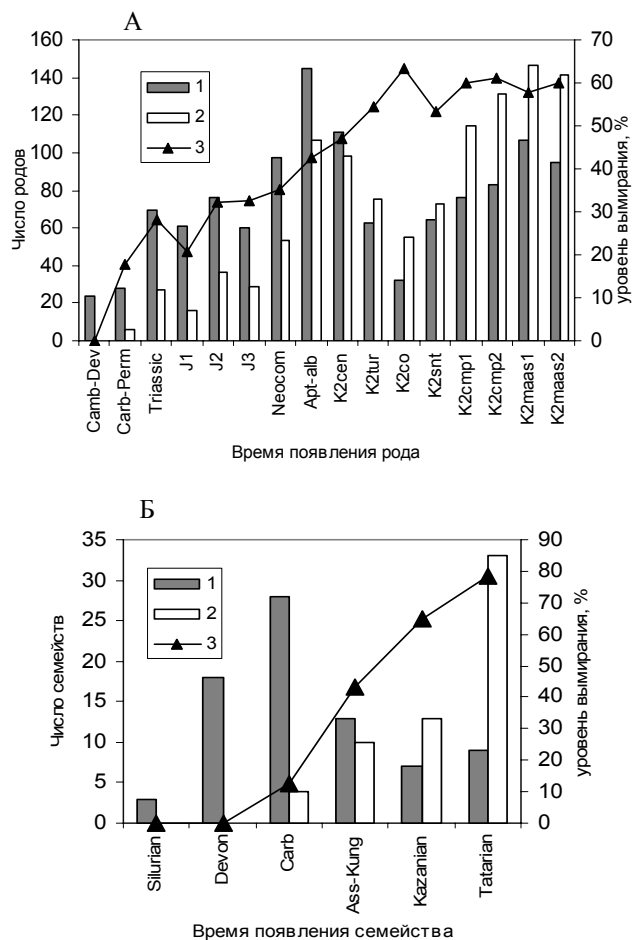
Увеличение числа таксонов в фанерозое сопровождалось увеличением числа подчиненных таксонов (например, родов в составе семейств, и, по-видимому, видов в составе родов). Это, несомненно, могло способствовать снижению вероятности вымирания родов и семейств (поскольку в случае независимого вымирания видов вероятность вымирания рода свя-

зана обратной зависимостью с числом видов в роде) (Алексеев и др. 2001; Марков 2003; Flessa, Jablonski 1985). Неясной остается, однако, причина роста среднего числа родов в семействе и видов в роде.

Рис. 4.8. Средняя продолжительность существования (ПС) семейств



Примечания. Источник данных – *The Fossil Record 2*. По вертикальной оси – средняя ПС семейств, существовавших в данном ярусе. По горизонтальной оси – время в млн лет. Тонкая линия – морская биота, толстая – континентальная биота. Для невымерших семейств вместо реальной ПС использовалась ожидаемая (*life expectancy*), рассчитанная на основе известных темпов вымирания в кайнозое, исходя из допущения, что такие же темпы вымирания сохранятся и впредь (подробнее о методике вычисления ПС см.: Марков 2002).

Рис. 4.9. Накопление долгоживущих семейств и родов в фанерозойской биоте

Примечания. А – избирательность вымирания родов морских организмов на рубеже мезозоя и кайнозоя в зависимости от возраста родов (ФМБ, по базе данных Сепкоски). Учтены роды, дожившие до рубежа и либо вымершие на нем, либо перешедшие в кайнозой. По горизонтальной оси – время появления родов. 1 – число родов данной когорты, перешедших в кайнозой, 2 – число родов данной когорты, вымерших на рубеже мезозоя и кайнозоя, 3 – уровень вымирания в когорте, % (Марков 2000). Б – то же для семейств континентальных организмов на рубеже палеозоя и мезозоя (ФКБ, по *The Fossil Record 2*). 1 – число семейств данной когорты, перешедших в мезозой, 2 – число семейств данной когорты, вымерших на рубеже или в самом начале триаса (в татарском или скифском веке), 3 – уровень вымирания в когорте, %.

Усложнение морских сообществ (рост альфа-разнообразия)

Ступенчатый характер роста устойчивости новых родов позволяет предполагать, что изменения факторов, влияющих на эту величину, тоже происходили неравномерно. Именно так, поэтапно, менялась в течение фанерозоя структура морских сообществ. Очевидно, эта структура обладает высокой устойчивостью и, раз сложившись, сохраняется в течение длительного времени. Для того чтобы сложилась новая структура, старая должна быть разрушена (Марков 2001; Bambach *et al.* 2002). Большинство авторов признается, что в течение фанерозоя произошло четыре крупных перестройки, связанных с формированием новой структуры сообществ:

- 1) раннекембрийская радиация (с которой начинается история ФМБ),
- 2) ордовикская радиация,
- 3) вымирание на рубеже перми и триаса,
- 4) вымирание на рубеже мела и палеогена.

Применение разных подходов позволило разным авторам выделить в качестве ключевых переломных рубежей фанерозоя либо все четыре перечисленных рубежа, либо только некоторые из них, причем в разных случаях – разные, так что в целом все четыре рубежа хорошо подтверждаются (Марков 2000, 2001; Bambach 1977; Bambach *et al.* 2002; Sepkoski 1988, 1992*b*; Sepkoski *et al.* 1981; Van Valen 1984). Примечательно, что в начале фанерозоя перестройки происходили в результате крупных эволюционных прорывов, связанных с освоением обширных новых адаптивных зон, тогда как в последующие эпохи для таких перестроек уже требовались драматические события, связанные с великими вымираниями. После каждого кризиса морские сообщества становились более сложными, совершенными и разнообразными. Сложность сообщества, более четкая структура ниш, более определенные и устойчивые межвидовые взаимодействия могли способствовать продлению жизни отдельно взятых таксонов и морфотипов (см. ниже).

Поэтапное усложнение структуры морских сообществ в течение фанерозоя подтверждается фактическими данными. Бамбах (Bambach 1977) проанализировал видовые списки 386 хорошо изученных фанерозойских бентосных сообществ и обнаружил, что альфа-разнообразие (среднее число видов в сообществе) в венде и раннем палеозое было невысоким и мало менялось со временем, несмотря на резкие изменения таксономического состава биоты. Вторая «ступень» соответствует длительному интервалу от среднего палеозоя до мела; в течение этого интервала альфа-разнообразие было примерно в 1,5 раза выше, чем в кембрии, и почти не менялось со временем. Последний крупный «скачок» произошел в палеогене, когда альфа-разнообразие выросло вдвое и стабилизировалось на

этом новом уровне. Позднее Сепкоски (Sepkoski 1988) повторил это исследование для палеозоя на более обширном материале и показал, что скачкообразный рост альфа-разнообразия произошел не в конце ордовика, как предполагал Бамбах, а на рубеже кембрия и ордовика. В это же время произошел и скачкообразный рост бета-разнообразия (разнообразия сообществ).

С появлением больших баз данных по палеонтологическим коллекциям появилась возможность проверить, не является ли рост альфа-разнообразия артефактом, обусловленным различиями в степени сохранности и изученности отложений разного возраста. Пауэлл и Ковалевски вычислили альфа-разнообразие для 64 раннепалеозойских (кембрий – силур) и 37 среднекайнозойских (эоцен – миоцен) морских сообществ и подтвердили результаты Бамбаха (Bambach 1977), обнаружив рост альфа-разнообразия в кайнозое по сравнению с ранним палеозоем в 2,5 раза (Powell, Kowalewski 2002). Было показано, что родовое альфа-разнообразие прямо пропорционально видовому и что наблюдаемое альфа-разнообразие является функцией: 1) величины выборки и 2) равномерности распределения видовых (или родовых) обилий в ископаемом комплексе (палеосообществе). Поскольку равномерность значительно выше в кайнозойских комплексах по сравнению с палеозойскими (см. ниже), по мере уменьшения размера выборки наблюдаемое альфа-разнообразие палеозойских сообществ будет убывать быстрее. По мнению Пауэлла и Ковалевски, наблюдаемое увеличение альфа-разнообразия в фанерозое может быть следствием роста равномерности распределения родовых обилий. В той же работе указаны иные возможные искажения наблюдаемой величины альфа-разнообразия: избирательное растворение арагонитовых раковин в древних отложениях; литифицированность палеозойских осадков (из-за этого фоссилии, особенно мелкие, труднее извлекать из палеозойских пород, чем из кайнозойских); перемещение наиболее изученных в палеонтологическом отношении районов из экваториальных в умеренные широты. Первые два фактора должны приводить к завышению наблюдаемого роста, последний – к его занижению.

Количественная оценка величины возможных ошибок при сравнении палеозойского и кайнозойского альфа-разнообразия проведена недавно Бушем и Бамбахом (Bush, Bambach 2004). Сравнивали морские сообщества среднего палеозоя (поздний ордовик – поздний девон) и позднего кайнозоя (миоцен – плейстоцен). При выборке 100 экз. из каждого сообщества родовое альфа-разнообразие составило 9,52 для среднего палеозоя и 19,00 для позднего кайнозоя; при выборке 400 экз. – соответственно 15,11 и 23,59. Показано, что: 1) избирательное растворение арагонитовых раковин могло привести к потере до 29% разнообразия палеозойских сообществ; 2) чтобы компенсировать эффект континентального дрейфа, переместившего наиболее изученные районы от экватора в умеренные ши-

роты, разнообразие кайнозойских сообществ нужно как минимум удвоить; 3) поскольку среди изученных кайнозойских сообществ преобладают прибрежные, для которых характерно пониженное по сравнению с открытоморскими сообществами разнообразие, наблюдаемое кайнозойское альфа-разнообразие для сравнимости с палеозойским следует увеличить примерно на 9%. С учетом всех этих погрешностей авторы пришли к выводу, что в действительности альфа-разнообразие выросло в позднем кайнозое по сравнению со средним палеозоем даже не в 2,5 раза, как считалось ранее, а в 3,0 – 3,7 раза (Bush, Vambach 2004).

Усложнение морских сообществ (рост равномерности распределения видовых обилий)

Важнейшим критерием уровня развития сообщества наряду с альфа-разнообразием является количественное распределение видовых (или родовых) обилий. Для примитивных, пионерных или угнетенных (слабо адаптированных к данным условиям) сообществ характерна резкая неравномерность этого распределения: небольшое число массовых видов резко доминирует над всеми остальными; доминирующие виды весьма многочисленны, подчиненные – редки. Для высокоразвитых, климаксных, процветающих сообществ (они же и наиболее устойчивые) характерно более равномерное распределение видовых (родовых) обилий: доминирующие виды не столь массовы, редкие – не столь редки (Magurran 1988).

Одним из важнейших достижений последних лет в эволюционной палеоэкологии является обнаружение факта роста равномерности распределения родовых обилий в морских палеосообществах в течение фанерозоя. Показано, что в раннепалеозойских сообществах в среднем 2,4 доминирующих рода представляют 75% особей, тогда как в среднекайнозойских сообществах число наиболее массовых родов, представляющих 75% особей, составляет в среднем 5,7 (Powell, Kowalewski 2002). Этот результат подтвержден в ходе сравнения среднепалеозойских сообществ с позднекайнозойскими (Bush, Vambach 2004). Детальные данные по отдельным интервалам фанерозоя, к сожалению, пока отсутствуют.

Наиболее привлекательной представляется гипотеза о том, что наблюдаемая картина не является артефактом и отражает реальный рост равномерности распределения родовых обилий в фанерозойских сообществах. В таком случае этот рост подтверждает тезис о прогрессивном развитии и усложнении морских сообществ в течение фанерозоя. Такой результат является ожидаемым, поскольку в ходе эволюции, по-видимому, происходил значительный рост объема используемого экологического пространства (*habitat utilization*), биомассы и интенсивности трофического круговорота (*rate of trophic flow*) (Powell, Kowalewski 2002; Vermeij 1995; Vambach 1999). Высказано мнение, что рост альфа-разнообразия и увеличение равномерности

сти родовых обилий имеют общую причину – расширение используемого экологического пространства (Bush, Vambach 2004). Вместе с тем наблюдаемый рост равномерности может отчасти оказаться и артефактом. В качестве возможных причин указывались: 1) высокая литифицированность палеозойских пород и 2) предполагаемый некоторыми авторами рост *time-averaging* – средней длительности временного интервала, в течение которого образовывались ископаемые комплексы, трактуемые ныне как палеосообщества (Kowalewski 1996; Powell, Kowalewski 2002).

Связь сложности сообществ с устойчивостью («смертностью») таксонов

По мере усложнения сообщества происходит не только рост его таксономического разнообразия. Усложнение структуры ниш, более четкое разделение функций между видами (что отражается в том числе и в росте равномерности количественного распределения видовых обилий) ведут к развитию компенсаторных механизмов, построенных по принципу отрицательной обратной связи. При снижении численности какого-то компонента сообщества появляется множество факторов, стремящихся вновь повысить его численность (например, улучшается кормовая база данного вида, становится меньше хищников и паразитов). Наконец, даже в случае полного вымирания какого-либо вида опустевшая ниша «втягивает» в себя представителей других, скорее всего родственных видов, причем они становятся морфологически сходными с прежним обитателем данной ниши и поэтому могут быть отнесены таксономистами (пусть и «ошибочно») к тому же надвидовому таксону, даже если у них на самом деле были разные предки.

Кроме того, в сложном сообществе с высоким альфа-разнообразием основные трофические уровни и «экологические роли» представлены множеством видов с разными экологическими характеристиками и требованиями к среде; теоретически это должно снижать вероятность коллапса экосистемы при изменениях условий.

Таким образом, сложное сообщество с высоким альфа-разнообразием, по-видимому, способно придавать своим элементам – нишам, таксонам и морфотипам – повышенную устойчивость, способность лучше противостоять непредсказуемым изменениям среды (см. также: Jackson, Egwin 2006).

Идея о том, что устойчивые сложные сообщества могут снижать вероятность вымирания таксонов, входящих в их состав, подтверждается палеонтологическими данными. Показано существование в геологическом прошлом сообществ, которые в течение миллионов лет пребывали в состоянии стазиса, причем замедленными были и темпы изменения видового состава,

и скорость вымирания видов. Это явление получило название «координированного стазиса» (Brett, Baird 1992; Brett *et al.* 1996; Ivany 1999).

Сложное, высокоразвитое сообщество способно поддерживать свой гомеостаз в широких пределах колебаний внешних условий; в этом смысле оно аналогично «физиологически забуференным» организмам (см. ниже), поскольку в нем осуществляется кондиционирование среды обитания (Пономаренко 1993). Такое сообщество является более замкнутой системой по сравнению с примитивным сообществом с низким видовым разнообразием и слабыми внутренними связями (такие сообщества складываются, например, на начальных фазах сукцессионного цикла). Характерно, что для пионерных фаз сукцессии свойственно преобладание короткоживущих форм, а для климаксных – долгоживущих.

Связь между сложностью сообщества и эволюционной устойчивостью входящих в него видов и родов прослеживается при сравнении ископаемых морских сообществ, приуроченных к разным глубинам: для прибрежных сообществ, по сравнению с сообществами открытого моря, характерно низкое видовое разнообразие (Sepkoski 1988) и одновременно – наибольшая интенсивность вымирания (Sepkoski 1991c). В данном случае обе эти особенности, очевидно, связаны с меньшей стабильностью условий в прибрежных местообитаниях. Необходимо иметь в виду и тот факт, что в ходе эволюции биосферы в целом растет эффективность, безотходность и стабильность биогеохимического круговорота, что приводит к постепенной стабилизации условий существования всей биоты. Между этим процессом и развитием более сложных и устойчивых сообществ, очевидно, существует положительная обратная связь (Красилов 1986; Заварзин 2003; Пономаренко 1993).

В Главе 5 мы рассмотрим другие факты, прямо указывающие на то, что рост альфа-разнообразия сообществ действительно может вести к росту средней продолжительности существования родов.

Повышение устойчивости таксонов и сообществ в связи со сменой доминирующих групп

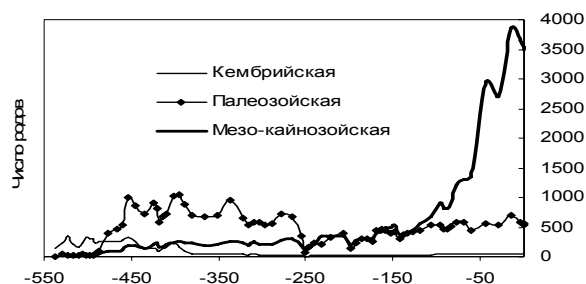
Очевидно, таксоны в ходе эволюции в целом становятся более устойчивыми и сами по себе, независимо от того влияния, которое оказывают на них экосистемы. В свою очередь сообщества, складывающиеся из более устойчивых видов, сами будут более устойчивыми. Вполне вероятно поэтому, что рост устойчивости сообществ и видов в процессе эволюции является автокаталитическим процессом.

Накопление в биоте долгоживущих, устойчивых таксонов происходит благодаря избирательному вымиранию (Sepkoski 1991a), а также избирательному восстановлению после кризисов (Bambach *et al.* 2002). Хотя массовые вымирания могут быть неизбирательными в определенных аспектах

(Jablonski 2005), они, несомненно, высоко избирательны в отношении способности таксонов переносить резкие непредсказуемые изменения среды. Это видно, в частности, по характеру зависимости уровня вымирания от возраста когорты во время массовых вымираний (Рис. 4.9). Чем старше когорта к моменту кризиса, тем меньший процент таксонов из этой когорты вымирает на кризисном рубеже. Даная зависимость справедлива как для ФМБ (Рис. 4.9А), так и для ФКБ (Рис. 4.9Б). Точно такая же картина наблюдается и во время периодов «фонового» вымирания (Марков 2000). Это означает, что таксоны различаются по своей устойчивости (способности противостоять вымиранию), и с течением времени в каждой когорте неустойчивые таксоны отсеиваются, а устойчивые накапливаются. Сообщества, составленные из более устойчивых таксонов, в свою очередь тоже приобретают повышенную устойчивость. Убедительное теоретическое обоснование того, что неизбежным результатом эволюции должно быть ее замедление (т. е. увеличение средней продолжительности существования таксонов), было дано недавно В. П. Щербаковым (2005).

Важную роль в процессе роста устойчивости таксонов и сообществ играет поэтапная смена доминирующих групп организмов, отраженная в случае ФМБ в концепции трех последовательных эволюционных фаун (кембрийской, палеозойской и современной, или мезо-кайнозойской) (Raup 1976; Sepkoski 1981, 1991b, 1992b) (Рис. 4.10). Эволюционных фаун выделено три: кембрийская, ордовик-пермская и мезокайнозойская. Показано, что для каждой последующей фауны характерен больший объем занимаемого экологического пространства, большее число и разнообразие освоенных ниш (Vambach 1983, 1985; Sepkoski 1991b).

Рис. 4.10. Смена доминирующих групп в истории фанерозойской биоты



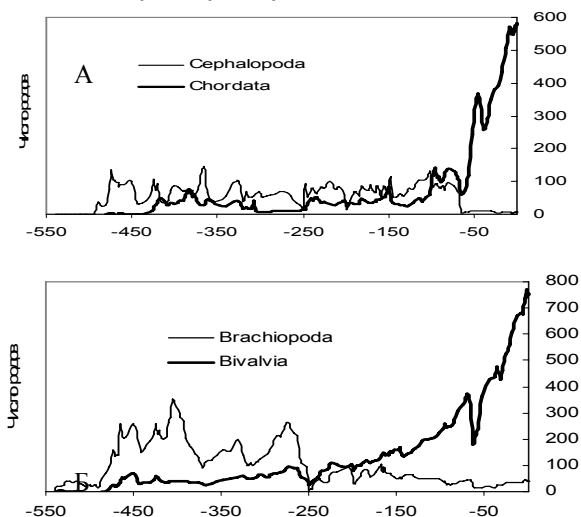
Примечания. Динамика числа родов в «трех эволюционных фаунах» ФМБ (Sepkoski 1981, 1991b). График построен при помощи *Sepkoski's Online Genus Database* (<http://strata.ummp.lsa.umich.edu/jack/>) на основе ярусной шкалы. По горизонтальной оси — время в млн лет.

В ходе смены доминирующих групп в выигрыше практически всегда оказывались группы с более низким темпом обновления родового и семейст-

венного состава, т. е. с более устойчивыми родами и семействами (Valentine *et al.* 1991; Марков 2002). Типичные примеры – поэтапная смена доминирования в таких парах экологически сходных групп, как брахиоподы и двустворки, наружнораковинные головоногие и морские хордовые (Рис. 4.11). Для брахиопод и наружнораковинных головоногих характерен значительно более высокий темп обновления родового состава, чем для двустворок и рыб; в течение фанерозоя степень доминирования первых двух групп снижалась, вторых – росла.

Недавно было показано, что в течение фанерозоя в морской биоте закономерным образом (и тоже ступенчато) менялось соотношение групп животных, различающихся по ключевым экологическим и физиологическим характеристикам (Vambach *et al.* 2002). Это явление может иметь прямое отношение к росту устойчивости сообществ и входящих в них таксонов. Так, ступенчато росла доля родов подвижных животных по отношению к неподвижным. Подвижные животные, при прочих равных, более устойчивы к истребляющим воздействиям; в частности, они могут приспособиться к нестабильным условиям путем развития сезонных миграций.

Рис. 4.11. Смена доминирующих групп в истории фанерозойской биоты



А – смена доминирующих групп активно плавающих крупных хищников в ФМБ: головоногие и хордовые.

Б – смена доминирующих групп неподвижных и малоподвижных фильтраторов с двустворчатой раковинной в ФМБ: брахиоподы и двустворки.

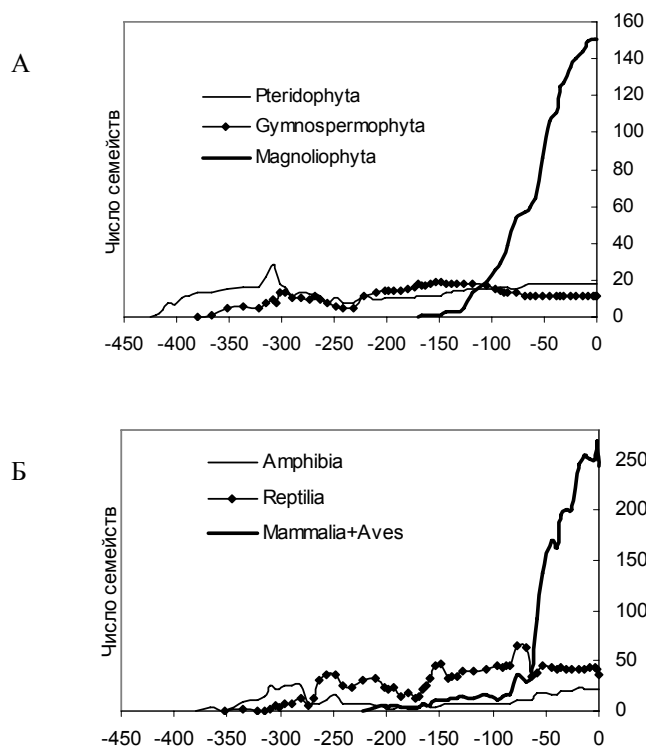
По горизонтальной оси – время в млн лет.

Ступенчато росла также и доля родов «физиологически забуференных» животных по отношению к «физиологически незабуференным». К первой группе были отнесены животные, способные к активной регуляции своей внутренней среды (например, имеющие развитые органы дыхания и кровообращения) и менее чувствительные к колебаниям химического состава воды, функционирующие как сравнительно более закрытые системы. Ко второй группе отнесены животные с противоположными характеристиками. Очевидно, что «забуференные» формы более устойчивы к истребляющим воздействиям.

Наконец, ступенчатый рост обнаружился и в динамике соотношения «хищников» и «жертв» (Vambach *et al.* 2002). Специализированные хищники являются наиболее эффективными регуляторами численности жертв, и развитый верхний этаж трофической пирамиды является важным фактором стабильности сообществ. В частности, он снижает вероятность эндогенных экологических кризисов, обусловленных перепотреблением ресурсов нижними этажами пирамиды.

Процессы, аналогичные смене эволюционных фаун в ФМБ (Рис. 4.10), четко прослеживаются также и в ФКБ. Смена доминирующих групп у наземных растений и тетрапод происходила тоже в три этапа: 1) споровые, амфибии; 2) голосеменные, рептилии; 3) покрытосеменные, млекопитающие и птицы (Рис. 4.12). Нетрудно заметить, что и у растений, и у тетрапод в ряду сменяющих друг друга доминирующих таксонов наблюдается рост «забуференности» (независимость ранних стадий от водной среды и их защищенность, теплокровность и др.) и «подвижности» (более эффективные механизмы расселения, активность передвижения и др.). Несомненно также, что в этом ряду, как и в ФМБ, происходил рост объема занимаемого экологического пространства, разнообразия экологических стратегий и образов жизни. Параллелизм в эволюции наземных растений и тетрапод проявляется не только в динамике разнообразия (сходство графиков на Рис. 4.12А и 4.12Б), но и на морфофизиологическом уровне (развитие амниона и плаценты у тетрапод, эндосперма и завязи у растений), и даже на молекулярно-генетическом (параллельное развитие сходных механизмов геномного импринтинга на базе дифференцированного метилирования родительских генов у млекопитающих и покрытосеменных).

Рост устойчивости таксонов низшего ранга (видов, родов, семейств) в ряду сменяющих друг друга доминирующих групп наземных организмов в ФКБ тоже прослеживается, хотя и не столь четко, как в морской биоте: например, у наземных растений на видовом уровне выявлены даже противоположные тенденции (Valentine *et al.* 1991). Неуклонный рост средней ПС семейств, наблюдаемый как у морских, так и у континентальных организмов (Рис. 4.8), свидетельствует о том, что рост устойчивости таксонов в ходе эволюции является общим правилом.

Рис. 4.12. Смена доминирующих групп в истории фанерозойской биоты

А – смена доминирующих групп наземных растений: споровые, голосеменные, покрытосеменные;

Б – смена доминирующих групп тетрапод: амфибии, рептилии, млекопитающие + птицы.

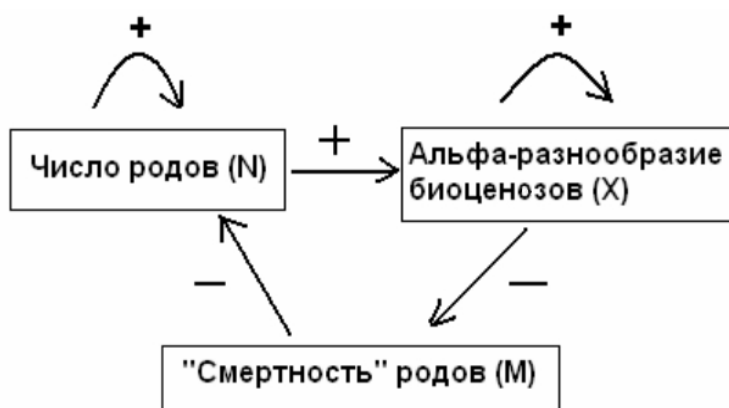
По горизонтальной оси – время в млн лет.

Следует отметить, что во всех упомянутых случаях поэтапной смены доминирующих групп резкий рост в кайнозое и в конце мезозоя наблюдается только у одной последней, наиболее «продвинутой» (в филогенетическом или экологическом отношении) группировки, а именно: в ФМБ – у мезо-кайнозойской эволюционной фауны, у подвижных и «физиологически забуференных» морских организмов (в отличие от неподвижных и незабуференных), среди фильтраторов с двустворчатой раковиной – у двустворок (но не у брахиопод), среди крупных активно плавающих морских хищников – у хордовых (но не у головоногих), среди наземных растений

– у покрытосеменных (но не у голосеменных и споровых), среди тетрапод – у птиц и млекопитающих (но не у рептилий и амфибий).

Можно заключить, что в течение фанерозоя в морской биоте действительно имело место прогрессивное усложнение и совершенствование морских сообществ, что выражалось в росте таких показателей, как альфа-разнообразие, равномерность распределения родовых обилий и доля «физиологически забуференных», устойчивых к вымиранию таксонов. Есть все основания предполагать, что и в континентальной биоте происходили сходные процессы, хотя данные по континентальной биоте в целом гораздо более фрагментарны. Меняющаяся структура сообществ могла быть фактором, определившим наличие положительной обратной связи второго порядка в процессе роста биоразнообразия (что, в свою очередь, определило гиперболический характер этого роста) (Марков, Коротаев 2007; Markov, Korotayev 2007). Увеличение числа родов способствовало усложнению и совершенствованию сообществ, что в свою очередь приводило к росту устойчивости и снижению вероятности вымирания входящих в сообщество родов; снижение «смертности» вело к дальнейшему росту разнообразия (Рис. 4.13):

Рис. 4.13. Блок-схема основной системы нелинейной положительной обратной связи второго порядка в ФМБ



Математическое моделирование положительной обратной связи второго порядка может быть проведено здесь сходным образом с тем, как моделируется гиперболическое развитие социальной Мир-Системы. Вернемся для начала к логистической модели (4.3):

$$\frac{dN}{dt} = k(N_{\max} - N)N . \quad (4.3)$$

Это уравнение идентично уравнению (4.4) простейшей макромоделю эволюции социальной Мир-Системы (Коротаев, Малков, Халтурина 2007: 38–74):

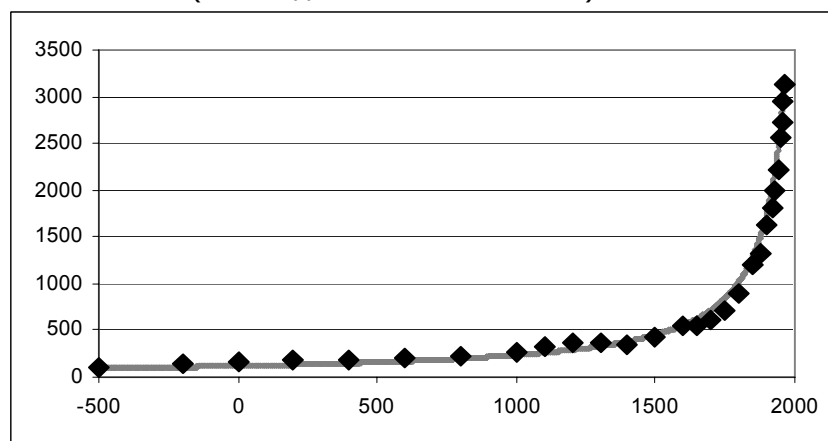
$$\frac{dN}{dt} = a(bK - N)N . \quad (4.4)$$

$$\frac{dK}{dt} = cNK . \quad (2.8)$$

где N – население Земли, K – уровень технологического развития, bK соответствует потолку несущей способности Земли при данном уровне развития жизнеобеспечивающих технологий.

Отметим, что, несмотря на свою предельную простоту, данная система уравнений описывает гиперболический рост численности населения Мир-Системы с удивительно высокой точностью. Результаты компьютерной симуляции с использованием данной модели (с началом в 500 г. до н.э.) показаны на *Рис. 4.14*:

Рис. 4.14. Динамика роста населения Земли (500 г. до н.э. – 1962 г. н.э.)



Примечания: сплошная линия – модель; черные маркеры – оценки численности населения мира по М. Кремеру (Kremer, 1993) для 500 г. до н.э. – 1950 г. н.э. и данным Бюро переписей США (US Bureau of the Census 2008) для 1950–1962 годов.

Корреляция между предсказанными и наблюдаемыми значениями для данной симуляции имеет следующие характеристики: $R = 0,9983$; $R^2 = 0,9966$; $\alpha \ll 0,0001$. Еще более высокая корреляция была получена

при компьютерной симуляции с началом в 1650 г. (до 1962 г.): $R = 0,9989$; $R^2 = 0,9978$; $\alpha \ll 0,0001$.

В биологической модификации N_{max} рассматривается как константа, что и дает на выходе логистическую динамику. На наш взгляд, эту величину целесообразнее рассматривать как переменную, которая растет с ростом числа родов (N) и альфа-разнообразия (X), между которыми в свою очередь наблюдается положительная обратная связь:

$$\frac{dN}{dt} = k_1(N_{max} - N)N . \quad (4.3)$$

$$\frac{dN_{max}}{dt} = k_2 XN . \quad (4.5)$$

$$\frac{dX}{dt} = k_3 NX . \quad (4.6)$$

Данная модель генерирует гиперболическую динамику всех трех переменных. Модель может быть упрощена до следующего вида:

$$\frac{dN}{dt} = k_4 XN . \quad (4.7)$$

$$\frac{dX}{dt} = k_3 NX . \quad (4.8)$$

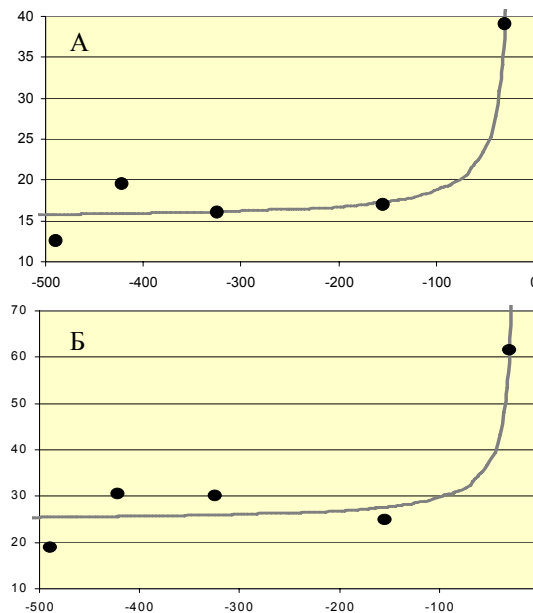
Модель (4.7), (4.8) представляется предпочтительной, так как исключает слабо поддающуюся эмпирической оценке переменную N_{max} и моделирует напрямую положительную обратную связь второго порядка между числом родов и альфа-разнообразием. Отметим, что и эта модель генерирует гиперболическую динамику роста обеих переменных. В настоящее время надежных фактических данных о динамике альфа-разнообразия очень мало, но тем не менее они описываются гиперболической моделью значительно лучше, чем экспоненциальной и, таким образом, не противоречат модели (4.7), (4.8) (Рис. 4.15). Разработка и тестирование новых моделей нелинейных положительных обратных связей в эволюции биоты станут возможными по мере накопления необходимых эмпирических данных.

* * *

Вернемся теперь к вопросу, затронутому во *Введении*: о сходстве динамики числа родов морских животных с динамикой численности населения в стране с наиболее хорошо известной демографической историей, в Китае (см. *Введение*, Рис. 0.1). Случайно ли сходство этих графиков? Мы полагаем, что нет. Дело в том, что в обоих случаях мы имеем дело с сочетани-

ем: 1) гиперболической трендовой, 2) циклической и 3) экзогенной стохастической динамики. Отметим, что циклическая компонента в социоэволюционной динамике неплохо поддается математическому описанию (Usher 1989; Chu, Lee 1994; Малков 2002, 2003, 2004; Нефедов 2002; Nefedov 2004; Turchin 2003, 2005; Turchin, Korotayev 2006; Коротаев, Малков, Халтурина 2005а, 2005б; Коротаев, Комарова, Халтурина 2007 и т.д.). Стоит обратить внимание на то, что особое сходство с кривой динамики числа родов ФМБ демонстрирует именно кривая популяционной динамики досовременного Китая, а не, скажем, кривые роста населения мира или популяционная динамика Китая на всем известном нам отрезке (включая современный). Дело в том, что в последнем случае гиперболическая трендовая компонента отесняет циклические и экзогенные стохастические на задний план; в случае же роста населения Мир-Системы (Рис. 1.3) циклическая компонента сглаживается асинхронностью социально-демографических циклов в разных частях Мир-Системы.

Рис. 4.15. Динамика альфа-разнообразия морских сообществ: соответствие предикций простой гиперболической модели фактическим данным



Черные маркеры – фактические оценки (Vatbach 1977). По вертикальной оси – среднее число видов в одном сообществе, по горизонтальной оси – время в млн лет до настоящего времени. А – прибрежные сообщества. Кривая сгенерирована уравнением: $X_t = 15.18 + 282.633/(-19 - t)$; $R^2 = 0,947$, $\alpha = 0,005$. Наилучшее соот-

ветствие (R^2) экспоненциальной модели в этом случае составляет лишь 0,627, при этом корреляция здесь даже не является статистически значимой ($\alpha = 0,111$). Б – сообщества открытого моря. Кривая сгенерирована уравнением: $X_t = 24.624 + 399.804/(-20 - t)$; $R^2 = 0,918$, $\alpha = 0,01$. Наилучшее соответствие (R^2) экспоненциальной модели составляет лишь 0,575, при этом корреляция не является статистически значимой ($\alpha = 0,137$).

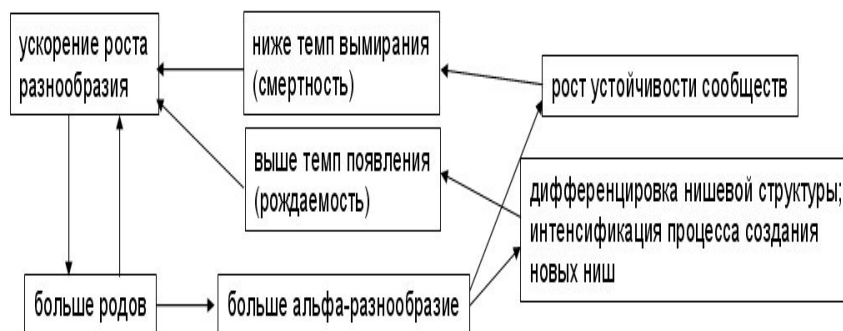
Другой возможный механизм положительной обратной связи между уровнем разнообразия и темпами его роста

Рассмотренные выше тенденции иллюстрируют лишь один из возможных механизмов положительной обратной связи второго порядка, основанный на снижении темпов **вымирания**. Другой возможный механизм основан на том, что прогрессивное развитие морских сообществ способствует также и росту вероятности **появления** новых таксонов. Известно, что одним из важнейших факторов, способствующих высокому биоразнообразию, является гетерогенность условий обитания, проявляющаяся на разных уровнях и в разном масштабе в пространстве и времени (Huston 1994). Например, усиление широтного климатического градиента в течение кайнозоя считается одной из важных причин стремительного кайнозойского роста биоразнообразия (Clarke, Crame 2003). Очевидно, что росту биоразнообразия должна способствовать гетерогенность не только абиотической, но и биотической среды обитания. Таким образом, можно ожидать, что биоразнообразии вообще и альфа-разнообразии в частности само по себе должно быть фактором, способствующим ускорению видообразования (Emerson and Kolm 2005; Erwin 2005; Benton and Emerson 2007). При этом необходимо учитывать, что даже в современную эпоху, когда разнообразие жизни на планете, по-видимому, беспрецедентно велико, многие сообщества, особенно в умеренных и высоких широтах, еще очень далеки от насыщения и равновесия, и рост разнообразия в них мог бы продолжаться еще долго, если развитие человечества не воспрепятствует этому (Clarke, Crame 2003).

Результаты анализа динамики количественного распределения видовых обилий в морских сообществах в течение фанерозоя (Wagner *et al.* 2006) говорят о том, что в мезо-кайнозойских сообществах по сравнению с палеозойскими появление новых видов, по-видимому, приводило к более существенному расширению доступного экологического пространства и повышало вероятность внедрения в сообщество дополнительных видов (Wagner *et al.* 2006; Solé *et al.* 2002; Laland *et al.* 1999). В этом случае сходство механизмов, ответственных за гиперболический рост разнообразия ФМБ и населения мира, становится еще более полным, поскольку суммарное экологическое пространство ФМБ аналогично несущей способности Земли в демографии. Если виды способны расширять доступное

экологическое пространство сообщества, создавая новые ниши, то их можно уподобить «изобретателям» из социально-демографических моделей, чьи изобретения увеличивают несущую способность Земли (см. Рис. 4.16):

Рис. 4.16. Блок-схема нелинейных положительных обратных связей в эволюции биоразнообразия (с учетом обоих возможных механизмов: снижения «смертности» и роста «рождаемости»)



О динамике скоростей появления и вымирания

Экспоненциальные и логистические модели динамики биоразнообразия допускают несколько возможных вариантов изменения скоростей появления и вымирания таксонов со временем (Sepkoski 1991a). Например, экспоненциальный рост будет наблюдаться при неизменных удельных скоростях появления и вымирания в том случае, если первая будет выше второй. Однако реальные палеонтологические данные свидетельствуют о том, что изменения скоростей появления и вымирания в фанерозое не следовали какому-либо выраженному тренду, если не считать некоторой, довольно слабо выраженной, тенденции к общему снижению (см. ниже). В действительности эти изменения были весьма похожи на хаотические колебания (Cornette, Lieberman 2004). По этой причине динамику скоростей появления и вымирания значительно сложнее описать какой-либо математической функцией, чем динамику разнообразия (таксономического богатства биоты).

По сути дела, единственное «требование» экспоненциальной модели состоит в том, что **разность** скоростей появления и вымирания в каждый

момент времени должна быть примерно пропорциональна текущему уровню разнообразия: $(N_o - N_e)/\Delta t \approx kN$, где N_o и N_e – число родов, соответственно, появившихся и вымерших в течение интервала времени Δt , а N – средний уровень родового разнообразия в течение этого интервала.

То же самое можно сказать и о гиперболической модели. Она не предсказывает, каким именно образом должны меняться со временем скорости появления и вымирания, однако она предсказывает, что их **разность** должна быть примерно пропорциональна **квадрату** текущего уровня разнообразия: $(N_o - N_e)/\Delta t \approx kN^2$.

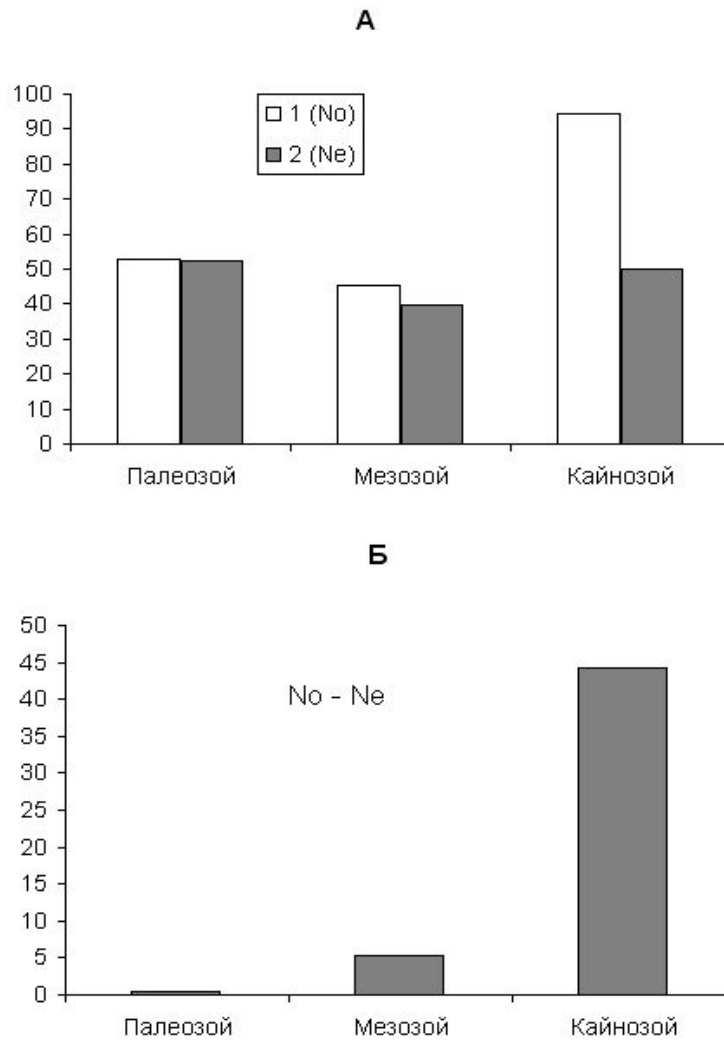
В макросоциологических моделях, обсуждавшихся в *Части I*, гиперболический рост народонаселения не раскладывался на отдельные тренды для рождаемости и смертности. Главной движущей силой этого роста полагается увеличение несущей способности Земли, а то, как именно будет реализована эта способность – за счет роста рождаемости, снижения смертности или того и другого – определяется многими факторами и может варьировать в зависимости от конкретной эпохи, территории, культуры.

По-видимому, аналогичная ситуация наблюдается и в эволюции биоразнообразия. Общая форма кривой родового разнообразия ФМБ определяется в первую очередь различными темпами роста разнообразия в палеозое (низкий темп), мезозое (умеренный) и кайнозое (высокий). Мезозойский рост разнообразия был обусловлен преимущественно низким темпом вымирания (по сравнению с палеозоем), тогда как кайнозойский рост разнообразия происходил в основном благодаря высоким темпам появления (по сравнению с Мезозоем) (*Рис. 4.17*).

Возможно, это указывает на то, что ускорение роста разнообразия в мезозое и кайнозое обеспечивалось разными механизмами положительной обратной связи (см. *Рис. 4.16*): в мезозое основную роль играла связь, опосредуемая снижением «смертности», а в кайнозое, по-видимому, более существенное влияние на динамику биоразнообразия оказывала связь, опосредуемая ростом рождаемости.

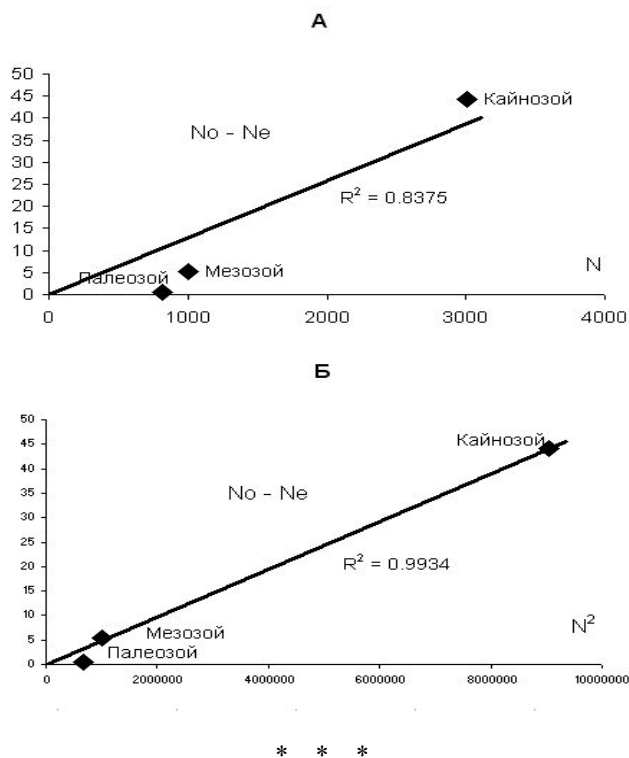
В целом скорость прироста разнообразия $(N_o - N_e)/\Delta t$ менялась в фанерозое более плавно, чем скорости появления и вымирания. Крупномасштабные изменения скорости прироста разнообразия лучше коррелируют с квадратом разнообразия (N^2), чем с N (*Рис. 4.18*), что подтверждает лучшее соответствие фактических данных гиперболической модели по сравнению с экспоненциальной.

Рис. 4.17. Средние скорости появления (N_o) и вымирания (N_e) родов ФМБ и средняя скорость роста разнообразия ($N_o - N_e$) в палеозое, мезозое и кайнозое



Примечание. N_o вычислялась как общее число родов, появившихся в течение данной эры, поделенное на длительность эры в млн лет. N_e – число родов, вымерших в течение данной эры, поделенное на ее длительность.

Рис. 4.18. Средняя скорость роста родового разнообразия ФМБ ($N_o - N_e$, вертикальная ось) лучше коррелирует с квадратом среднего уровня разнообразия в течение данной эры (N^2), чем с N , что подтверждает предпочтительность гиперболической модели по сравнению с экспоненциальной



Следует отметить, что предлагаемые нами интерпретации роста биоразнообразия и объяснения гиперболического характера этого роста, несомненно, не являются ни единственно возможными, ни исчерпывающими. Так, недавно Ю. Г. Пузаченко (2006) обратил внимание на присутствие в фанерозойской динамике разнообразия (на уровне семейств, по данным *The Fossil Record 2*) «гипергеометрического тренда», для формализации которого он предложил модели, основанные на теории информации, где разнообразие рассматривается как функция накопления информации эволюционирующей системой. Для более глубокого понимания механизмов эволюции биоразнообразия потребуются синтез различных подходов, сре-

ди которых помимо вышеупомянутых информационных отметим также подходы, развивающиеся в последние годы в экологии и социологии в связи с концепциями «упругости» (*resilience*), «адаптивного цикла» и «панархии» (Holling, Gunderson 2002). Подобные подходы, рассматриваемые некоторыми авторами как полезное дополнение к используемому нами в данной работе «мир-системному» подходу (Gotts 2007), позволяют рассматривать глобальную эволюционную макродинамику как интегральный результат сопряженной эволюции множества вложенных друг в друга систем разных уровней (видов и более крупных таксонов, экосистем, биомов, региональных биотических комплексов и т.д.). Это может оказаться особенно полезным при рассмотрении циклических и стохастических составляющих динамики биоразнообразия.

Особенности динамики разнообразия континентальной биоты

Полученные результаты показывают, что гиперболическая модель приложима как к ФМБ, так и к ФКБ. Это позволяет предположить, что рассмотренные выше гипотезы о механизмах связи между ростом разнообразия и эволюцией сообществ, основанные преимущественно на данных по ФМБ, в той или иной степени могут быть справедливы и для ФКБ, данные по которой гораздо менее полны.

Можно заметить, что с экспоненциальной моделью лучше всего коррелирует динамика разнообразия ФКБ, значительно хуже – всей биоты, наименьшая корреляция характерна для ФМБ (см. *табл. 4.1*). С гиперболической моделью, напротив, максимально коррелирует вся биота в целом, а ФКБ и ФМБ, взятые по отдельности, коррелируют с ней несколько хуже. На наш взгляд, максимальная корреляция именно совокупной динамики разнообразия всей биоты с гиперболической моделью отражает тот факт, что биосфера развивалась в фанерозое во многих отношениях как единая система, в которой эволюционные изменения отдельных элементов (в том числе диверсификация тех или иных групп) были взаимосвязаны.

Табл. 4.1. Соответствие динамики биоразнообразия экспоненциальной и гиперболической моделям на разных таксономических уровнях

Биота	Таксономический уровень		
	Семейства	Роды	Виды
Морская	0,77 / 0,56	0,85 / 0,46	0,91 / 0,51
Континентальная	0,95 / 0,87	0,94 / 0,86	?
Вся	0,96 / 0,80	0,95 / 0,67	?

Примечания. Первое число в каждой клетке соответствует значению R^2 для гиперболической, второе – для экспоненциальной модели. Курсивом выделены значения, полученные не для эмпирических, а для реконструированных (гипотетических) графиков динамики разнообразия.

Наименьшие различия между величиной корреляции с экспоненциальной и гиперболической моделью характерны для ФКБ (иными словами, динамика ФКБ описывается экспонентой почти так же хорошо, как и гиперболой). Это связано в первую очередь с заметным расхождением между наблюдаемыми и предсказанными гиперболической моделью значениями разнообразия в левой части графика на *Рис. 4.4Б*. Гиперболическая модель «предсказывает» на ранних этапах становления континентальной биоты (в силуре, девоне и раннем карбоне) более высокое разнообразие, чем то, которое реально наблюдается в летописи (кривая 2 на *Рис. 4.4Б* в своей левой части проходит выше, чем кривая 1). Данное несоответствие может быть устранено введением в гиперболическую модель дополнительной константы (*Рис. 4.4Б*, кривая 3). Это, с одной стороны, повышает корреляцию модели с фактическими данными ($R^2 = 0,97$), а с другой – лишь подчеркивает то требующее объяснения обстоятельство, что характер гиперболического роста разнообразия ФКБ в позднейшие эпохи (начиная со среднего карбона) предполагает более высокий уровень разнообразия на начальных этапах становления ФКБ, чем реально наблюдаемый.

На первый взгляд это можно расценить как свидетельство недостаточно полного соответствия роста разнообразия ФКБ гиперболической модели, по крайней мере на начальных этапах. В действительности, на наш взгляд, данный результат является ожидаемым и может быть интерпретирован как дополнительный довод в пользу адекватности гиперболической модели. Мы видим две вероятные причины более низкого наблюдаемого разнообразия ФКБ в силуре – раннем карбоне по сравнению с модельными предсказаниями.

Во-первых, на начальных этапах своего становления континентальная биота, очевидно, еще не была самостоятельной системой, какой она стала позже, а являлась во многих отношениях лишь «продолжением» или периферической областью морской биоты. Первые наземные животные и высшие растения заселяли преимущественно прибрежные области, сохраняли тесную связь с водной средой и во многом зависели от морских экосистем, в том числе и в отношении темпов своей диверсификации. По-видимому, только к концу девона – началу карбона сложились достаточно сложные и устойчивые наземные сообщества, в том числе настоящие леса, населенные разнообразными членистоногими и тетраподами. Именно в это время сглаживается и различие между модельным и реальным разнообразием ФКБ на уровне семейств. «Недостающую» фракцию семейств ФКБ в силуре – раннем карбоне, очевидно, следует искать среди морских (в первую очередь прибрежных и литоральных) организмов. Согласно логике гиперболической модели, тесные экологические и эволюционные связи между морской биотой и древними обитателями суши должны были

оказывать существенное влияние на диверсификацию ФКБ на ранних этапах ее становления.

Во-вторых, на ранних этапах развития континентальной биоты исключительно важную роль должны были играть организмы, практически не сохраняющиеся в ископаемом состоянии. Речь идет прежде всего о почвенных бактериях и грибах, одноклеточных водорослях, лишайниках, некоторых беспозвоночных (нематодах, олигохетах, мелких членистоногих), которые участвовали в создании почв, пригодных для роста высших растений, и тем самым создали предпосылки для ускоренного роста разнообразия ФКБ в последующие эпохи.

Наблюдаемые расхождения между модельной и наблюдаемой (реконструированной) динамикой родового разнообразия ФКБ (Рис. 4.6), вероятно, отчасти объясняются объективными факторами, рассмотренными выше, отчасти – несовершенством использованной методики реконструкции родового разнообразия ФКБ.

Проблема выхода систем из режимов с обострением

Гиперболический рост разнообразия или народонаселения не может продолжаться вечно, так как гиперболически растущий показатель в определенный момент времени должен стать бесконечно большим. Когда Ферстер и его коллеги давали своей статье (Foerster *et al.* 1960) ее знаменитое название – «Судный день: пятница, 13 ноября 2026 г.», они вовсе не имели в виду, что население Земли в этот день действительно может стать бесконечным, хотя «эсхатологические» выводы из гиперболических моделей роста Мир-Системы без каких-либо достаточных на то оснований до сих пор делаются (см., например: Johansen, Sornette 2001). Из этой статьи скорее вытекал прямо противоположный прогноз – наблюдавшийся вплоть до 1960 г. на протяжении многих веков гиперболический рост мирового населения должен испытать в самые ближайшие годы радикальную трансформацию и смениться на принципиально иной тип демографической макродинамики. Этот прогноз стал блестяще оправдываться уже через несколько лет после публикации статьи Х. фон Ферстера и его коллег (см. Главу 3). Мир-Система начала свой выход из режима с обострением. При этом выводить ее из режима с обострением стала та же самая сила, которая ее в этот режим и ввела – ускоряющийся технологический рост. Этот рост (включающий в себя и развитие медицинских технологий) вплоть до достижения точки перегиба в кривой демографического перехода оказывал свое решающее воздействие на макродемографическую динамику через снижение смертности. Вместе с тем дальнейший технологический (и обусловленный им экономический) рост ведет к усилению действия таких мощных факторов снижения рождаемости, как грамотность (в особенности женская), развитие системы социального обеспече-

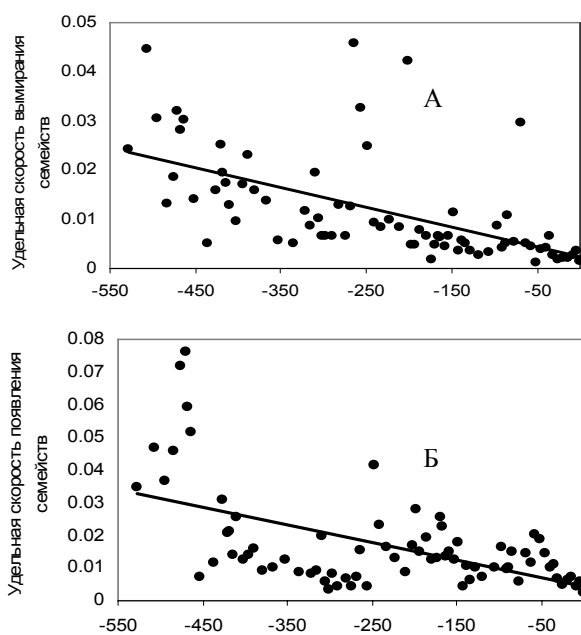
ния, совершенствование средств и методов планирования семьи, их все большая доступность и т.п. Снижение смертности вскоре достигает пороговых значений, после чего смертность даже начинает несколько расти (из-за старения населения), и в дальнейшем свое главное воздействие на мировую демографическую динамику технологический рост оказывает уже именно через снижение рождаемости, что ведет ко все большему замедлению темпов роста численности населения мира и, таким образом, выводит Мир-Систему из режима с обострением. С другой стороны, рост таких показателей уровня развития Мир-Системы как мировая грамотность или мировая урбанизация начинает замедляться просто в связи с приближением к уровню насыщения (ведь, скажем, пропорция грамотных в общей численности взрослого населения мира просто по определению не может превышать 100%). Более подробное описание этих процессов с обоснованием математической модели из трех дифференциальных уравнений, описывающей как развитие Мир-Системы в режиме с обострением, так и ее выход из этого режима, было дано выше в *Главе 3*.

Необходимо подчеркнуть, что нынешнее падение темпов мир-системного роста коренным образом отличается от спадов и колебаний прошлого. Это не очередное колебание, это фазовый переход на новый, не типичный для всей прежней истории, режим развития. Если все предыдущие спады темпов роста численности населения мира происходили на фоне катастрофического падения уровня жизни населения и были вызваны, прежде всего, увеличением смертности вследствие различных катаклизмов (войны, голод, эпидемии), и по мере завершения этих бедствий человечество относительно быстро восстанавливалось и выходило на прежнюю траекторию, то нынешний спад происходит на фоне экономического подъема и вызван качественно отличными причинами: *резким снижением рождаемости*, происходящим как раз из-за роста уровня жизни основной массы населения Мир-Системы и вызванного этим ростом уровня образованности, обеспеченности медицинским обслуживанием (включая методы и средства планирования семьи), социальным страхованием и т. п. Снижение темпов роста грамотности и урбанизированности также нередко наблюдалось в предшествующие эпохи, но тогда оно было связано с нехваткой экономических ресурсов, а сейчас это наблюдается на фоне высочайших темпов экономического роста и связано с выходом на уровень насыщения.

На большинстве приведенных графиков динамики разнообразия в правой части, соответствующей кайнозою и особенно его второй половине (последние 30 млн лет) заметно некоторое выполаживание, отражающее замедление роста разнообразия. Это замедление наиболее заметно на уровне семейств (*Рис. 4.3А, 4.4*). Его можно интерпретировать двояко: либо как временное замедление, за которым может последовать новое ускорение роста, либо как начало необратимого выхода биоты из режима с

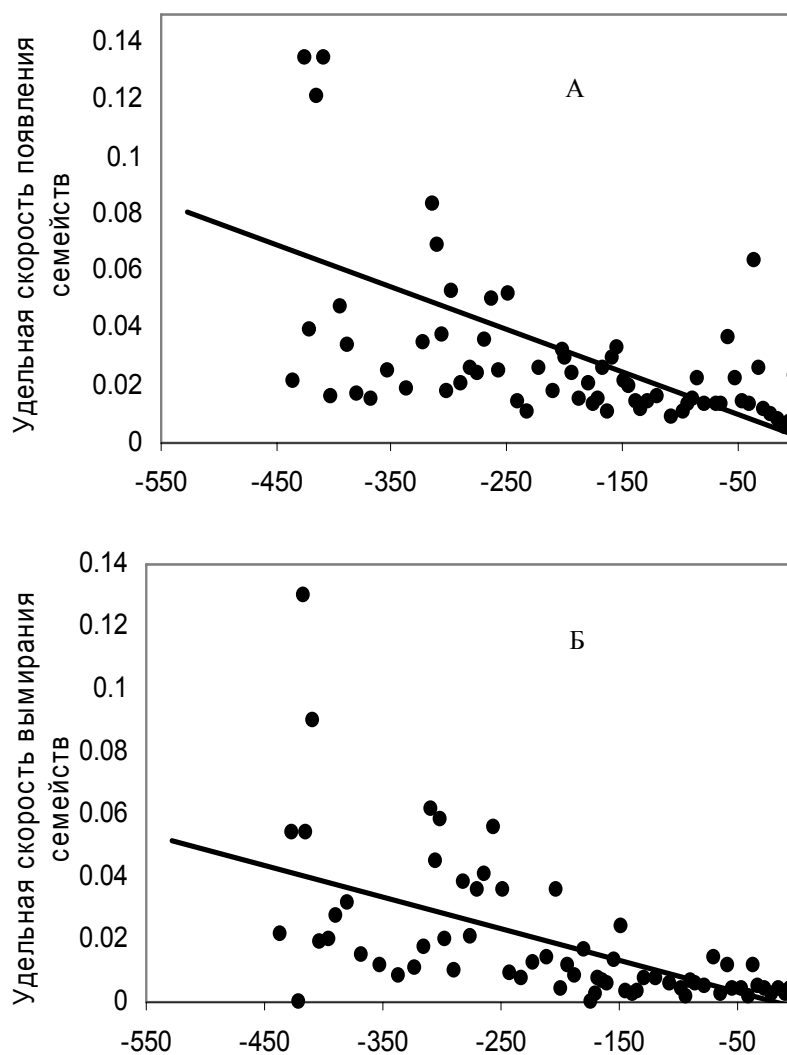
обострением. В течение всего фанерозоя и в море, и на суше «рождаемость» (удельная скорость появления) и «смертность» (удельная скорость вымирания) таксонов в целом снижались (Рис. 4.18, 4.19). В морской био-те в этом снижении можно заметить два этапа, разделенные временным резким повышением рождаемости и смертности после великого вымирания на рубеже палеозоя и мезозоя (ок. 250 млн лет назад), за которым последовал новый этап постепенного снижения (Рис. 4.19). Ван Вален, впервые обративший внимание на это обстоятельство, отмечал, что великое вымирание как бы «перевело назад эволюционные часы»; в качестве возможных причин снижения смертности он указывал рост приспособленности, снижение степени перекрывания адаптивных зон и конкуренции, рост позитивного взаимодействия между таксонами (Van Valen 1984).

Рис. 4.19. Снижение «рождаемости» и «смертности» семейств морских организмов в фанерозое, по данным *The Fossil Record 2*



Примечание. По вертикальной оси – удельная скорость появления/вымирания (отношение числа семейств, появившихся/вымерших в данном ярусе, к числу семейств, существовавших в данном ярусе, умноженному на длительность яруса в млн лет). А – рождаемость, Б – смертность.

Рис. 4.20. Снижение «рождаемости» и «смертности» семейств континентальных организмов в фанерозое, по данным *The Fossil Record 2*



Примечание. По вертикальной оси – удельная скорость появления/вымирания (отношение числа семейств, появившихся/вымерших в данном ярусе, к числу семейств, существовавших в данном ярусе, умноженному на длительность яруса в млн лет). А – рождаемость, Б – смертность.

В целом на основании динамики рождаемости и смертности трудно сделать однозначный выбор между двумя вышеуказанными вариантами интерпретации кайнозойского замедления роста разнообразия. С одной стороны, рождаемость и смертность в конце кайнозоя упали до весьма низких значений (свидетельство в пользу гипотезы об окончательном выходе из режима с обострением), с другой – в морской биоте аналогичная ситуация наблюдалась и в конце палеозоя, после чего последовало великое вымирание и новое резкое ускорение роста разнообразия. Наблюдаемое во второй половине кайнозоя замедление роста разнообразия может быть связано и с климатическими факторами (глобальное похолодание на рубеже эоцена и олигоцена (Dupont-Nivet *et al.* 2007; Zanazzi *et al.* 2007)), и с «таксономическим насыщением» среды, особенно на высших таксономических уровнях.

Даже в том случае, если кайнозойское замедление является временным, вполне очевидно, что дальнейший гиперболический рост разнообразия смог бы продолжаться не более нескольких десятков млн лет. Первой из режима с обострением должна выйти динамика числа семейств, затем родов, и, наконец, видов. Позже начавшаяся эволюция континентальной биоты, вероятно, должна была бы выйти из режима с обострением с некоторым запозданием относительно морской биоты.

Один из возможных механизмов выхода биосферы из «режима с обострением» может быть связан с прогрессирующим ростом эволюционной устойчивости таксонов и сообществ (Van Valen 1984, Щербаков 2005). Действительно, если сообщества и таксоны со временем становятся все более устойчивыми, то есть толерантными к изменениям среды, то со временем это может привести к снижению относительных темпов появления новых таксонов. Иными словами, те колебания глобальных или локальных условий среды, которые ранее оказывались достаточным стимулом для эволюционного превращения одних видов в другие (или для превращения отдельной популяции старого вида в новый вид), по мере роста устойчивости (толерантности, приспособляемости) видов могут оказаться уже недостаточными для такого превращения. Устойчивый, экологически толерантный вид способен адаптироваться к изменившимся условиям в своем старом ареале или при попадании в новые географические районы, сохранив при этом свою идентичность и не превратившись в новый вид, тогда как менее толерантный вид в такой же ситуации либо вымрет, либо даст начало новому виду.

Этот предполагаемый механизм выхода биосферы из режима с обострением очень похож на обсуждавшиеся выше аналогичные механизмы, действующие в Мир-Системе (см. Главу 3). В обоих случаях факторы, которые вначале способствуют ускорению роста системы за счет повышения устойчивости ее компонентов (технологический рост ведет к снижению смертности; рост альфа-разнообразия и устойчивости сообществ и

таксонов ведет к снижению темпов вымирания), впоследствии начинают давать обратный эффект: дальнейший технологический рост начинает вести к снижению рождаемости, дальнейший рост устойчивости сообществ и таксонов начинает вести к снижению темпов появления новых таксонов.

«Биологическая Мир-Система»?

Обнаружение гиперболической тенденции роста таксономического разнообразия сухопутной биоты должно вызвать у вдумчивого читателя ряд недоуменных вопросов, не столь очевидных применительно к динамике разнообразия морской биоты. Действительно, предложенные нами модели гиперболического роста (применительно как к социальным, так и биологическим системам) исходят из наличия в соответствующих системах механизмов положительной обратной связи второго порядка. Таким образом, модели основываются на допущении о том, что соответствующая эволюционирующая общность представляла собой реально связанное целое, систему в строгом смысле этого слова. Вместе с тем вполне очевидно, что после распада Пангеи, начавшегося в триасовом периоде, сухопутная биота, взятая в целом, не представляла собой реального системного единства, ибо связи изолированных материков с биотой остальной суши в течение длительного времени были резко ослаблены. Морские проливы представляют собой почти непреодолимую преграду для ряда континентальных беспозвоночных (исключение составляют летающие насекомые, отчасти пауки, мелкие беспозвоночные с устойчивыми покоящимися стадиями, которые могут разноситься ветром, и т.д.), многих высших растений, большинство нелетающих тетрапод и пресноводных рыб. Поэтому многие важные «биологические инновации» не имели шансов распространиться на эти изолированные участки суши (например, большинство групп плацентарных млекопитающих не проникло в Австралию).

Сходное возражение применимо и к гиперболическим моделям динамики мира людей, о чем подробно говорилось выше в *Главе 2*. Как мы помним, кривая динамики общей численности населения мира отражает прежде всего популяционную динамику Мир-Системы, а не тех частей человечества, которые в нее не входили.

По всей видимости, и гиперболическая динамика роста разнообразия континентальной биоты отражала динамику именно континентальной «биологической Мир-Системы», т. е. флор и фаун тех массивов суши, между которыми имелись хотя бы эпизодические контакты. Палеонтологические данные по тем крупным массивам суши, которые находились в изоляции длительное время, либо недостаточно полны, чтобы судить о соответствии локальных изменений разнообразия ги-

перболической модели (Австралия, Антарктида), либо не показывают выраженной гиперболической динамики (Южная Америка) (Simpson 1980).

О ДОСТОВЕРНОСТИ ДАННЫХ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛЕТОПИСИ

В литературе широко дискутируется проблема достоверности количественных оценок биоразнообразия минувших геологических эпох. Из доводов, приводимых скептиками, отметим возможную неодинаковую степень полноты разных частей палеонтологической летописи и эффект «притяжения современности» (Raup 1979). В итоге этой дискуссии к концу XX в. большинство специалистов признало, что палеонтологическая летопись достаточно представительна, чтобы на ее основе изучать основные тенденции эволюции биоты, в том числе количественные (Алексеев и др. 2001; Raup 1987; Benton 1999; Benton *et al.* 2000; Foote, Sepkoski 1999; Sepkoski 1993, и др.). На основе сравнения динамики разнообразия ФМБ на разных таксономических уровнях получены количественные оценки возможного влияния притяжения современности и роста неполноты летописи с возрастом. Показано, что степень влияния этих факторов на обнаруживаемые в динамике разнообразия ФМБ количественные закономерности скорее всего незначительна (Марков 2003).

Новый этап в этой дискуссии начался после того, как международный коллектив исследователей приступил к созданию глобальной базы данных по палеонтологическим коллекциям (*The Paleobiology Database*, <http://paleodb.org/>) (Schiermeier 2003). Стали разрабатываться новые аналитические методы реконструкции реального разнообразия, связанные с введением сложных поправок, призванных устранить из летописи предположительно имеющиеся в ней погрешности, обусловленные, в частности, разной степенью изученности (*sampling intensity*) разных частей летописи. Первые результаты оказались обескураживающими: появились опасения, что едва ли не весь мезокайнозойский рост родового разнообразия ФМБ может оказаться артефактом (Alroy *et al.* 2001, 2008). Правда, сразу же было оговорено, что эти выводы нуждаются в проверке, поскольку остается целый ряд неучтенных факторов, что ставит под сомнение корректность использованных поправок. Один из этих факторов заключается в том, что большинство коллекций происходит из хорошо изученных районов Европы и Северной Америки, которые в палеозое располагались недалеко от экватора, а затем в результате дрейфа континентов переместились в умеренные широты; поскольку разнообразие сообществ снижается от экватора к полюсам, этим и может объясняться отсутствие роста на «исправлен-

ных» кривых (Alroy *et al.* 2001). Впоследствии было показано, что различные погрешности, присутствующие в летописи, могут взаимно компенсироваться, а увеличение разнообразия в кайнозой по сравнению с палеозоем, возможно, не преувеличивается «традиционными» оценками (используемыми и в настоящей работе), а наоборот – уменьшается. В частности, преобладание сведений по тропическим сообществам для палеозоя и сообществ умеренных широт для кайнозоя может приводить к занижению наблюдаемого мезокайнозойского роста альфа-разнообразия (среднего числа видов в сообществе) как минимум вдвое (Bush, Vambach 2004).

В целом на сегодняшний день гипотеза о том, что динамика разнообразия ФМБ, вычисляемая традиционными способами (без специальных поправок), адекватно отражает реальные изменения биоразнообразия, остается не опровергнутой и по-прежнему является наиболее удобной и надежной основой для содержательных биологических интерпретаций. Однако вопрос о том, не является ли артефактом именно гиперболический характер роста биоразнообразия, заслуживает отдельного рассмотрения. Сходство кривых биоразнообразия с гиперболой во многом обусловлено их резким подъемом в конце мезозоя и в кайнозой. Можно предположить, что этот резкий подъем, хронологически приуроченный к сравнительно недавним эпохам, обусловлен неполнотой летописи в сочетании с эффектом «притяжения современности» (Raup 1979). Мы попытались верифицировать это предположение при помощи имитационного компьютерного моделирования.

Описание модели

Имитировалось развитие биоты в течение 100 последовательных временных интервалов («веков»). В момент времени 1 появляется 100 первых таксонов («родов»); в дальнейшем появление и вымирание родов происходят по определенному алгоритму (см. ниже). Каждому роду изначально присваивается величина p_i , которая определяется как случайное число в диапазоне от 0 до 1. Величина p характеризует совокупность всех параметров, от которых зависит вероятность попадания данного рода в палеонтологическую летопись (численность рода, наличие хорошо сохраняющихся скелетных частей, площадь ареала и т.д.). Реальные таксоны сильно отличаются друг от друга по этим характеристикам, поэтому вероятность их попадания в летопись далеко не одинакова. Именно эти различия и призвана отобразить величина p_i , разная у разных родов. Помимо межродовых различий существуют и различия во времени (например, один и тот же род может быть массовым в одном веке и более редким – в другом, что отражается на вероятности его попадания в летопись). Поэтому каждому роду в каждом

веке, в течение которого род существовал, присваивается величина $p_{ij} = r_1 \times p_i$, где r_1 – случайное число.

Если величина $r_2 \times p_{ij}$ оказывается меньше изначально заданной пользователем величины, характеризующей интенсивность вымирания (постоянную для всех родов и веков), то род вымирает, не перейдя из века j в век $j + 1$. Благодаря нежесткой положительной связи между p_{ij} и вероятностью перехода рода в следующий век модель учитывает тот очевидный факт, что у таксона есть свойства (такие, как мгновенная численность и площадь ареала), которые коррелируют одновременно с вероятностью и его перехода в следующий век, и того, что его остатки будут обнаружены палеонтологами в отложениях данного века.

Появление новых родов моделировалось двумя разными способами, соответствующими двум базовым моделям диверсификации: экспоненциальной и логистической. В первом случае число родов, появившихся в данном веке, определялось как $k_1 N$, где N – число родов, перешедших в данный век из предыдущего, k_1 – заданная пользователем величина, характеризующая темп экспоненциальной диверсификации. Во втором случае число новых родов определялось как $k_2 N \times (N_{max} - N)$.

Таким путем генерировалась «реальная» динамика развития модельной биоты. Затем осуществлялось моделирование «сбора палеонтологического материала». При этом задавались различные величины «полноты летописи» c . Этот показатель, варьирующий от нуля (нулевая сохранность ископаемых) до единицы (полная сохранность), отражает совокупность всех факторов, влияющих на полноту представленности в палеонтологических коллекциях реального разнообразия, существовавшего в данном веке: распространенность отложений данного возраста, степень литифицированности пород, исследовательское усилие и т.д. Анализировали различные варианты изменения полноты с возрастом отложений: 1) постоянна в течение всего интервала времени, 2) линейно снижается с возрастом отложений, 3) снижается по экспоненциальному закону (вначале быстро, затем все медленнее), 4) снижается по гиперболическому закону: вначале она очень высока, затем сразу начинает стремительно убывать и остается крайне низкой на протяжении большей части временного интервала. Для последнего (сотого) века, который считался аналогичным современности (голоцену), полнота всегда задавалась равной единице (для имитации в модели эффекта «притяжения современности»). Попавшими в коллекции, собранные из отложений века j , считались те роды, у которых величина p_{ij} в данном веке превышала величину $1 - c$. В результате реальный интервал стратиграфического распространения у некоторых родов оказывался усеченным, прерывистым, или род вовсе не попадал в «коллекции». На основе этих данных строился график «наблюдаемой» динамики разнообразия, причем род считался существовавшим на протяже-

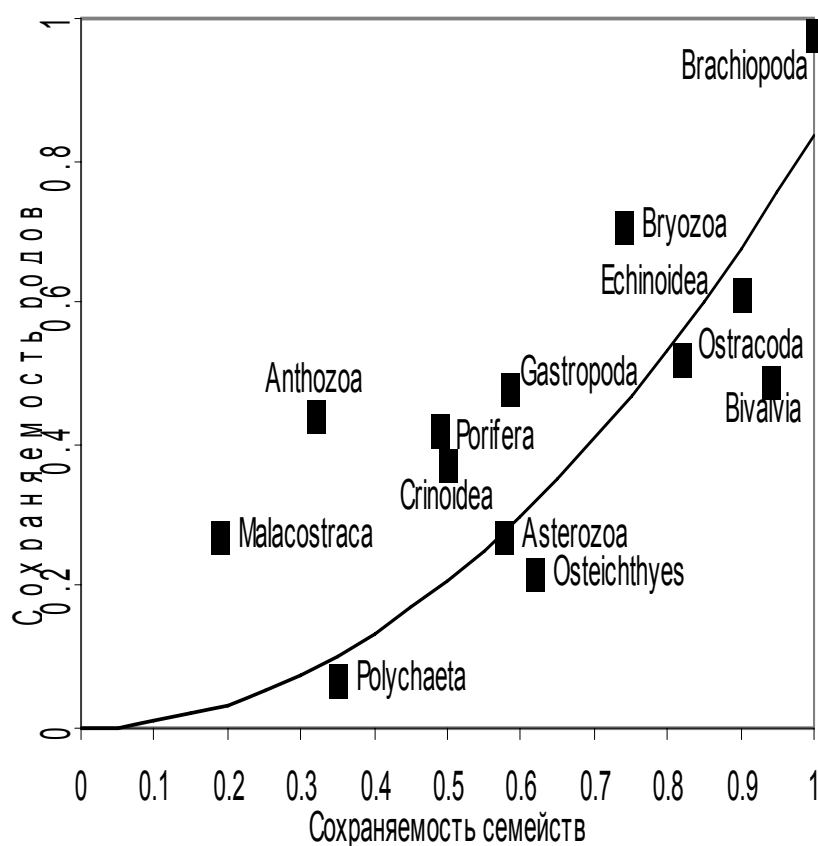
нии всего интервала от его первого до последнего появления в палеонтологических коллекциях. При этом роды, дожившие до современности (100-го интервала) и попавшие в палеонтологические коллекции хотя бы в одном из веков (с 1-го по 99-й), считались существовавшими в течение всего времени от этого века до современности (эффект «протяжения современности»).

Оценка параметров модели

О реалистичности входных параметров модели можно судить по соответствию результатов моделирования реальным данным. В литературе предложено несколько способов количественной оценки степени полноты летописи, дающих в целом сходные результаты. *Рис. 4.21* дает представление о реальной величине неполноты летописи на родовом и семейственном уровнях. Для морских животных, имеющих скелет, сохраняемость семейств составляет в среднем примерно 50–80%, родов – 20–60% (бесскелетные животные составляют ничтожную долю ископаемого морского разнообразия и не влияют на общий вид кривых). Для трех важнейших групп континентальных организмов (высшие растения, тетраподы, насекомые), которые практически полностью определяют форму кривых разнообразия ФКБ, полнота летописи, по крайней мере на уровне семейств, находится в тех же пределах, хотя это и противоречит интуитивным ожиданиям (принято считать, что морская палеонтологическая летопись «лучше» континентальной) (Benton, Simms 1995). Например, из современных семейств насекомых не менее 60% представлены в палеонтологической летописи (Labandeira, Sepkoski 1993). Относительная полнота летописи насекомых и высших растений, вероятно, обеспечивается их высокой численностью и биомассой, тетрапод – максимальным «исследовательским усилием».

Эти данные помогают оценить степень реалистичности имитационного моделирования. Так, например, если из 2000 «современных» родов (существующих в сотом веке), только 20 или 100 (1–5%) попали в ископаемую летопись, можно уверенно говорить о том, что неполнота летописи была в модели сильно завышена.

Рис. 4.21. Сохраняемость родов и семейств морских животных в палеонтологической летописи



Примечания. Линия – соотношение сохраняемости родов и семейств, вычисленное на основе анализа количественных соотношений числа таксонов разного ранга в ФМБ (Марков 2003). Точки – эмпирические оценки сохраняемости семейств и родов, полученные путем сопоставления доли современных семейств, представленных в ископаемой летописи, с вероятностью сохранения родов, вычисленной по методике Фута – Раупа (Foote, Raup 1996; Foote 1997) в важнейших группах морских животных (Foote, Sepkoski 1999). Видно, что эмпирические точки на графике лежат сравнительно недалеко от кривой, что свидетельствует о хорошей степени совпадения результатов, полученных разными методами и на основе разных массивов данных.

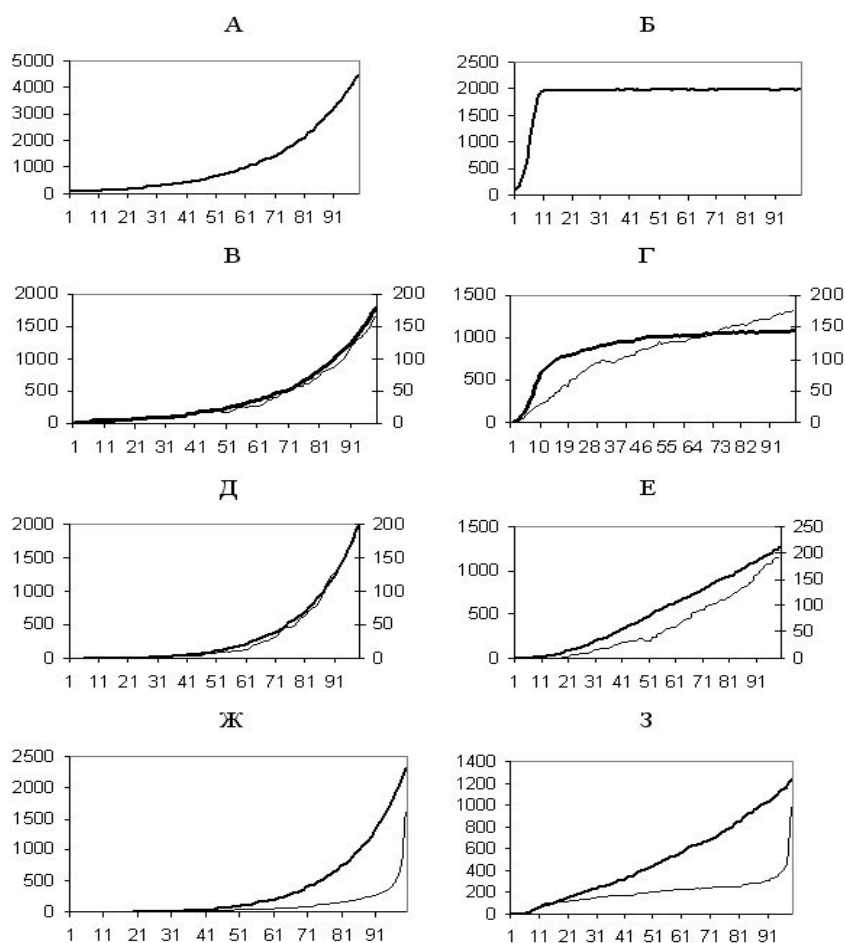
Результаты моделирования

Результаты моделирования (Рис. 4.22) показывают, что при экспоненциальной диверсификации биоты (Рис. 4.22А) даже очень низкая полнота летописи не может изменить вид кривых разнообразия: они остаются экспоненциальными как при реалистичных значениях полноты летописи (Рис. 4.22В, толстая линия), так и при заниженных на порядок (Рис. 4.22В, тонкая линия). Убывание полноты летописи с возрастом тоже не может заставить кривые заметно отклониться от экспоненциального тренда. Они остаются строго экспоненциальными, хотя возрастают несколько круче, чем «реальная» кривая (Рис. 4.22Д). Даже если полнота летописи с возрастом вначале убывает быстро, а затем ее снижение замедляется по экспоненциальному закону, кривая разнообразия все равно остается экспоненциальной, в том числе и тогда, когда полнота летописи на большей части «фанерозоя» оказывается заниженной почти на порядок (Рис. 4.22Ж, толстая линия).

При логистической диверсификации биоты (Рис. 4.22Б) кривые разнообразия оказываются более чувствительными к неполноте летописи. Логистическая кривая может «распрямиться» при не меняющейся с возрастом, но очень низкой полноте летописи (это и есть эффект «притяжения современности») (Рис. 4.22Г, тонкая линия); то же наблюдается и при линейном снижении полноты с возрастом (Рис. 4.22Е, толстая линия). Если занижить значения полноты летописи для недавних эпох на порядок, и задать линейное снижение полноты до нуля в начале «фанерозоя», наблюдаемая кривая разнообразия может стать даже немного вогнутой, но и в этом случае она не становится похожа ни на экспоненту, ни тем более на гиперболу (Рис. 4.22Е, тонкая линия). То же самое наблюдается и при экспоненциальном снижении полноты летописи с возрастом (Рис. 4.22З, толстая линия).

Единственная ситуация, при которой кривая разнообразия все-таки приобретает сходство с гиперболой – это случай, когда полнота летописи в недавние эпохи высока (соответствует реалистичным оценкам или немного занижена), затем стремительно убывает по гиперболическому закону, и остается крайне низкой в течение большей части фанерозоя (Рис. 4.22Ж, З, тонкие линии).

Рис. 4.21. Влияние дифференциальной неполноты палеонтологической летописи и эффекта «притяжения современности» на форму кривых разнообразия (результаты имитационного моделирования)



Примечания. Моделировалась экспоненциальная (А, В, Д, Ж) и логистическая (Б, Г, Е, З) диверсификация биоты. На всех графиках разнообразие показано на интервале от 1-го до 99-го века (по горизонтальной оси). По вертикальной оси – число родов. А, Б – «реальное» разнообразие. В, Г, Д, Е: толстые линии – «наблюдаемое» в ископаемой летописи разнообразие при реалистичной величине полноты летописи; тонкие линии – то же, при величине полноты летописи, заниженной на порядок по сравнению с реалистичными эмпирическими оценками для организмов со скелетом. В, Г – полнота летописи не меняется с возрастом отложений. Д, Е – полнота летописи линейно снижается с возрастом отложений (до нулевой полноты в 1-м

веке). Ж, З – полнота летописи с возрастом снижается вначале быстро, затем всё медленнее (от реалистичных значений в 99-м веке до заниженных на порядок в 1-м веке); толстая линия – полнота летописи снижается по экспоненциальному закону, тонкая линия – полнота летописи снижается по гиперболическому закону.

На сегодняшний день нельзя точно сказать, как в действительности меняется полнота летописи с возрастом. Одни специалисты полагают, что она примерно одинакова для большей части фанерозоя или претерпевает ненаправленные хаотические колебания, другие допускают, что она постепенно снижается с возрастом отложений. В любом случае это снижение, судя по всему, не настолько значительно, чтобы заметно повлиять на кривые глобального разнообразия, по крайней мере на уровне семейств. Такой вывод был сделан Бентоном и его коллегами на основе сопоставления данных палеонтологической летописи с филогенетическими реконструкциями (Benton *et al.* 2000). Нет никаких оснований предполагать, что полнота летописи убывает с возрастом по гиперболическому закону, т. е. (принимая во внимание форму реальных кривых биоразнообразия) очень высока для неогена и чрезвычайно стремительно, во много раз снижается в течение палеогена и мела, а затем в течение первой половины мезозоя и всего палеозоя остается ничтожно низкой по сравнению с неогеном. Для того, чтобы объяснить гиперболический рост разнообразия такими крайне маловероятными направленными изменениями полноты летописи с возрастом, необходимо также допустить, что эти изменения происходят синхронно и в морской, и в континентальной геологической летописи.

Таким образом, результаты модельных экспериментов показывают, что ни эффект «притяжения современности», ни убывающая с возрастом отложений полнота летописи не могут превратить негиперболическую кривую разнообразия в гиперболическую при сколько-нибудь реалистичных комбинациях входных параметров и допущений.

Гиперболический рост биоразнообразия (заключение)

Модель гиперболического роста хорошо описывает фанерозойскую динамику разнообразия морской биоты на уровне семейств, родов и видов, а также континентальной биоты и всей биоты в целом на уровне семейств и родов. По аналогии с макросоциологическими моделями, описывающими гиперболический рост населения Земли, а также на основе имеющихся палеонтологических данных мы предполагаем, что гиперболический рост биоразнообразия в фанерозое объясняется нелинейной положительной обратной связью второго порядка между ростом числа таксонов и изменениями структуры сообществ. Эта связь может реализовываться двояко: рост общего разнообразия биоты и отдельных сообществ (альфа-разнообразия) может способствовать как снижению вероятности вымирания таксонов, так и повышению вероятности их появления: больше так-

сонов – выше альфа-разнообразия (среднее число таксонов в сообществе) – сообщества становятся более сложными и устойчивыми – снижается скорость вымирания и (или) растет скорость появления – разнообразие растет быстрее – больше таксонов – выше альфа-разнообразия и т.д.

В эволюционной динамике морской и континентальной биот выявляется целый ряд сходных черт, свидетельствующих о единстве механизмов и факторов, определяющих гиперболический рост разнообразия. Как в ФМБ, так и в ФКБ наблюдается рост средней продолжительности существования таксонов во времени, параллельное снижение «смертности» и «рождаемости», сходный рисунок смены доминирующих групп, постепенное накопление эволюционно устойчивых, приспособляемых, «физиологически забуференных» форм с эффективными способами заботы о потомстве и защиты ранних стадий индивидуального развития и т.д. На ранних этапах развития ФКБ выявляется существенное расхождение с предсказаниями гиперболической модели (реально наблюдаемое число таксонов ниже «предсказанного»), что объясняется, во-первых, ключевой ролью не сохраняющихся в палеонтологической летописи групп в начальный период становления ФКБ, во-вторых, тем обстоятельством, что ФКБ в начале своего развития представляла собой не самостоятельную систему, а «ответвление» или маргинальную часть ФМБ.

Наиболее четко выраженная гиперболическая динамика характерна для всей биоты в целом. Это можно рассматривать как подтверждение единства биосферы, которая в фанерозое развивалась во многих отношениях как целостная система.

Гиперболический рост биоразнообразия свидетельствует о том, что важную роль в эволюции могут играть не только конкурентные, но и кооперативные взаимоотношения между эволюционирующими кладами. Макроэволюционная кооперация может проявляться как в повышении устойчивости сообществ, так и в том, что возникновение новых видов способствует появлению новых ниш, которые могут быть заполнены следующим «поколением» новых видов. Эволюция биоразнообразия, таким образом, может рассматриваться как самоускоряющийся, эскалационный процесс.

Глава 5

Положительная корреляция между альфа-разнообразием и длительностью существования родов подтверждает адекватность гиперболической модели роста биоразнообразия

В предыдущей главе нами обосновано предположение о том, что важнейшим фактором, обеспечивающим гиперболический характер роста биоразнообразия, является положительная обратная связь между альфа-разнообразием (видовым или родовым богатством сообществ) и продолжительностью существования родов, входящих в эти сообщества (см. *Главу 4*). Для верификации модели, предложенной в *Главе 4*, ключевое значение имеет следующий вопрос: **действительно ли рост альфа-разнообразия способствует снижению вероятности вымирания таксонов?** Если изложенные выше идеи верны, следует ожидать, что между альфа-разнообразием (числом родов в сообществе) и средней продолжительностью существования родов, входящих в данное сообщество, существует положительная корреляция. Это предсказание, непосредственно вытекающее из вышеописанных моделей, может быть проверено на фактическом материале, предоставляемом современными глобальными сводками по палеонтологическим коллекциям. Верификация данного предсказания составляет основное содержание настоящей главы.

Предварительные замечания о возможности существования искомой корреляции

Взаимосвязь между уровнем разнообразия и устойчивостью экосистем обсуждается экологами уже более полувека. Во многих классических трудах по экологии обосновывалось мнение о том, что рост видового богатства сообществ должен приводить к росту устойчивости (стабильности) экосистем (Elton 1958; MacArthur 1955; May 1973). Дальнейшие исследования, однако, показали, что эта связь далеко не так однозначна. Бурная дискуссия по данному вопросу, известная под названием *Diversity – Sta-*

bility Debate (McCann 2000), не завершилась и по сей день. Экспериментальные работы, выполненные на современных сообществах, не выявили простой, монотонной зависимости устойчивости от разнообразия, однако они подтвердили важную роль биоразнообразия для функционирования экосистем. В целом большинство экспертов согласны с тем, что высокое разнообразие может во многих случаях способствовать стабильности сообществ (McCann 2000; Naeem, Wright 2003).

Как говорилось в *Главе 4*, палеонтологические данные свидетельствуют о том, что альфа-разнообразие морских сообществ (среднее число родов или видов в сообществе) в течение фанерозоя претерпевало неравномерный, ступенчатый рост. Как показали первые, ныне уже считающиеся классическими, исследования Р. Бамбаха и Дж. Сепкоски (Vambach 1977; Sepkoski 1988), альфа-разнообразие было низким в кембрии, резко выросло в начале ордовика и затем оставалось почти постоянным вплоть до конца мезозоя. Третья ступень соответствует кайнозою, когда альфа-разнообразие вновь испытало резкий рост, сменившийся стабилизацией. Как было отмечено выше в *Главе 4*, эти результаты оспаривались некоторыми авторами, однако впоследствии были найдены новые подтверждения реальности описанной динамики альфа-разнообразия (Powell, Kowalewski 2002; Bush, Vambach 2004; Kowalewski *et al.* 2006).

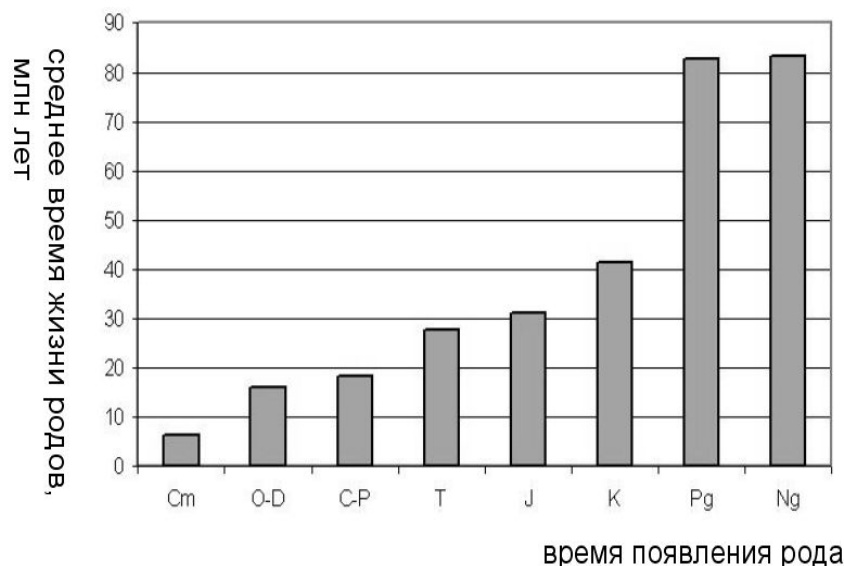
Если рост альфа-разнообразия может способствовать стабильности экосистем, то можно ожидать, что стабильность (устойчивость) морских экосистем в течение фанерозоя также росла.

Важным индикатором прогрессивного развития морских сообществ в фанерозое служит рост равномерности распределения видовых и родовых обилий, о чем мы также говорили в *Главе 4* (Magurran 1988; Powell, Kowalewski 2002; Bush, Vambach 2004; Peters 2004; Wagner *et al.* 2006). Многочисленные факты свидетельствуют о происходившем в течение фанерозоя расширении спектра местообитаний, освоенных морскими организмами, об усложнении нишевой структуры экосистем, о росте разнообразия используемых образов жизни, об увеличении суммарной биомассы и интенсивности трофического круговорота в морской биоте (Vermeij 1995; Vambach 1983, 1985, 1999; Vambach *et al.* 2007; Powell, Kowalewski 2002). Согласно предположению Буша и Бамбаха, увеличение объема используемого экологического пространства могло способствовать как росту альфа-разнообразия, так и увеличению равномерности распределения видовых обилий (Bush, Vambach 2004; Vambach *et al.* 2007).

Если морские сообщества в течение фанерозоя становились в целом все более сложными и устойчивыми, то естественно предположить, что и виды (роды), составляющие эти сообщества, тоже становились более стабильными и устойчивыми к вымиранию. Факты, подтверждающие это предположение, подробно рассмотрены выше в *Главе 4*. Важнейшими из них, на наш взгляд, являются рост средней продолжительности существо-

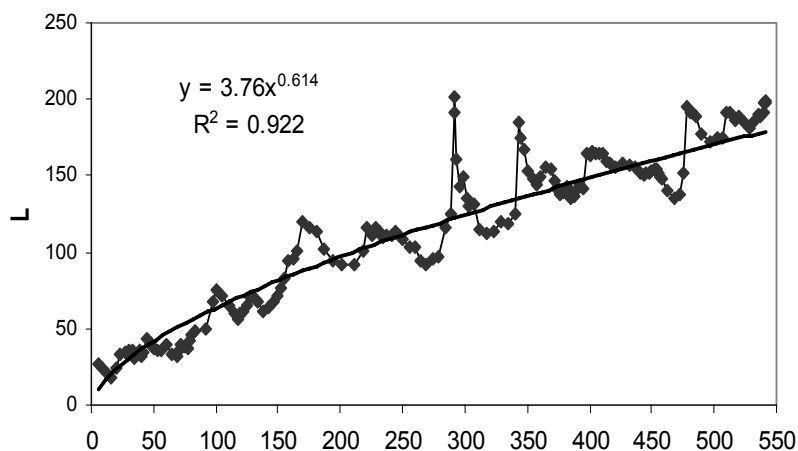
вания родов и семейств в течение фанерозоя (Рис. 4.8); постепенное накопление долгоживущих (устойчивых) родов в когортах одновременно появившихся родов (Рис. 4.9); снижение удельной скорости вымирания родов и семейств (Рис. 4.19, 4.20).

Рис. 5.1. Рост средней продолжительности существования (L) родов (вертикальная ось) в зависимости от времени их появления.



Примечания. Cm – кембрий, O-D – ордовик – девон, C-P – карбон – пермь, T – триас, J – юра, K – мел, Pg – палеоген, Ng – неоген.

Параллелизм двух процессов, имевших место в ФМБ – роста альфа-разнообразия и роста продолжительности существования (устойчивости) родов – подчеркивается еще и тем обстоятельством, что оба они имели ступенчатый характер. Правда, в динамике продолжительности существования родов эта ступенчатость выражена слабо и становится заметна только при разделении родов на когорты в соответствии с временем их появления: самые короткоживущие роды появлялись в кембрии, более долгоживущие – в ордовике – перми, еще более долгоживущие – в мезозое; в кайнозое появлялись наиболее устойчивые роды (Рис. 5.1; Марков 2001, 2002). Если же рассматривать среднюю продолжительность существования всех родов, существовавших в данный момент времени, то этот показатель рос более или менее линейно (Рис. 5.2):

Рис. 5.2. Рост средней продолжительности существования (L) родов морских организмов в течение фанерозоя

Примечания. Горизонтальная ось: время в млн лет от начала кембрия. Вертикальная ось: средняя L родов, существовавших в течение данного стратиграфического интервала. В выборку включены все роды ($N = 15503$), датированные с точностью не меньшей, чем до яруса, сведения по которым имеются в *SDB* и *PBDB* (см. *Материал и методика*). Степенной тренд показан только для наглядности.

Параллельный рост альфа-разнообразия и продолжительности существования (устойчивости) родов может объясняться наличием причинно-следственных связей между двумя показателями (так, описанная в *Главе 4* модель предполагает, что рост альфа-разнообразия мог быть **причиной** роста устойчивости родов). Однако возможны и другие объяснения. Например, параллельный рост двух показателей может объясняться действием какого-либо третьего фактора, который постепенно и направленно менялся в течение фанерозоя и при этом сходным образом влиял на динамику альфа-разнообразия и устойчивости родов. В роли такого фактора могли выступать как объективные характеристики абиотической или биотической среды, так и меняющаяся с возрастом отложений избирательная неполнота палеонтологической летописи.

Таким образом, ряд эмпирических фактов и теоретических построений указывает на возможность существования положительной корреляции между альфа-разнообразием и продолжительностью существования (устойчивостью к вымиранию) родов. Однако данная гипотеза до сих пор не подвергалась сколько-нибудь масштабной эмпирической проверке. В настоящей главе на основе анализа двух глобальных палеонтологических

баз данных демонстрируется реальность искомой корреляции и ее высокая статистическая значимость. Кроме того, мы постараемся показать, что эта корреляция, по-видимому, не является вторичным феноменом, отражающим влияние какого-либо «третьего» фактора: геологического времени, степени литифицированности пород, глубинного градиента, различий в частоте встречаемости и вероятности фоссилизации родов или палеоширотного градиента.

Материал и методика

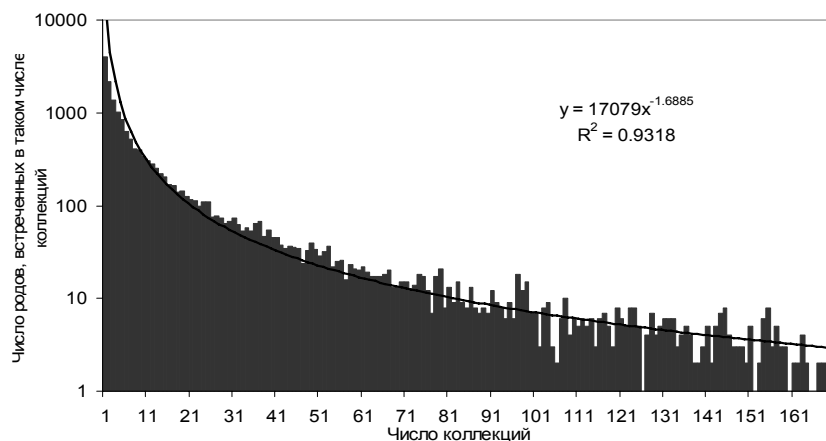
Использовались данные из двух сводок:

1. База данных Дж. Сепкоски (*SDB*) (<http://strata.geology.wisc.edu/jack/>; см. *Главу 4*);

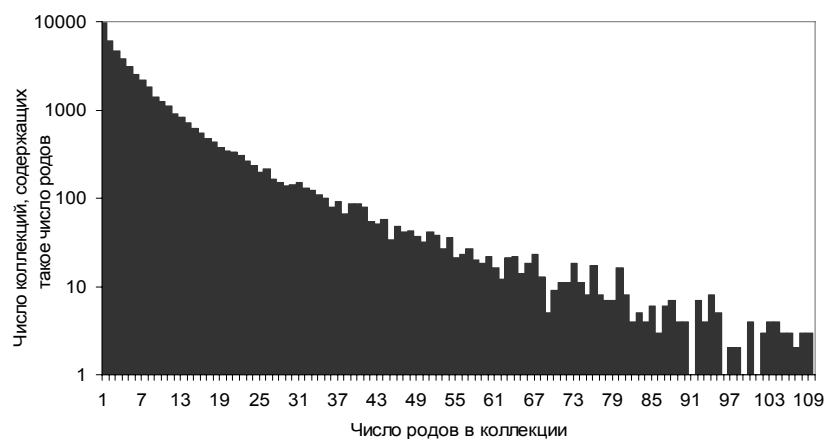
2. Международная палеонтологическая база данных *The Paleobiology Database (PBDB)*, содержащая подробные сведения о более чем 75 тыс. палеонтологических коллекций со всего мира (<http://paleodb.org/>; Alroy *et al.* 2001). Каждая коллекция в *PBDB* представляет собой набор фоссилий, собранных в одном местонахождении и в одном стратиграфическом слое, т.е. одновозрастных. Для каждой коллекции указан список таксонов (чаще всего родов или видов), современные географические координаты, палеокоординаты, сведения по литологии, стратиграфии, палеоэкологии и др. Несмотря на свой внушительный объем, *PBDB* заведомо неполна. Кроме того, полнота представленности сведений по различным странам и стратиграфическим интервалам может очень сильно различаться (например, данные по мезозою менее полны, чем кайнозойские; коллекций из США гораздо больше, чем из России, и т.д.) Данные, использованные в настоящей работе, были загружены с сервера *PBDB* 9 октября 2007 г.

Данные из двух указанных источников были объединены по полю «название рода» и проверены на целостность. После удаления нескольких сотен сомнительных соответствий был получен итоговый список, включающий 16952 рода фанерозойских морских животных, по каждому из которых достоверные данные имеются и в *SDB*, и в *PBDB*. В анализ были включены все старшие таксоны.

Использовались данные только по тем коллекциям *PBDB*, которые содержат хотя бы один род из данного списка (47398 коллекций). *Рис. 5.3* и *5.4* показывают количественное распределение родов по коллекциям. Преобладание родов, встреченных лишь в одной или двух коллекциях, отражает неполноту данных (в противном случае следовало бы ожидать распределения, более близкого к лог-нормальному) (*Рис. 5.3*). Коллекции, содержащие только один или два рода, составляют около 1/3 от общего числа коллекций (15891 коллекций из 47398; *Рис. 5.4*). Общая статистика по исходным данным приведена в *Табл. 5.1*.

Рис. 5.3. Количественное распределение родов по коллекциям

Примечания. По горизонтальной оси: число коллекций, в которых встречен род. По вертикальной оси: число родов, встреченных в таком числе коллекций. Шкала полулогарифмическая. Степенной тренд показан только для наглядности.

Рис. 5.4. Количественное распределение размеров коллекций

Примечания. По горизонтальной оси: число родов в коллекции. По вертикальной оси: число коллекций, содержащих такое число родов.

Табл. 5.1. Общая статистика исходных данных (учтены только роды, сведения по которым имеются и в *PBDB*, и в *SDB*)

		Число коллекций	Общее число родовых «нахождений»*	Общее число родов
ЭРА	Палеозой	21995	148628	8769
	Мезозой	17813	108073	5401
	Кайнозой	7590	71231	4069
Литифицированность пород	Литифицированные	21082	137256	11421
	Слабо литифицированные	2265	20231	3182
	Не литифицированные	1334	22620	2063
	Нет данных	22717	147825	11762
Глубинный градиент	Открыто-морские	7480	59294	6821
	Прибрежные	8753	63487	7795
	Нет данных	31165	205151	14466
Всего		47398	327932	16952

Примечание. «Нахождением» (*occurrence*) в *PBDB* называется единичная запись в таблице, связывающей таблицу «Коллекции» с таблицей «Таксоны». Каждая такая запись включает два числа: номер (идентификатор) коллекции и номер таксона. Каждое «нахождение», таким образом, представляет собой информацию о наличии данного таксона в данном месте и в данном геологическом слое.

Использовались следующие количественные показатели:

1) L (продолжительность существования, млн лет). Вычислялась как интервал времени между моментами первого и последнего появления рода в палеонтологической летописи, согласно *SDB*. Время первого (последнего) появления в *SDB* представлено в виде стратиграфического интервала. Мы использовали случайно выбранный в пределах этого интервала момент времени в качестве приблизительной оценки времени появления (вымирания) рода. Для невымерших родов вычислялась «ожидаемая» продолжительность существования. Вычисление основывалось на допущении, что наблюдавшаяся в течение кайнозоя средняя скорость вымирания (около 0,7% родов за 1 млн лет для морских родов, пересекших хотя бы одну стратиграфическую границу) сохранится и в будущем. Для современных родов, присутствующих в доголоценовых отложениях, моделировалось их будущее «существование», причем вероятность вымирания в течение каждого последующего миллиона лет полагалась равной 0,007 (Марков 2000, 2001, 2002). В данной работе мы рассматриваем L как приблизительную оценку стабильности рода (устойчивости к вымиранию). Поэтому при вычислении L использовался полный стратиграфи-

ческий интервал рода во всех случаях, в том числе и тогда, когда анализировались данные по какому-либо конкретному временному интервалу, в течение которого род еще не вымер.

2) D (среднее число родов в коллекциях, содержащих данный род). Величина D рассматривалась как приблизительная оценка степени приспособленности рода к жизни в сложном (или простом) биотическом окружении, или к жизни в сообществах с высоким или низким альфа-разнообразием. Роды с высокими значениями D встречаются преимущественно в разнообразных коллекциях, в то время как роды с низкими значениями D встречаются в основном в коллекциях с низким уровнем родового разнообразия. Эта оценка основана на допущении, что реальное альфа-разнообразие палеосообществ является важным фактором, влияющим на таксономическое разнообразие палеонтологических коллекций (наряду с другими факторами, такими как сохранность ископаемых, исследовательское усилие, цели и методы сбора конкретной коллекции и т.д.) Факты, подтверждающие правомерность данного допущения, обсуждаются ниже. Величина D была вычислена для всех 16952 родов, сведения по которым имеются как в *PBDB*, так и в *SDB*. При вычислениях учитывались полные родовые списки для каждой коллекции *PBDB*, а не только те роды, для которых нашлись соответствующие записи в *SDB*. Оценка обилия, частоты встречаемости, «распространенности» или вероятности нахождения рода в палеонтологической летописи (в английской терминологии это соответствует понятиям *abundance*, *occupancy*, *occurrence rate*, *encounter probability* (Foote et al. 2007)). A вычисляется как N_1/N_2 , где N_1 – число коллекций, содержащих данный род; N_2 – общее число коллекций (согласно *PBDB*), возраст которых находится в пределах времени (стратиграфического интервала) существования данного рода (согласно *SDB*). Таким образом, величина A отражает отношение числа коллекций, где род реально найден, к общему числу коллекций, в которых он теоретически мог бы быть найден, учитывая время его существования.

Кроме того, в анализе использовались: палеогеографическая широта (указанная в *PBDB* для каждой коллекции), степень литифицированности пород и приуроченность коллекции к прибрежным или открыто-морским биотопам (согласно *PBDB*).

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Между величинами L и D существует положительная корреляция

Рис. 5.5 показывает искомую корреляцию для родов, каждый из которых встречен не менее чем в 10 коллекциях *PBDB* (число таких родов – 5569). В большинстве случаев соотношение между L и D хорошо аппроксимиру-

ется степенной функцией, поэтому удобно использовать натуральные логарифмы обеих величин, что позволяет преобразовать степенную зависимость в линейную. Корреляция сохраняет высокий уровень статистической значимости и в том случае, если в анализируемую выборку включены все роды ($N = 16952$): $R = 0,299$, $p \ll 0,00001$.

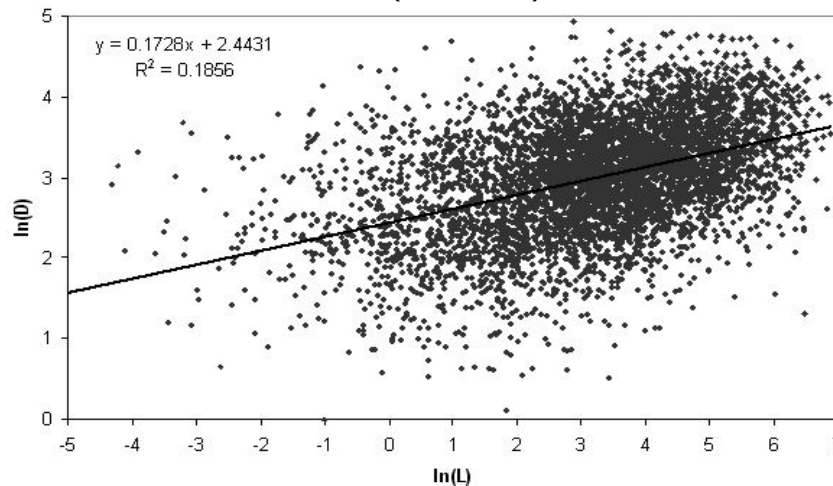
Сравнительно низкие значения коэффициента корреляции Пирсона указывают на то, что корреляция между L и D является **слабой**, хотя и обладает высоким уровнем статистической значимости. Этот результат является ожидаемым по двум причинам.

Во-первых, обе величины (L и D) представляют собой весьма грубые, приблизительные и неточные оценки тех объективных характеристик исследуемых родов, которые мы пытаемся с их помощью исследовать (устойчивости родов и альфа-разнообразия сообществ, в которых они обитают). В таких обстоятельствах обнаружение сильной корреляции свидетельствовало бы, скорее всего, об артефакте.

Во-вторых, продолжительность существования рода, естественно, не может зависеть **только** от того, приурочен ли он к сложным или простым сообществам. Очевидно, что величина L зависит от множества факторов, в том числе случайных (Jablonski 2007; см. *Обсуждение*).

Следовательно, на основании нашей исходной гипотезы о том, что высокое альфа-разнообразие способствует росту устойчивости родов, можно предсказать наличие именно **слабой** корреляции между L и D .

Рис. 5.5. Соотношение $\ln(L)$ (горизонтальная ось) и $\ln(D)$ (вертикальная ось) для родов, присутствующих не менее чем в 10 коллекциях *PBDB* ($N = 5569$)



Примечание. Параметры линейной регрессии: $R = 0,431$, $p \ll 0,00001$.

Обнаруженная корреляция устойчива к возможным источникам ошибок при оценке величины L . Эти ошибки неизбежно возникают в основном из-за двух категорий родов: (1) «однодневок», то есть родов, известных только из одного стратиграфического интервала (для таких родов значение L вычислялось как случайное число в диапазоне от 0 до продолжительности интервала); (2) невымерших родов (для них на основе данных по кайнозойским темпам вымирания вычислялась «ожидаемая» величина L). Однако положительная корреляция между L и D остается статистически значимой и в том случае, если обе эти группы родов или любую из них по отдельности исключить из анализа. Например, для родов, каждый из которых встречен не менее чем в 10 коллекциях *PBDB*, за вычетом современных родов и однодневок ($N = 3957$), корреляция сохраняет высокий уровень статистической значимости: $R = 0,267$, $p \ll 0,00001$.

Следует отметить, что когда мы исключаем из выборки одновременно и роды-«однодневки», и невымершие роды, мы тем самым радикально сокращаем общий размах варибельности величины L , потому что при этом исключаются из рассмотрения сразу и самые долгоживущие, и самые короткоживущие роды. Поэтому сохранение статистической значимости в данном случае говорит о высокой устойчивости рассматриваемой корреляции к влиянию «выбросов» (значений, резко отличающихся от средних).

Также необходимо отметить, что степень точности оценок величины L , основанных на стратиграфических интервалах родов по данным *SDB*, по-видимому, является вполне достаточной для содержательных биологических интерпретаций. Если мы используем вместо этих оценок другие, основанные на данных *PBDB*, то есть если мы используем для вычисления L совершенно иной, независимый источник данных, то результаты получаются точно такие же. Следует подчеркнуть, что *PBDB* содержит заведомо неполные сведения по пространственно-временному распространению ископаемых родов. Более того, создатели *PBDB* (в отличие от Дж. Сепкоски, создателя *SDB*) даже не ставили перед собой такой задачи – непременно покрыть весь стратиграфический интервал распространения каждого рода. Тем не менее, оценки величины L , основанные на данных из *PBDB*, оказываются пригодными для целей настоящего исследования почти в той же степени, что и оценки, основанные на *SDB*. Как и следовало ожидать, между теми и другими оценками существует положительная корреляция. Для родов, каждый из которых встречен не менее чем в 10 коллекциях *PBDB*, за вычетом однодневок и невымерших родов ($N=3957$), соотношение между этими оценками может быть аппроксимировано уравнением: $L_{PBDB} = 0,507 \cdot L_{SDB} + 10,2$; $R = 0,633$; $p \ll 0,00001$. Для той же выборки параметры положительной корреляции между L_{PBDB} и D ($R = 0,206$; $p \ll 0,00001$; коэффициент регрессии $0,147 \pm 0,022$ [95% дове-

рительные интервалы]) оказываются практически неотличимыми от параметров положительной корреляции между L_{SDV} и D ($R = 0,267$; $p \ll 0,00001$; коэффициент регрессии $0,139 \pm 0,016$). Эти результаты показывают, что для решения задач данного исследования вполне достаточно иметь **приблизительные** оценки величины L .

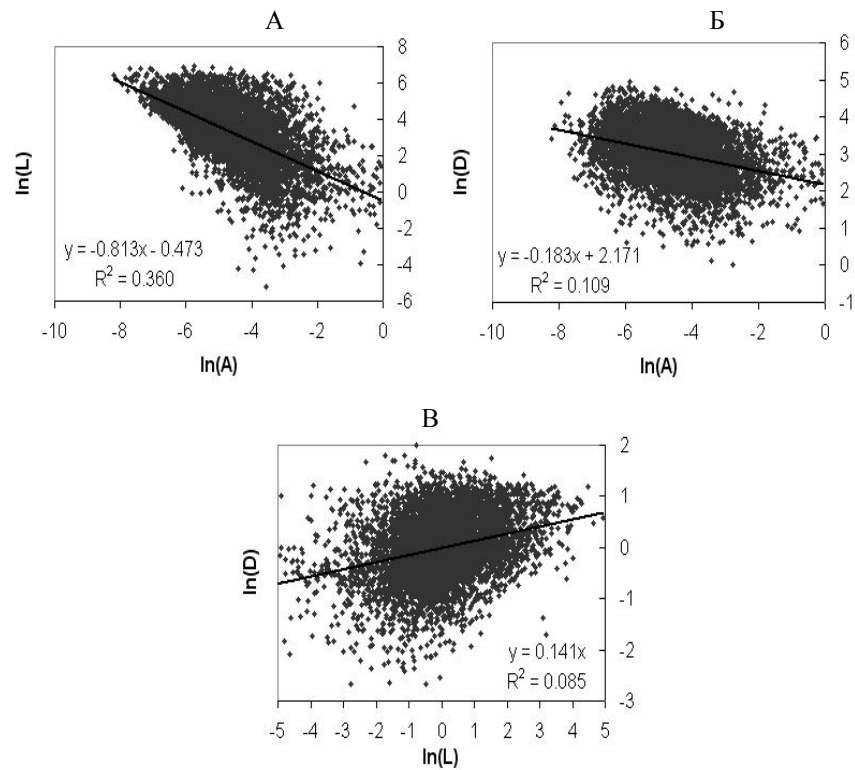
Положительная корреляция между L и D может объясняться либо причинно-следственными связями (прямыми или опосредованными) между этими величинами, либо какими-то дополнительными факторами, которые сходным образом влияют на обе величины. Ниже мы рассмотрим пять таких факторов, которые теоретически могли бы произвести подобный эффект.

2. Встречаемость (A) отрицательно коррелирует с L и D, но это не может быть причиной положительной корреляции между двумя последними величинами

Дифференциальная (избирательная) неполнота палеонтологической летописи является главным источником неопределенности и ошибок при количественном анализе палеонтологических данных. Частота встречаемости родов (A) чрезвычайно чувствительна к неполноте летописи. Это дает нам возможность оценить степень влияния неполноты летописи на величины L и D (и на их корреляцию друг с другом), сопоставив эти величины с A .

Регрессионный анализ показывает существование значимых отрицательных корреляций: (1) между A и L и (2) между A и D (Рис. 5.6А, Б). Для всех родов в первом случае (для корреляции между A и L) коэффициент корреляции Пирсона $R = -0,409$; во втором (для корреляции между A и D) $R = -0,161$. Для родов, присутствующих не менее чем в 10 коллекциях, соответствующие значения составляют: $R = -0,600$ (в первом случае); $R = -0,331$ (во втором случае); $p \ll 0,00001$ для всех четырех корреляций. Отметим, что A коррелирует с L сильнее, чем с D .

Рис. 5.6. Частота встречаемости отрицательно коррелирует как с L , так и с D , однако это не может служить объяснением наблюдаемой положительной корреляции между L и D



Примечания. А – Отрицательная корреляция между продолжительностью существования родов и частотой их встречаемости (соотношение $\ln(L)$ и $\ln(A)$). Б – Отрицательная корреляция между средним размером коллекций, в которых встречен данный род, и частотой его встречаемости (соотношение $\ln(D)$ и $\ln(A)$). В – Положительная корреляция между $\ln(D)$ и $\ln(L)$ после внесения поправок на эффект частоты встречаемости (т.е. после вычитания линейных трендов, показанных на фигурах А и Б). Учтены роды, встреченные не менее чем в 10 коллекциях *PBDB* ($N = 5569$).

Мы полагаем, что обе отрицательные корреляции (между A и L и между A и D), скорее всего, являются следствием избирательной неполноты палеонтологической летописи, хотя теоретически возможны и другие объяснения (см. *Обсуждение*).

Поскольку величины L и D зависят от A сходным образом (в обоих случаях наблюдается отрицательная корреляция), можно предположить, что именно этими зависимостями и объясняется положительная корреляция между L и D . Другими словами, можно предположить, что долгоживущие роды имеют более высокие значения D просто потому, что для долгоживущих родов характерны низкие значения A (что объясняется неполнотой летописи), учитывая, что роды с низкими значениями A обычно характеризуются высокими значениями D (опять-таки из-за неполноты летописи). Если бы это предположение подтвердилось, нам следовало бы заключить, что обнаруженная положительная корреляция между L и D является артефактом неполноты летописи.

Однако имеющиеся данные не подтверждают это предположение. После внесения соответствующих поправок (то есть после вычитания из вычисленных величин $\ln(L)$ и $\ln(D)$ линейных трендов, отражающих влияние величины $\ln(A)$ на $\ln(L)$ и $\ln(D)$), положительная корреляция между L и D сохраняет высокий уровень статистической значимости (Рис. 5.6В). Соотношение между «исправленными» значениями может быть аппроксимировано уравнением: $\ln(D)_{\text{corrected}} = 0,141 \cdot \ln(L)_{\text{corrected}}$ ($R = 0,292$, $p \ll 0,00001$). Таким образом, соотношения между A и L и между A и D не дают исчерпывающего объяснения наблюдаемой положительной корреляции между L и D . Подробнее эти соотношения обсуждаются ниже (см. *Обсуждение*).

3. Величины L и D зависят от литифицированности пород, однако это не является причиной положительной корреляции между ними

Степень литифицированности («окаменелости») осадочных пород оказывает огромное влияние на полноту ископаемой летописи и на число родов, попадающих в среднестатистическую палеонтологическую коллекцию. При прочих равных условиях из нелитифицированных (сыпучих) и слабо литифицированных пород удастся извлечь в среднем существенно больше окаменелостей, чем из сильно литифицированных (Powell, Kowalewski 2002; Bush, Vambach 2004).

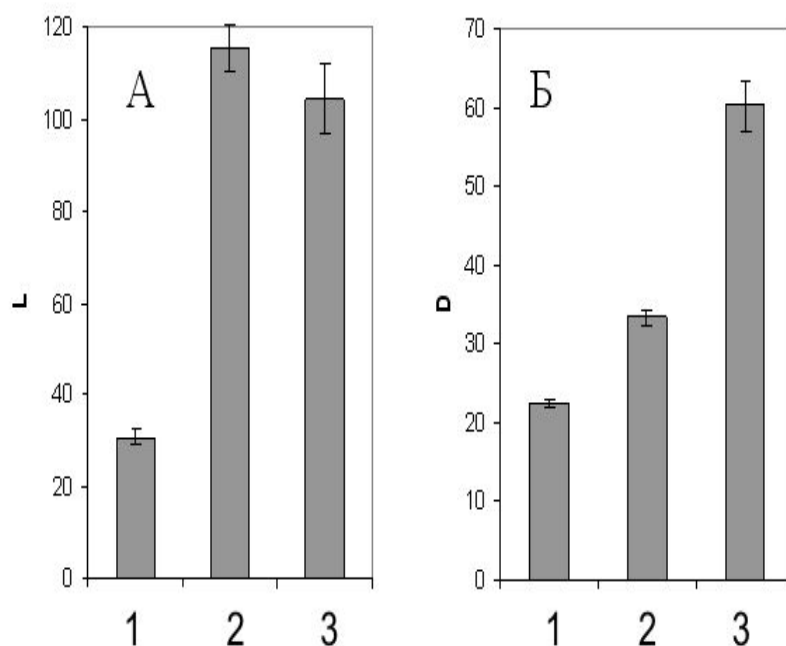
Это подтверждается сравнением среднего родового богатства коллекций *PBDB*, происходящих из местонахождений с различной степенью литифицированности пород (в дальнейшем для краткости мы будем называть коллекции, происходящие из литифицированных пород, просто «литифицированными коллекциями»).

В среднестатистической «литифицированной» коллекции *PBDB* содержится 7,521 родов (число таких коллекций: 21082). Среднее число родов в одной «нелитифицированной» или «слабо литифицированной» коллекции значительно выше: 14,739 родов на коллекцию (таких коллекций

всего 3599). Это различие статистически значимо ($p < 0,00001$, двусторонний t -тест).

Роды, встречающиеся (1) только в литифицированных коллекциях, (2) в коллекциях обоих типов и (3) только в нелитифицированных или слабо литифицированных коллекциях характеризуются разными средними значениями L и D . Однако величины L и D зависят от литифицированности по-разному (Рис. 5.7):

Рис. 5.7. Зависимость величин L и D от литифицированности



Примечания. А – среднее значение L родов, встреченных: 1 – только в «литифицированных» коллекциях (8674 родов), 2 – в обоих типах коллекций (2747 родов), 3 – только в «нелитифицированных» и «слабо литифицированных» коллекциях (1238 родов). Б – среднее значение D в тех же трех группах родов. Показаны 95% доверительные интервалы.

Величина D плавно растёт от группы (1) к группе (3) (Рис. 5.7Б). Этот тренд, скорее всего, отражает влияние литифицированности на эффектив-

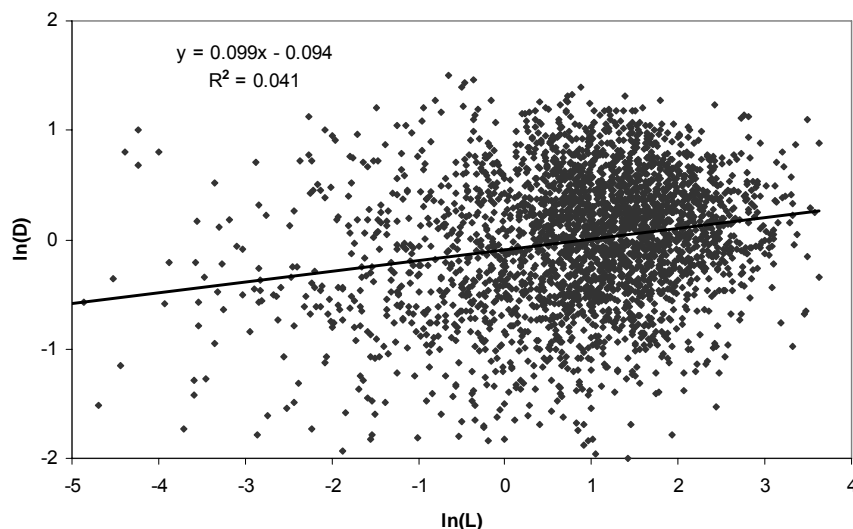
ность палеонтологических сборов. Коллекции, собранные из нелитифицированных отложений, обычно содержат больше родов, и поэтому роды, приуроченные к «нелитифицированным» коллекциям, имеют более высокие значения D .

Величина L , напротив, максимальна для группы (2), то есть для родов, присутствующих как в литифицированных, так и в нелитифицированных коллекциях (хотя различие между группами (2) и (3) находится несколько ниже уровня статистической значимости). Данный результат является ожидаемым, поскольку группа (2), очевидно, включает роды наиболее эврибионтные, то есть приспособленные к жизни в разнообразных условиях. Вполне естественно, что такие роды обладают наибольшей устойчивостью к вымиранию (т.к. способны переносить значительные колебания условий среды), и поэтому имеют наиболее высокую среднюю продолжительность существования (Марков, Наймарк 1998). Различные факторы, способные влиять на продолжительность существования родов, обсуждаются ниже.

Различия между группами (1) и (3) по величинам L и D имеют сходный характер: роды, приуроченные к нелитифицированным коллекциям, характеризуются более высокими значениями L и D по сравнению с родами, приуроченными к литифицированным породам. Это означает, что положительная корреляция между L и D теоретически могла бы объясняться влиянием литифицированности. Однако это предположение не подтверждается имеющимися данными, поскольку положительная корреляция между L и D остается статистически значимой, если рассматривать по отдельности выборки родов, приуроченных только к литифицированным (или нелитифицированным) коллекциям.

Для всех родов, встреченных только в литифицированных коллекциях ($N=8674$) линейная зависимость $\ln(D)$ от $\ln(L)$ может быть аппроксимирована уравнением: $\ln(D) = 0,107 \cdot \ln(L) + 2,567$ ($R= 0,232$, $p < 0,00001$). После внесения поправок на влияние частоты встречаемости A (см. предыдущий раздел), получаем зависимость, аппроксимируемую уравнением: $\ln(D)_{\text{corrected}} = 0,089 \cdot \ln(L)_{\text{corrected}} - 0,108$ ($R= 0,171$, $p < 0,00001$). Корреляция становится более сильной, если учитывать только роды, встреченные не менее чем в 10 коллекциях ($N=2885$): $R=0,323$, $p < 0,00001$ без поправок; $R = 0,203$, $p < 0,00001$ после внесения поправок на влияние A (Рис. 5.8):

Рис. 5.8. Положительная корреляция между L и D для родов, встречающихся только в «литифицированных» коллекциях



Примечания. Учтены роды, каждый из которых встречен не менее чем в 10 коллекциях (2885 родов), после внесения поправок на влияние частоты встречаемости (A). Статистическая значимость положительной корреляции ($p \ll 0,00001$) в данном случае указывает на то, что эту корреляцию нельзя объяснить совместным влиянием двух факторов, связанных с неполнотой летописи (литифицированностью пород и частотой встречаемости).

Для родов, встреченных только в не литифицированных или слабо литифицированных коллекциях, не менее чем в 10 коллекциях каждый ($N = 1238$), $R = 0,190$, $p \ll 0,00001$ (без поправок), или $R = 0,132$, $p = 0,000003$ (с поправками на влияние A).

Эти результаты показывают, что два важнейших фактора, связанных с избирательной неполнотой палеонтологической летописи, а именно частота встречаемости (A) и литифицированность, взятые вместе или по отдельности, не могут удовлетворительно объяснить обнаруженную положительную корреляцию между L и D , несмотря на то, что и L , и D до некоторой степени зависят от этих факторов.

Это позволяет предположить, что данная корреляция не является артефактом неполноты летописи и может нести осмысленный биологический «сигнал». При этом взаимосвязь между величинами L и D может быть как «первичной» (причинная связь), так и «вторичной» (обусловленной другими объективными природными факторами, которые могут вли-

ять на L и D похожим образом). Ниже мы обсудим три таких фактора: геологическое время, географическую широту и глубинный градиент.

4. Глубинный градиент по-разному влияет на величины L и D и потому не может быть причиной обсуждаемой корреляции

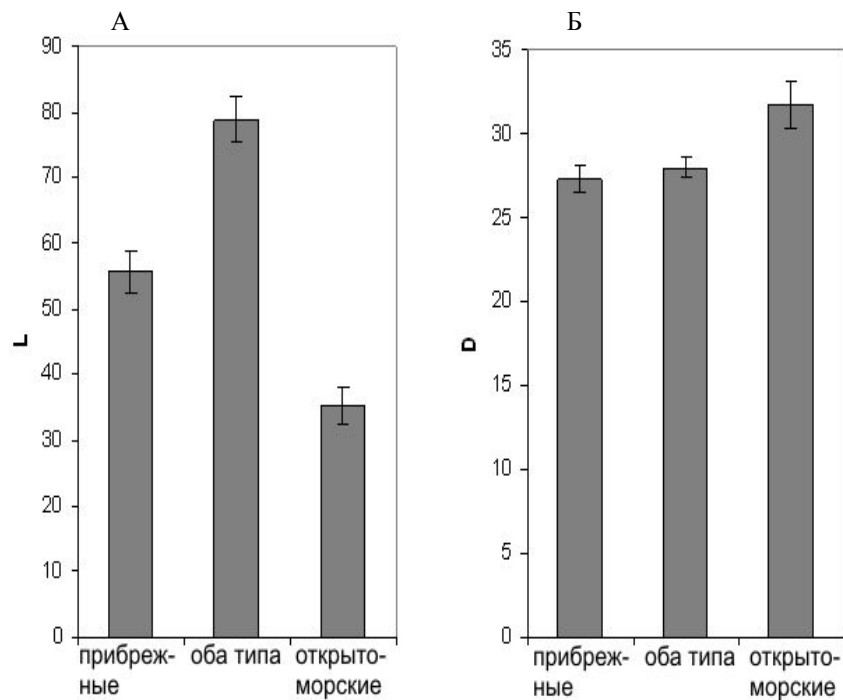
В пределах рассматриваемого нами множества коллекций *PBDB* имеется 8753 коллекции, которые можно охарактеризовать как «прибрежные» на основании приведенных в *PBDB* сведений, и 7480 коллекций, которые можно считать «открыто-морскими». Среднее родовое богатство (число родов в одной коллекции) в этих двух группах коллекций составляет 8,237 и 8,905 соответственно ($p = 0,0003$, двусторонний t -тест). Таким образом, открыто-морские коллекции характеризуются несколько более высоким родовым разнообразием, что соответствует результатам прежних исследований (Sepkoski 1988, 1991a).

Глубинный (прибрежно – открытоморской) градиент влияет на величины L и D по-разному (Рис. 5.9). Роды, встречающиеся в обеих глубинных зонах, характеризуются самыми высокими значениями L , то есть являются самыми долгоживущими. Подобно ситуации, рассмотренной в предыдущем разделе, это объясняется, скорее всего, тем, что эврибионтные роды (в данном случае – способные жить на разных глубинах) в целом являются более устойчивыми к вымиранию, потому что способны переносить значительные колебания условий среды.

Среднее значение L выше у родов, встреченных только в прибрежных коллекциях, по сравнению с родами, приуроченными к открыто-морским коллекциям. Напротив, средняя величина D несколько выше у родов, встреченных только в открыто-морских коллекциях. По-видимому, это объясняется тем, что открыто-морские сообщества в целом характеризуются более высоким уровнем альфа-разнообразия, и это обстоятельство адекватно отражается размером коллекций.

Поскольку глубинный градиент влияет на величины L и D по-разному, этот фактор не может объяснить наблюдаемую положительную корреляцию между L и D . По сути дела, эта корреляция существует вопреки данному фактору, а не благодаря ему.

Ниже будет дано более подробное обсуждение результатов, изложенных в данном разделе (см. *Обсуждение*).

Рис. 5.9. Глубинный градиент по-разному влияет на величины L и D 

Примечания. А – средние значения L для родов, встреченных только в прибрежных коллекциях (3725 родов), в обоих типах коллекций (3980 родов), и только в открыто-морских коллекциях (2742 рода). Б – средние значения D в тех же трех группах родов. Показаны 95% доверительные интервалы.

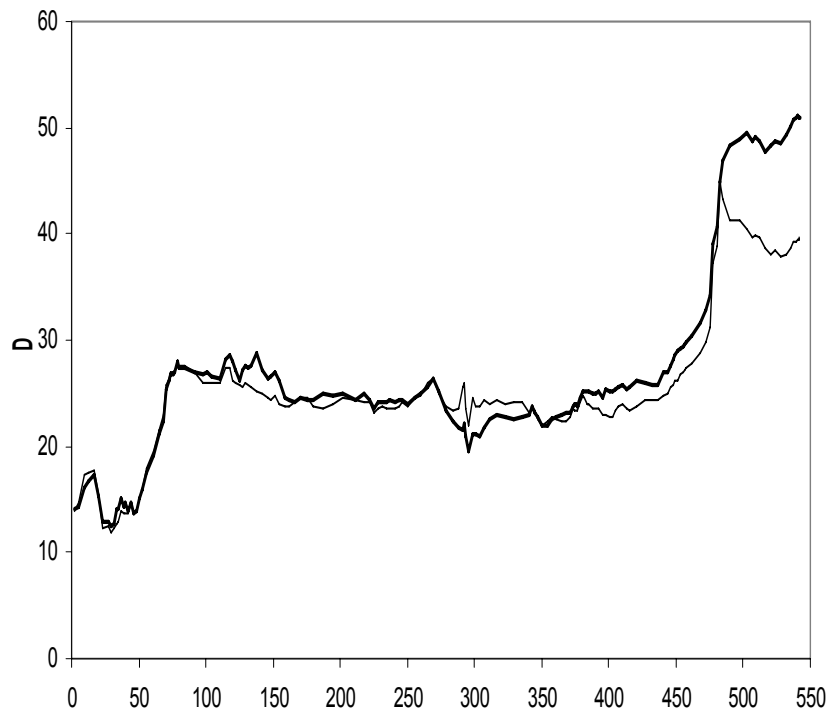
5. Как L , так и D в течение фанерозоя в целом росли, однако положительная корреляция между ними сохранялась и в периоды временного прекращения роста

Рост средней продолжительности существования родов морских организмов (L) в течение фанерозоя был почти линейным, прерываемым локальными колебаниями (Рис. 5.2; Марков 2000). Рост показателя D , напротив, был отчетливо нелинейным. В фанерозойской динамике D очень хорошо заметны три «ступеньки», в точности соответствующие тем, что были выявлены ранее в динамике альфа-разнообразия морских сообществ

(Рис. 5.10, 5.11; Bambach 1977; Sepkoski 1988). Такой ступенчатый характер роста D подтверждает наше предположение о том, что величину D можно использовать в качестве грубой оценки альфа-разнообразия (см. Обсуждение).

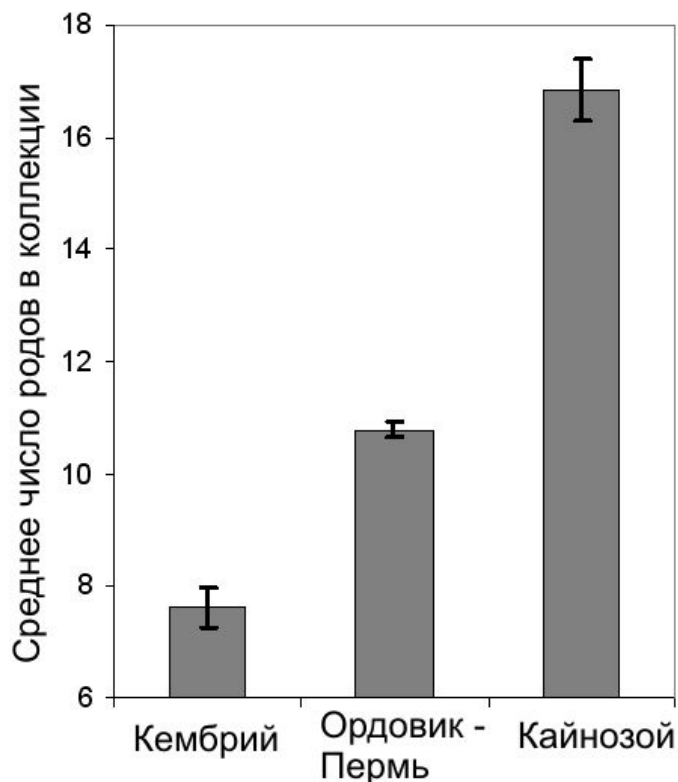
Тот факт, что динамика роста величин L и D в течение фанерозоя была совершенно различной, противоречит предположению о том, что наблюдаемый рост двух показателей является артефактом (например, объясняется ростом неполноты летописи по мере увеличения возраста пород).

Рис. 5.10. Изменения среднего значения D морских родов в течение фанерозоя



Примечания. Горизонтальная ось: время от начала кембрия, млн лет. Вертикальная ось: среднее значение D родов, существовавших в данное время. Толстая линия: все роды, интервал существования которых датирован в *SDB* с точностью не меньшей, чем до яруса ($N = 15503$). Тонкая линия: роды, встреченные только в литифицированных коллекциях ($N = 8674$).

Рис. 5.11. Среднее число родов в коллекциях *PBDB* в зависимости от возраста коллекций



Примечание. Показаны 95% доверительные интервалы.

Тем не менее, правомерно задаться вопросом: не может ли наблюдаемая положительная корреляция между L и D объясняться просто-напросто тем обстоятельством, что обе эти величины в течение фанерозоя в целом росли?

Один из возможных способов поиска ответа на этот вопрос состоит в том, чтобы посмотреть, сохраняется ли положительная корреляция между L и D в те периоды, когда ни тот, ни другой показатель не демонстрировал значимого роста. Если в такой выборке положительная корреляция между L и D все равно присутствует, значит, параллельный рост двух величин в течение фанерозоя не может служить ее объяснением.

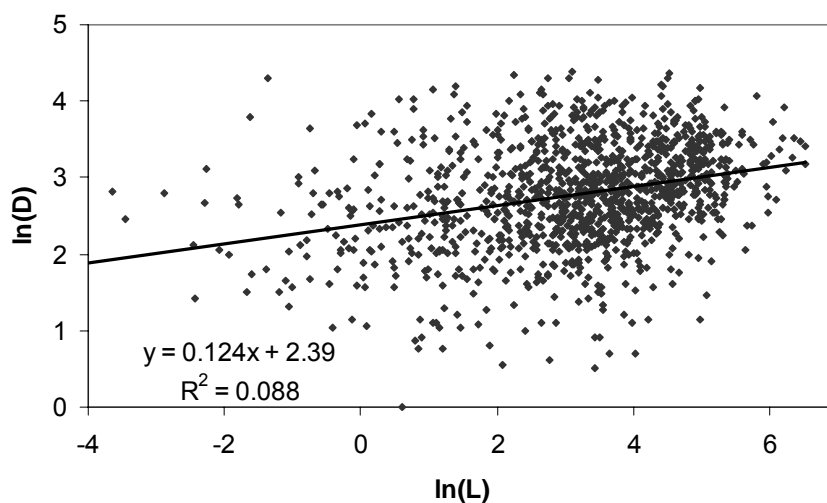
Самый длительный интервал, на протяжении которого ни один из двух показателей не демонстрировал значимого роста, начался в позднем девоне и закончился в ранней перми (примерно 385 – 271 млн лет назад). Для родов, присутствующих не менее чем в пяти коллекциях из этого интервала ($N = 1184$), L положительно коррелирует с D (в данном случае при вычислении D использовались данные только по коллекциям из этого временного интервала): $\ln(D) = 0,124 \cdot \ln(L) + 2,389$; $R = 0,297$, $p \ll 0,00001$ (Рис. 5.12). Этот результат практически не меняется, если величина D рассчитывается на основе всех коллекций, в которых встречен род, в том числе и тех, что находятся за пределами данного временного интервала: $\ln(D) = 0,134 \cdot \ln(L) + 2,400$; $R = 0,337$, $p \ll 0,00001$. Корреляция остается значимой и в том случае, если рассматриваются только роды, приуроченные к литифицированным коллекциям ($N = 575$), а величины $\ln(L)$ и $\ln(D)$ «исправлены» с учетом влияния A (см. выше в разделе 2): $\ln(D)_{\text{corrected}} = 0,145 \cdot \ln(L)_{\text{corrected}} - 0,201$; $R = 0,279$, $p \ll 0,00001$.

Положительная корреляция между L и D также остается значимой в пределах более коротких временных интервалов (отрезков длительностью 10 млн лет, см: Alroy *et al.* 2001). Статистическая значимость корреляции в пределах таких интервалов резко снижается в кайнозой по мере приближения к современности. Это ожидаемый результат, поскольку большинство кайнозойских морских родов живут и поныне. Для всех невымерших родов «ожидаемая» величина L вычислялась одинаковым образом, независимо от их экологии, таксономической принадлежности и других характеристик. Потому и не может быть никакой корреляции между «ожидаемой» продолжительностью существования и любой «естественной» характеристикой рода, в том числе D . «Ожидаемая» величина L предсказывает среднюю продолжительность существования **всех** современных морских родов, с тем, чтобы сделать возможным их сравнение с вымершими родами (Марков 2000).

Таким образом, параллельный рост L и D в течение фанерозоя, рассматриваемый сам по себе или в комплексе с другими факторами (такими как A и литифицированность), не может служить достаточным объяснением наблюдаемой положительной корреляции. Корреляция остается значимой и в те периоды, когда никакого роста не наблюдается, как это было в позднем палеозое.

Полученные результаты позволяют заключить, что обсуждаемая корреляция, очевидно, содержит в себе не зависящую от времени составляющую, которая к тому же не может быть сведена к факторам, связанным с неполнотой летописи, таким как литифицированность и частота встречаемости.

Рис. 5.12. Соотношение L и D для родов, найденных не менее чем в 5 коллекциях *PBDB*, происходящих из временного интервала от начала позднего девона до конца ранней перми (1184 рода)



Примечание. Значения D основаны только на коллекциях из этого интервала.

6. Величины L и D сходным образом зависят от палеошироты, однако положительная корреляция между этими величинами сохраняется даже в пределах одной и той же палеоширотной зоны

На *Рис. 5.13* показано количественное распределение коллекций *PBDB* по девяти «абсолютным палеоширотным зонам»¹ (как и везде в этой главе, учитывались только те коллекции *PBDB*, в которых есть роды, включенные в *SDB*). Четвертая палеоширотная зона (30° – 40°) содержит самое большое число коллекций.

Среднее родовое богатство коллекций немного варьирует в зависимости от палеошироты (*Рис. 5.14*). В среднем самые разнообразные коллекции происходят из средних широт.

¹ Каждая из этих зон объединяет две полосы по 10° широты каждая, расположенные симметрично относительно палеоэкватора. Например, вторая зона, « 10° – 20° », включает коллекции из местонахождений с палеоширотой от 10° до 20° Ю.Ш. и от 10° до 20° С.Ш.

Рис. 5.13. Распределение коллекций по палеоширотным зонам

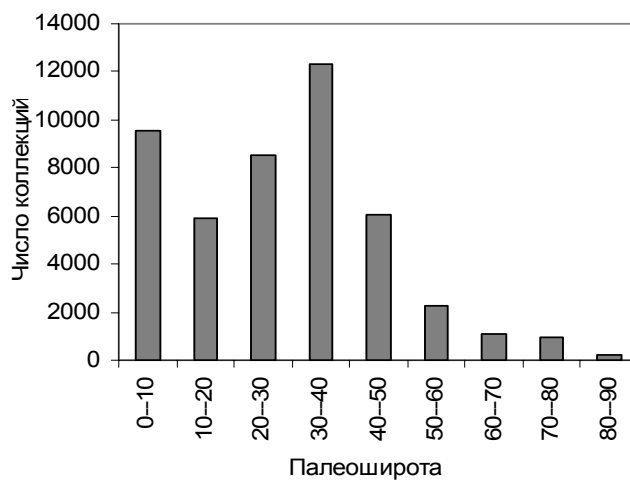
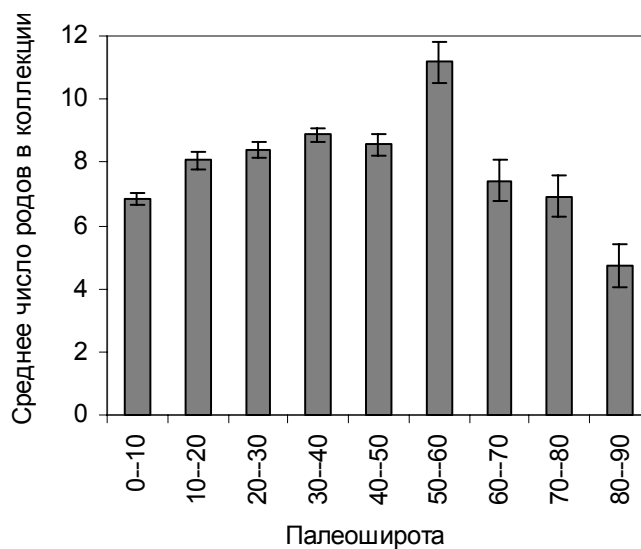


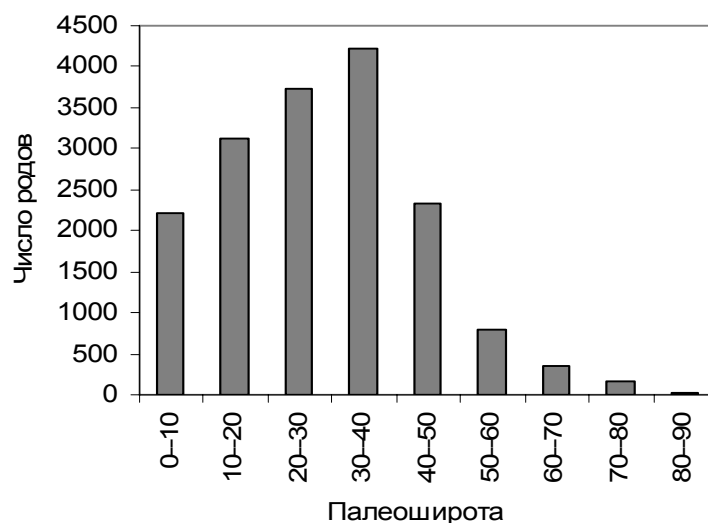
Рис. 5.14. Среднее число родов в коллекции в зависимости от палеошироты



Примечание. Показаны 95% доверительные интервалы.

Для того, чтобы изучить широтное распределение родового разнообразия и величин L и D , каждый род был «приписан» к одной палеоширотной зоне, соответствующей средней абсолютной палеошироте всех коллекций, в которых встречен данный род. Наибольшее родовое разнообразие в *PBDB* приурочено к абсолютным палеоширотам от 10^0 до 40^0 (Рис. 5.15). Необходимо отметить, что примененная нами методика может преувеличивать родовое разнообразие в высоких широтах, потому что родовой состав коллекций в пределах каждой «абсолютной палеоширотной зоны» в тенденции становится все более разнообразным по мере удаления от экватора. Например, очевидно, что родовой состав палеоширотных зон 10^0 – 20^0 С.Ш. и 10^0 – 20^0 Ю.Ш. должен быть более сходным, чем родовой состав зон 30^0 – 40^0 С.Ш. и 30^0 – 40^0 Ю.Ш. Объединение двух последних зон в одну «абсолютную палеоширотную зону» должно увеличивать получаемую оценку разнообразия по сравнению с зоной 10^0 – 20^0 . Однако для задач настоящего исследования оказалось нецелесообразным рассматривать по отдельности северные и южные палеоширотные зоны, потому что в этом случае графики оказываются гораздо более хаотичными и трудными для интерпретации, а некоторые закономерности перестают выявляться. Скорее всего это объясняется резко неравномерной представленностью в *PBDB* данных по северному и южному полушарию (данные по южному полушарию являются существенно более фрагментарными).

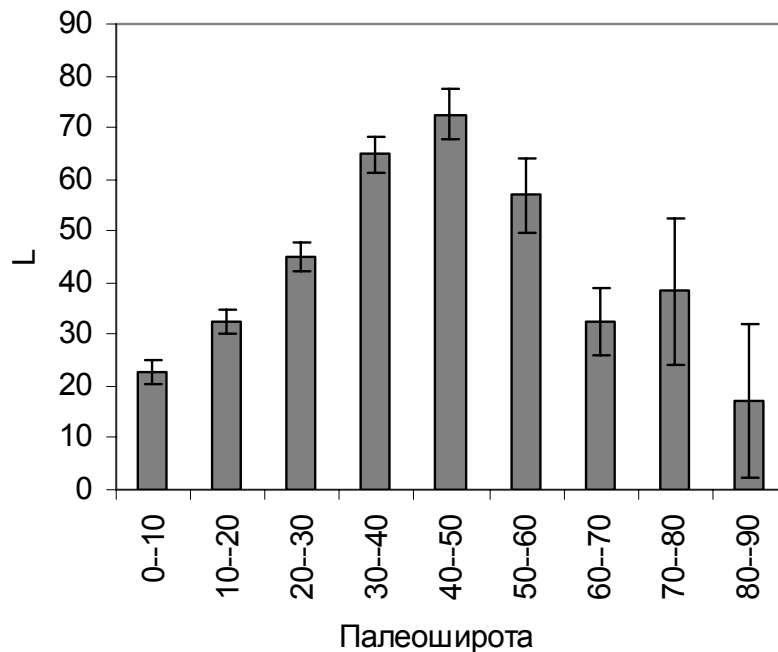
Рис. 5.15. Общее число родов в каждой из «абсолютных палеоширотных зон»



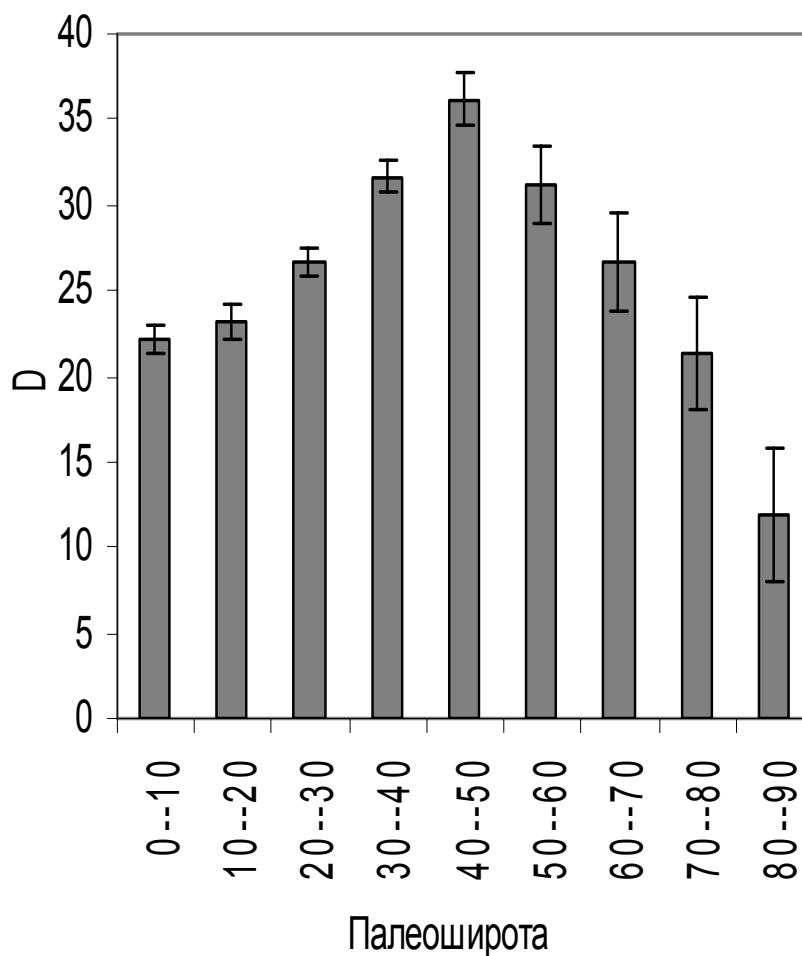
Распределение средних величин L и D по палеоширотам оказалось сходным. Обе величины максимальны в средних широтах (30° – 60°) и постепенно убывают по направлению к экватору и полюсам (Рис. 5.16, 5.17).

Широтное распределение коллекций во многом определяется неравномерной представленностью в *PBDB* палеонтологических данных по разным регионам. Большинство коллекций происходит из хорошо изученных в палеонтологическом отношении регионов, таких как Западная Европа и Северная Америка. Эти регионы в палеозое находились вблизи экватора, а в течение мезозоя и кайнозоя они переместились в более умеренные широты. Вот почему многочисленные и разнообразные кайнозойские коллекции приурочены в основном к средним широтам, тогда как палеозойские коллекции, обычно менее разнообразные, происходят преимущественно из низких широт. По той же причине и наиболее долгоживущие мезозойские и кайнозойские роды оказались приуроченными в основном к средним широтам.

Рис. 5.16. Среднее значение L родов, приуроченных к разным палеоширотным зонам



Примечание. Показаны 95% доверительные интервалы.

Рис. 5.17. Среднее значение D родов, приуроченных к разным палеоширотным зонам

Примечание. Показаны 95% доверительные интервалы.

Тем не менее широтное распределение величин L и D может отчасти отражать и некоторые реальные закономерности. Например, накоплению долгоживущих родов в средних широтах может способствовать то обстоятельство, что в периоды глобальных климатических изменений обитатели средних широт всегда имеют возможность мигрировать в более

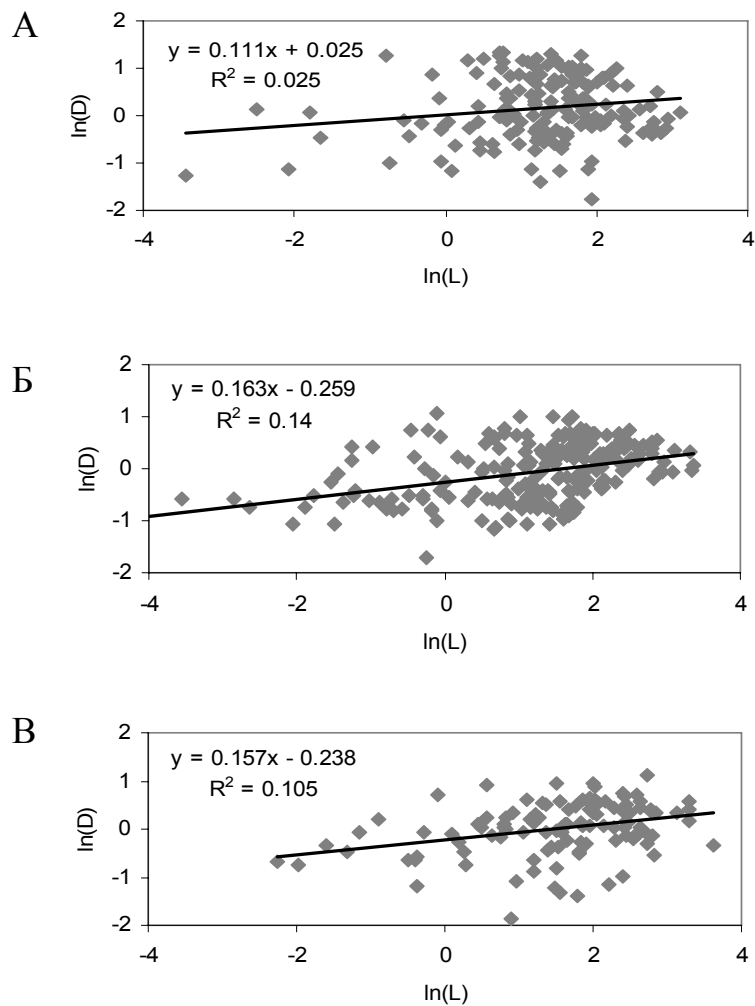
благоприятные регионы: они могут отступить к полюсам в случае глобального потепления и к экватору – в случае глобального похолодания. У обитателей самых холодных и самых жарких широтных зон такая возможность имеется не всегда. Детальный анализ подобных закономерностей не входит в задачи данного исследования.

Поскольку обе анализируемые величины (L и D) имеют сходное широтное распределение, представляется правомочной постановка следующего вопроса: не может ли это сходство быть причиной наблюдаемой положительной корреляции между L и D (либо само по себе, либо в сочетании с другими факторами). Для проверки этого предположения мы использовали выборку из 575 родов, которая была описана в предыдущем разделе. Каждый род, входящий в эту выборку: 1) представлен не менее чем в 5 коллекциях, приуроченных к временному интервалу от начала позднего девона до конца ранней перми; 2) встречен только в «литифицированных» коллекциях. Большинство родов из этой выборки приурочено к низким палеоширотам (это справедливо в целом для всей совокупности палеозойских родов по причинам, изложенным выше). В пределах этой выборки мы рассмотрели по отдельности роды из трех разных палеоширотных зон: $0^{\circ} - 10^{\circ}$ (167 родов), $10^{\circ} - 20^{\circ}$ (220 родов), $20^{\circ} - 30^{\circ}$ (113 родов). В каждой из этих трех групп родов положительная корреляция между L и D (после внесения поправок на влияние частоты встречаемости, A) остается статистически значимой несмотря на малые размеры выборок (рис. 5.18): (1) $\ln(D) = 0,111 \cdot \ln(L) + 0,025$, $R = 0,159$, $p = 0,04$; (2) $\ln(D) = 0,163 \cdot \ln(L) - 0,258$, $R = 0,374$, $p = 0,00000001$; (3) $\ln(D) = 0,157 \cdot \ln(L) - 0,238$, $R = 0,324$, $p = 0,0005$.

Таким образом, корреляция остается значимой даже после того, как были устранены эффекты всех четырех рассмотренных факторов (частоты встречаемости, литифицированности, параллельного роста L и D в течение фанерозоя, географической широты).

Следует подчеркнуть, что методы, примененные в данном разделе, являются слишком простыми и несовершенными для того, чтобы на основе представленных результатов можно было сделать какие-либо далеко идущие выводы по вопросам палеобиогеографии. Однако поиск реальных палеобиогеографических закономерностей не был целью данного раздела. Наша задача состояла в том, чтобы выяснить, каким образом взаимосвязи между палеоширотой и величинами L и D , прослеживающиеся в первичных данных, могут влиять на корреляцию двух последних величин. Дальнейшие исследования должны дать ответы на многие интригующие вопросы, связанные с палеобиогеографическими аспектами пространственно-временной динамики величин L и D (влияние размеров родовых ареалов, миграций и т.д.).

Рис. 5.18. Положительная корреляция между L и D после устранения эффектов частоты встречаемости, литифицированности пород, геологического времени и палеошироты



Примечания. Учтены роды, встреченные не менее чем в 5 коллекциях из временного интервала от начала позднего девона до конца ранней перми, и присутствующие только в «литифицированных» коллекциях. А – роды, приуроченные к первой палеоширотной зоне, $0^{\circ} - 10^{\circ}$ С.Ш. и Ю.Ш. (167 родов), Б – $10^{\circ} - 20^{\circ}$ (220 родов), В – $20^{\circ} - 30^{\circ}$ (113 родов).

7. Эксперименты по рандомизации показывают, что коллекции *PBDB* качественно отличны от случайных наборов родов

Для того, чтобы показать, что совокупности родов, соответствующие коллекциям *PBDB*, качественно отличны от случайных совокупностей, был проведен компьютерный эксперимент, в ходе которого реальные коллекции были заменены случайными наборами родов. Эксперимент проводился следующим образом. Родовые «нахождения» (см. *Материал и методика*) в пределах каждого отрезка геологического времени длительностью 10 млн лет были случайным образом распределены по коллекциям, приуроченным к данному временному интервалу. При этом были оставлены неизменными следующие показатели: 1) общее число коллекций в пределах данного временного интервала; 2) число родовых «нахождений» в каждой коллекции (иными словами, в каждой коллекции осталось столько же родов, сколько было до рандомизации); 3) суммарное число родовых «нахождений» в пределах данного временного интервала.

Таким образом, реальные коллекции были заменены случайными совокупностями родов, причем количественное распределение коллекций и «нахождений» в пределах каждого временного интервала осталось неизменным. Процедура рандомизации не оказала существенного влияния на интервалы стратиграфического распространения родов, что позволило в ходе дальнейшего анализа сопоставлять старые («реальные») значения L и A с новыми («рандомизированными») значениями D . Новые значения D были вычислены на основе рандомизированного массива данных.

Рандомизация оказала весьма существенный эффект на соотношение величин L и D . Положительная корреляция между L и D стала в целом более слабой в больших выборках и почти (или полностью) исчезла в малых выборках (например, в выборках, приуроченных к ограниченным стратиграфическим интервалам и/или палеоширотным зонам).

Так, в большой выборке, использованной для построения графика на *Рис. 5.5* (роды, встреченные не менее чем в 10 коллекциях, $N = 5569$), корреляция между L и D аппроксимируется уравнением: $\ln(D) = 0,173 \cdot \ln(L) + 2,44$; коэффициент регрессии равен $0,173 \pm 0,010$ (95% доверительный интервал). После рандомизации коэффициент регрессии снизился до $0,094 \pm 0,006$; коэффициент корреляции Пирсона и значение r тоже снизились.

В выборках среднего размера эффект рандомизации выражен еще сильнее. Так, для выборки, использованной для построения графика на *Рис. 5.12* (роды, встреченные не менее чем в пяти коллекциях *PBDB*, происходящих из временного интервала от начала позднего девона до конца ранней перми, $N = 1184$), коэффициент регрессии снизился от $0,134 \pm 0,021$ до $0,035 \pm 0,012$; коэффициент корреляции Пирсона (R) уменьшился от $0,337$ до $0,167$; p – от $7 \cdot 10^{-23}$ до $7 \cdot 10^{-9}$.

В различных малых выборках корреляция исчезла полностью. Например, в выборке из 312 родов (найденных не менее чем в пяти коллекциях *PBDB*, происходящих из временного интервала от начала позднего девона до конца ранней перми и приуроченных к «экваториальной» палеоширотной зоне) коэффициент регрессии снизился от $0,085 \pm 0,050$ до $-0,008 \pm 0,026$; коэффициент корреляции Пирсона – от 0,185 до 0,032; p – от 0,001 до 0,568.

Рандомизация также привела к резкому сокращению диапазона варибельности показателя D , хотя средние значения D в крупных выборках остались практически неизменными. Например, для выборки, использованной для построения графика на *Рис.5.5* (роды, встреченные не менее чем в 10 коллекциях, $N = 5569$), средние значения D до и после рандомизации очень близки (24,88 и 24,99 соответственно), тогда как стандартное отклонение снизилось от 17,05 до 11,14. Этот результат свидетельствует о том, что наблюдаемые у разных родов различия по величине D не могут быть объяснены одними лишь случайными факторами (иными словами, нельзя объяснить простой случайностью тот факт, что одни роды характеризуются очень высокими значениями D , а другие – очень низкими).

Любопытно, что отрицательная корреляция между A и D после рандомизации сохранилась и стала лишь ненамного слабее. Этот факт свидетельствует о том, что отрицательная корреляция между A и D может быть объяснена случайными факторами и, по-видимому, не содержит в себе значимого биологического «сигнала» (что в целом соответствует высказанным выше предположениям о природе этой корреляции; см. также *Обсуждение*). В рандомизированном массиве данных эта корреляция, очевидно, возникает благодаря тому обстоятельству, что редкие роды имеют тенденцию попадать преимущественно в большие (разнообразные) коллекции просто потому, что они большие (так как вероятность попадания данного родового «нахождения» в ту или иную коллекцию в ходе рандомизации пропорциональна размеру коллекции).

Более детальный анализ результатов рандомизационного эксперимента затруднен, поскольку процедура рандомизации затронула различные переменные и распределения в разной степени и различным образом. В целом, однако, можно заключить, что реальные коллекции *PBDB* радикально отличаются от случайных совокупностей родов – по крайней мере в тех аспектах, которые имеют отношение к значению показателя D .

Тот факт, что в результате рандомизации положительная корреляция между L и D не исчезла полностью во всех выборках, вовсе не является неожиданным. Как показано в предыдущих разделах, на данную корреляцию оказывают влияние несколько различных факторов, в том числе и такие, на которые процедура рандомизации не повлияла. Например, рандомизация не повлияла на эффекты параллельного роста L и D в течение фанерозоя и частоты встречаемости A . Эти эффекты, как мы знаем, долж-

ны способствовать усилению положительной корреляции между L и D . Поэтому рандомизация должна была привести не к полному исчезновению данной корреляции, а только к ее ослаблению.

ОБСУЖДЕНИЕ

1. Несколько дополнительных замечаний о достоверности использованных данных

Проблема достоверности данных палеонтологической летописи обсуждалась выше в связи гиперболическим ростом биоразнообразия (см. Главу 4). Однако здесь необходимо вернуться к этому вопросу и сделать ряд дополнительных замечаний, касающихся тех конкретных данных, которые анализируются в настоящей главе. Хорошо известно, что оба использованных нами источника (*SDB* и *PBDB*) не свободны от погрешностей, связанных с неравномерностью и неполнотой представленных в них сведений (Alroy *et al.* 2001, 2008; Peters, Foote 2001; Peters 2005; Smith 2007). В частности, стратиграфические интервалы родов в *SDB*, использованные нами для вычисления L , в большинстве случаев должны оказываться усеченными из-за неполноты палеонтологической летописи (Foote 2007). При этом, однако, многие авторы придерживаются мнения, что палеонтологическая летопись в целом является достаточно репрезентативной, чтобы на ее основе можно было изучать важнейшие количественные закономерности эволюции (Raup 1987; Sepkoski 1993; Benton 1999; Foote, Sepkoski 1999; Benton *et al.* 2000; Miller 2002; Bush, Bambach 2004; Bambach *et al.* 2007). Например, несмотря на то, что известные стратиграфические интервалы большинства ископаемых родов действительно являются усеченными, очевидно, что реальная продолжительность существования родов является одним из важнейших факторов, влияющих на их «наблюдаемую» продолжительность существования, то есть на L . Иными словами, нельзя утверждать, что используемый нами показатель L отражает реальную длительность существования родов, однако вполне можно ожидать, что между показателем L и реальной длительностью существования родов имеется сильная положительная корреляция.

Предложен ряд методов «исправления» и «стандартизации» первичных палеонтологических данных (Alroy *et al.* 2001, 2008), однако они далеко не бесспорны и на сегодняшний день вовсе не являются общепринятыми. Важно, что они могут в ряде случаев не улучшать, а ухудшать ситуацию по сравнению с использованием первичных (не исправленных) данных.

Рассмотрим один самых четких трендов, наблюдаемых в первичных данных *PBDB* – рост среднего размера коллекций по мере уменьшения их

геологического возраста. Ранее было показано, что на этот тренд оказывают влияние несколько факторов, связанных с избирательной неполнотой летописи, однако многие из этих факторов действуют в противоположном направлении и поэтому должны взаимно аннигилировать эффекты друг друга (Bush, Vambach 2004).

Было высказано мнение, что данный тренд объясняется ростом полноты палеонтологических данных по мере уменьшения геологического возраста отложений. Рост полноты связан, в частности, с тем обстоятельством, что по мере приближения к современности растет число коллекций, происходящих из нелитифицированных пород. На этом основании были разработаны процедуры коррекции данных (Alroy *et al.* 2001), которые, однако, впоследствии были подвергнуты серьезной критике (Bush *et al.* 2004).

Ступенчатый рост среднего значения D в течение фанерозоя (Рис.5.10), очевидно, отражает рост альфа-разнообразия морских сообществ (положительная корреляция между альфа-разнообразием и размером коллекций обсуждается ниже). Весьма важным представляется то обстоятельство, что этот рост лишь ненамного слабее выражен в выборке родов, приуроченных только к «литифицированным» коллекциям (Рис.5.10, тонкая линия) по сравнению с полной выборкой (Рис.5.10, толстая линия). Среднее значение D для родов из «литифицированных» коллекций немного ниже в мелу и заметно ниже в кайнозое по сравнению с полной выборкой, однако общий характер динамики этого показателя практически идентичен в обоих случаях. Этот результат противоречит гипотезе, согласно которой наблюдаемый рост альфа-разнообразия в течение фанерозоя объясняется ростом доли «нелитифицированных» коллекций.

Как уже отмечалось, существует весьма существенный фактор, оказывающий противоположный эффект на наблюдаемую динамику альфа-разнообразия и размера коллекций $PBDB$, то есть ведущий к занижению наблюдаемых значений в более поздние эпохи. Этот фактор связан с тектоникой литосферных плит. Большинство коллекций $PBDB$ происходят из Западной Европы и Северной Америки – регионов, которые находились вблизи экватора в палеозое и впоследствии сместились в умеренные широты. Хорошо известно, что тропические сообщества в среднем характеризуются более высоким родовым богатством по сравнению с сообществами умеренных широт. Поэтому данный тренд должен приводить к занижению наблюдаемой скорости роста размера коллекций. Буш и Бамбах провели детальный анализ влияния обоих факторов (динамики литифицированности и материкового дрейфа) и пришли к выводу, что второй фактор, по-видимому, является более существенным, так что наблюдаемый рост альфа-разнообразия в действительности оказывается не завышенным, а заниженным (подробный обзор современных дискуссий по вопро-

сам, связанным с неполнотой палеонтологической летописи, см. в работе: Benton, Emerson 2007).

2. Средний уровень таксономического разнообразия в больших выборках палеонтологических коллекций может использоваться в качестве грубой оценки альфа-разнообразия

Совершенно очевидно, что число родов в отдельно взятой палеонтологической коллекции не может служить надежной и точной оценкой альфа-разнообразия конкретного палеосообщества. Таксономическое разнообразие палеонтологических коллекций зависит от множества факторов, в том числе:

- 1) от целей и методов сбора палеонтологического материала;
- 2) от степени литифицированности породы;
- 3) от других факторов, влияющих на сохранность фоссилий и на усилие, необходимое для их извлечения и идентификации;
- 4) от эффекта «усреднения по времени», который состоит в том, что многие палеонтологические коллекции в действительности представляют собой собрание ископаемых остатков организмов, живших не в один и тот же момент времени, а в течение некоего более или менее продолжительного временного интервала (Kidwell 1998);
- 5) от равномерности распределения родовых обилий, то есть от того, насколько сильно доминирующие виды ископаемых преобладают по численности в данном геологическом слое, и от того, насколько редкими являются второстепенные виды (Powell, Kowalewski 2002).

Тем не менее представляется совершенно очевидным, что реальное альфа-разнообразие того палеосообщества (палеосообществ), выборкой из которого является данная палеонтологическая коллекция, тоже является важным фактором, влияющим на число попавших в коллекцию родов. Поэтому следует ожидать, что между средним альфа-разнообразием палеосообществ и средним таксономическим разнообразием палеонтологических коллекций (в достаточно больших выборках коллекций) должна существовать положительная корреляция.

Это предположение может быть проверено путем сравнения общей динамики альфа-разнообразия в течение фанерозоя, которая была выявлена в результате специальных исследований (Vambach 1977; Sepkoski 1988; Bush, Vambach 2004) с динамикой размера коллекций в *PBDB*. Сходство динамики этих двух показателей будет свидетельствовать в пользу высказанного предположения.

Как отмечалось выше, альфа-разнообразие морских сообществ в течение фанерозоя демонстрирует ступенчатый рост. Три ступени соответ-

вуют (1) кембрию, (2) ордовику – мелу, (3) кайнозойю (см. Главу 4). В полном соответствии с этой закономерностью меняется и среднее родовое богатство коллекций *PBDB* (Рис. 5.11). Число родов в среднестатистической кембрийской коллекции составляет 7,614 ($N = 1163$), в коллекциях, происходящих из отложений ордовика – мела, насчитывается в среднем по 10,792 родов ($N = 24963$), в кайнозойских коллекциях – по 16,864 родов ($N = 5381$). Все различия между средними статистически значимы ($p \ll 0,00001$, двусторонний *t*-тест) (коллекции, содержащие менее трех родов, в данном случае были исключены из рассмотрения).

Общий рост родового богатства коллекций *PBDB* во времени аппроксимируется линейной функцией: $y = 0,011 \cdot t + 8,332$, где y – число родов в коллекции, t – время от начала кембрия, млн лет ($R = 0,137$, $p \ll 0,00001$).

Ступенчатый рост альфа-разнообразия с исключительной точностью воспроизводится динамикой средней величины D для фанерозойских морских родов (Рис. 5.10), причем выявляемые три ступени идеально соответствуют тем, что были обнаружены в динамике альфа-разнообразия Бамбахом и Сепкоски (Vambach 1977; Sepkoski 1988).

Эти результаты показывают, что родовое богатство коллекций *PBDB* в больших выборках коллекций можно использовать в качестве грубой оценки среднего уровня альфа-разнообразия палеосообществ. Соответственно, величину D можно использовать для оценки «склонности» родов жить в сложных или простых сообществах.

Одно из возможных возражений против использованной нами методики состоит в том, что для анализа альфа-разнообразия обычно используют только коллекции, включающие большое число таксонов, тогда как в нашем исследовании использовались все коллекции независимо от их таксономического разнообразия. Такой подход основан на допущении, согласно которому роды, приспособленные к жизни в простом биотическом окружении, должны встречаться в коллекциях с низким уровнем таксономического разнообразия чаще, чем роды, приспособленные к сложному биотическому окружению. Поэтому данные о коллекциях с низким таксономическим разнообразием вовсе не являются бессмысленными в контексте данного исследования.

Тем не менее полученные результаты остаются практически неизменными и в том случае, если исключить из рассмотрения коллекции с минимальным уровнем таксономического разнообразия. Это объясняется тем, что маленькие коллекции, несмотря на свою многочисленность, оказывают лишь очень небольшое влияние на вычисляемую величину D . Например, коллекции, содержащие только один или два рода, составляют около 1/3 от общего числа коллекций в анализируемом массиве данных (см. *Материал и методика*), однако они содержат всего лишь около 1/16 (20592 из 327932) от общего числа родовых «нахождений». Поэтому значения D , вычисленные на основе всего массива данных (D_{all}), почти иден-

тичны тем, которые можно получить, основываясь только на коллекциях с тремя родами и более ($D_{>2}$) для большинства родов. Корреляция между величинами D_{all} и $D_{>2}$ является строго линейной и очень сильной, а коэффициент регрессии очень близок к 1 ($D_{>2} = 0,996 \cdot D_{all} + 0,791$; $R = 0,995$; $p \ll 0,00001$). Эти факты свидетельствуют о том, что коллекции с минимальным таксономическим разнообразием не оказывают существенного влияния на вычисляемые значения D .

3. Почему частота встречаемости (A) отрицательно коррелирует с L и D ?

Обнаруженные нами отрицательные корреляции между A и L и между A и D могут показаться неожиданными и труднообъяснимыми. По нашему мнению, причины обеих корреляций следует искать в неполноте палеонтологической летописи в целом и базы данных *PBDB* в частности. Это мнение основано на следующих фактах.

Напомним, что $A = N_1/N_2$, где N_1 – это число коллекций, в которых встречен данный род, а N_2 – общее число коллекций *PBDB*, возраст которых находится в пределах интервала стратиграфического распространения данного рода. Между величинами L и N_2 существует сильная положительная корреляция ($R = 0,697$, $p \ll 0,00001$). Это объясняется тем, что число коллекций *PBDB*, попадающих внутрь какого-либо временного интервала, автоматически возрастает при увеличении этого интервала.

Между величинами L и N_1 тоже существует положительная корреляция, однако она значительно слабее ($R = 0,190$, $p \ll 0,00001$), что объясняется неполнотой и неравномерностью изучаемых выборок. Например, многие долгоживущие (согласно *SDB*) роды встречены лишь в одной или двух коллекциях *PBDB*. Однако обратное соотношение не выполняется: число короткоживущих родов, встреченных в большом числе коллекций, невелико. В результате увеличение L приводит к сильному увеличению N_2 , но только к слабому увеличению N_1 , что и порождает отрицательную корреляцию между L и A .

Отрицательная корреляция между A и D , по-видимому, тоже объясняется неполнотой данных. Очевидно, что среди родов с низкой частотой встречаемости (A) повышена доля родов с низкой вероятностью сохранения в ископаемом состоянии. Найти такой род палеонтологам удастся либо в том случае, если местонахождение отличается исключительно хорошей сохранностью ископаемых, либо если приложены очень большие усилия (*sampling effort*). В обоих случаях следует ожидать, что родовое разнообразие собранной коллекции будет высоким.

Теоретически возможны и другие объяснения. Было высказано мнение, что многие виды морских животных могут существовать в течение очень долгого времени, почти не претерпевая эволюционных изменений,

за счет своевременных переселений в местообитания с подходящими для них условиями (*habitat tracking*) (Bonuso *et al.* 2002; Brett *et al.* 2007). Такие виды могут появляться в определенном районе и потом исчезать из него, следуя за меняющимися градиентами условий среды. При этом они могут временно появляться в тех видимых для палеонтолога «окнах» геологической летописи, в которых условия были благоприятны для сохранения ископаемых, и которые представлены достаточным количеством доступных для изучения осадочных пород, а потом исчезать из этих «окон». Можно ожидать, что наблюдаемый стратиграфический интервал распространения подобных родов из-за указанных особенностей будет оказываться в среднем более усеченным (будут занижены оценки L). Если бы такие миграции были более характерны для массовых родов, чем для редких, это могло бы породить отрицательную корреляцию между A и L . Однако последнее предположение едва ли соответствует действительности, поскольку миграции такого рода более характерны для стенобионтных видов (приспособленных к узкому спектру условий), чем для эврибионтных (генералистов) (Brett *et al.* 2007). Известно, что эврибионтные виды и роды имеют в среднем более широкие географические ареалы (Марков, Наймарк 1998), и поэтому для них должны быть характерны более высокие значения A по сравнению со стенобионтными видами. Дальнейшие исследования должны ответить на многие интересные вопросы, связанные с возможными соотношениями между площадью ареала таксонов и значениями A , D и L .

Можно предположить, что вычисленные нами значения A чувствительны к тому обстоятельству, что SDB полностью фокусируется на концевых точках стратиграфического интервала родов, тогда как $PBDB$ не ставит своей задачей непременно покрыть весь этот интервал целиком для каждого рода. Поэтому возможна ситуация, когда род будет весьма полно представлен в $PBDB$ в пределах некоторой части своего стратиграфического интервала, но будет иметь гораздо более широкий интервал в SDB , и от этого вычисленное значение A окажется заниженным. Чтобы проверить, можно ли совмещать две базы данных так, как это было сделано нами при вычислении A , мы пересчитали величину A для каждого рода, используя его стратиграфический интервал не по SDB , а по $PBDB$.

Результаты оказались практически такими же: обе отрицательные корреляции (между A и L и между A и D) сохранились и остались статистически значимыми (для родов, встреченных не менее чем в 10 коллекциях $PBDB$, $R = -0,303$ для первой корреляции, $-0,321$ для второй, $p \ll 0,00001$ в обоих случаях, $N = 5569$). Этот результат показывает, что рассматриваемые корреляции устойчивы к изменениям методики определения стратиграфических интервалов и вычисления длительности существования родов. То же самое справедливо и для положительной корреляции между L и D (см. *Результаты, раздел 1*).

4. Влияние глубины обитания

Как показывает *Рис. 5.9*, средняя продолжительность существования несколько выше у родов, встреченных только в прибрежных коллекциях, по сравнению с родами, встреченными только в открыто-морских коллекциях. Может показаться, что это противоречит общепринятому представлению о том, что для прибрежных сообществ характерен повышенный темп обновления таксономического состава (поскольку условия среды на мелководье обычно менее стабильны, чем на глубине). Это кажущееся несоответствие может быть объяснено следующими фактами. Показано, что в пределах отдельных классов темп вымирания родов обычно увеличивается с уменьшением глубины обитания, однако на уровне сообществ наблюдается обратная тенденция: в прибрежных сообществах темп вымирания в целом ниже, чем в открыто-морских (Jablonski *et al.* 1983; Sepkoski 1987). Этот тренд на уровне сообществ объясняется тем, что в прибрежных сообществах концентрируется большее число родов, относящихся к классам с низкими темпами вымирания на родовом уровне (Sepkoski 1987). Примечательно, что вариабельность скоростей вымирания между разными глубинными зонами в целом ниже, чем между разными отрядами и классами (Sepkoski 1987, 1991a). Модель, предложенная Дж. Сепкоски (Sepkoski 1991a), предсказывает, что в том случае, если интенсивность вымирания в прибрежных местообитаниях повышена, следует ожидать, что на мелководье будут концентрироваться наиболее устойчивые к вымиранию клады (таксоны), которые будут здесь достигать наибольшего разнообразия, и уже отсюда распространяться в открыто-морские биотопы. В целом высокая нестабильность природных условий на мелководье должна вести к постепенному накоплению устойчивых к вымиранию, эврибионтных таксонов в прибрежных местообитаниях. По-видимому, этот механизм полностью объясняет более высокие значения L у родов, приуроченных к прибрежным коллекциям. Кроме того, следует иметь в виду, что палеонтологическая летопись прибрежных биотопов в целом более полна, и поэтому наблюдаемые стратиграфические интервалы прибрежных таксонов могут оказаться в среднем менее «усеченными» по сравнению с таксонами, приуроченными к открыто-морским биотопам, полученными ранее (Sepkoski 1988, 1991a), наши данные свидетельствуют о том, что открыто-морские коллекции несколько более разнообразны (содержат в среднем больше родов), чем прибрежные. Учитывая, что открыто-морские сообщества в целом характеризуются более высоким уровнем альфа-разнообразия, следует ожидать, что роды, встречающиеся только в открыто-морских коллекциях, должны иметь в среднем более высокие значения D по сравнению с родами, приуроченными к прибрежным коллекциям, что и наблюдается (*Рис. 5.9Б*).

Интересно, что глобальная положительная корреляция между L и D не воспроизводится при сравнении глубинных зон (хотя она сохраняется при рассмотрении каждой из этих зон по отдельности): роды из прибрежных коллекций имеют низкие значения D , но высокие значения L , а роды из открыто-морских коллекций, напротив, имеют высокие значения D и низкие значения L . Иными словами, при удалении от берега средняя величина L снижается, а D – растет. Однако из этого вовсе не следует, что характер взаимосвязей между показателями L и D существенно различен в разных глубинных зонах, или что высокое альфа-разнообразие способствует высокой продолжительности существования родов не повсюду, а только на некоторых глубинах. Результаты, представленные в данной главе, показывают, что значения как L , так и D зависят от множества разных факторов. Некоторые из этих факторов, очевидно, способствуют усилению наблюдаемой положительной корреляции между L и D . К таким факторам относятся, в частности, отрицательные корреляции между A и D и между A и L , влияние литифицированности пород, параллельный рост L и D в течение фанерозоя, а также, разумеется, предполагаемая нами причинная связь между альфа-разнообразием, стабильностью сообществ и продолжительностью существования родов. Другие факторы, напротив, способствуют ослаблению наблюдаемой глобальной положительной корреляции между L и D , и к числу таких факторов, очевидно, относится влияние глубинного градиента. Суммарный результат действия этих двух групп факторов состоит в том, что влияние второй группы факторов перевешивается влиянием первой.

5. Альтернативные объяснения наблюдаемой положительной корреляции между L и D

Результаты проведенного исследования в целом подтверждают предсказание гиперболической модели роста биоразнообразия (см. *Главу 4*) о том, что высокое альфа-разнообразие сообществ может способствовать росту стабильности таксонов и повышать их способность противостоять вымиранию. По нашему мнению, наиболее существенный фактор, порождающий наблюдаемую положительную корреляцию между L и D , состоит в том, что рост альфа-разнообразия сообществ делает их более устойчивыми и «забуференными», и поэтому роды, приуроченные к таким сообществам, вымирают в среднем реже, чем роды, приуроченные к менее разнообразным и потому более уязвимым сообществам.

Однако возможны и другие объяснения. Например, можно допустить, что причинная связь между альфа-разнообразием и продолжительностью существования родов в действительности работает в обратном направлении: высокое альфа-разнообразие может быть не причиной, а **следствием** того, что роды, входящие в это сообщество, обладают повышенной ус-

тойчивостью к вымиранию и существуют в течение длительного времени. Между этими двумя возможностями очень трудно провести четкую грань. Задача еще более усложняется тем обстоятельством, что таксоны, устойчивые к вымиранию, должны накапливаться в местообитаниях, характеризующихся нестабильными условиями среды (например, в прибрежных), то есть там, где риск вымирания в целом выше, в то время как наибольшее разнообразие таксонов с низкой устойчивостью должно наблюдаться в стабильных местообитаниях (например, в открыто-морских) (Sepkoski 1991a). Данная закономерность, по-видимому, работает против наблюдаемой положительной корреляции между альфа-разнообразием и продолжительностью существования родов (например, прибрежные сообщества менее разнообразны, чем открыто-морские, однако роды, входящие в их состав, имеют в среднем более высокую продолжительность существования). Однако эта тенденция, очевидно, перевешивается другими связями и соотношениями. Кроме того, вполне возможно, что обе причинно-следственные связи работают одновременно, то есть альфа-разнообразие, с одной стороны, способствует росту продолжительности существования родов, с другой – само растет по мере того, как роды становятся все более устойчивыми и вымирают все реже. В этом случае можно говорить о существовании положительной обратной связи между величинами L и D .

Продолжительность существования родов, несомненно, зависит от множества разных факторов, в том числе и от случайных. Например, известно, что площадь географического ареала родов положительно коррелирует с продолжительностью их существования: более широко распространенные роды существуют в среднем дольше (Jablonski 2007; Jablonski, Hunt 2006; см. также обсуждение природы этой зависимости и возможных артефактов, с ней связанных, в работе: Russel, Lindberg [1988]). Другим важным фактором, который может влиять на продолжительность существования родов, является видовое богатство (число видов в роде). Этим фактором, возможно, в значительной мере объясняется то обстоятельство, что некоторые когорты мезозойских и кайнозойских родов, появившиеся сразу после массовых вымираний, характеризуются повышенной средней продолжительностью существования (Miller, Foote 2003).

Объем экологического пространства, занимаемый родом (или потенциально доступный для его представителей), то есть степень реализованной или потенциальной эврибионтности рода, возможно, является одним из важнейших факторов, определяющих ожидаемую продолжительность его существования, а также площадь ареала и видовое богатство (Марков, Наймарк 1998). Известно, что эврибионтные (экологически устойчивые, эвриотпные, оппортунистичные, приспособляемые) роды в целом характеризуются повышенной устойчивостью к вымиранию по сравнению со стенобионтными (экологически специализированными) родами. Поэтому

ожидаемая продолжительность существования у эврибионтных родов выше, чем у стенобионтных. Эврибионтные роды также имеют в среднем более обширные ареалы и населяют более широкий спектр местообитаний. Кроме того, вполне возможно, что эврибионтные роды, в силу своей высокой приспособляемости, в среднем чаще оказываются способны приспособиться к жизни в сложном биотическом окружении. В этом случае они должны чаще встречаться в сообществах с высоким альфа-разнообразием, где ресурсы обычно изобильны, но конкуренция весьма остра.

Можно также предположить, что сложное биотическое окружение способствует развитию многофункциональных адаптаций (таких, например, как сложная нервная система, гибкое поведение и способность к обучению). Развитие таких адаптаций, в свою очередь, может способствовать тому, что таксоны будут становиться более устойчивыми и смогут эффективнее противостоять истребляющим воздействиям.

Для того, чтобы оценить реальность и относительную значимость этих и других возможных механизмов, необходимы дополнительные исследования. В целом можно заключить, что наблюдаемая положительная корреляция между L и D подтверждает (хотя и не доказывает безоговорочно) идею о том, что между биоразнообразием и скоростью его роста существует положительная обратная связь, предсказываемая гиперболической моделью роста биоразнообразия, и что эта связь может быть опосредована тем влиянием, которое оказывает альфа-разнообразие сообществ на темпы вымирания входящих в их состав родов.

КОРРЕЛЯЦИЯ МЕЖДУ АЛЬФА-РАЗНООБРАЗИЕМ СООБЩЕСТВ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬЮ СУЩЕСТВОВАНИЯ РОДОВ (ЗАКЛЮЧЕНИЕ)

Данные, представленные в настоящей главе, свидетельствуют о том, что положительная корреляция между L (приблизительной оценкой продолжительности существования родов) и D (приблизительной оценкой альфа-разнообразия): (1) по-видимому не является артефактом и содержит осмысленный биологический «сигнал»; (2) свидетельствует о существовании прямой и (или) опосредованной причинно-следственной связи между альфа-разнообразием сообществ и продолжительностью существования родов.

Полученные результаты подтверждают гипотезу, предложенную в *Главе 4* для объяснения гиперболического характера роста биоразнообразия в течение фанерозоя. Согласно этой гипотезе, рост альфа-разнообразия сообществ может способствовать росту продолжительности

существования родов, поскольку более разнообразные сообщества обычно характеризуются повышенной устойчивостью. Рост устойчивости сообществ по мере увеличения их видового (родового) богатства объясняется развитием в сложных сообществах механизмов поддержания гомеостаза, основанных на отрицательных обратных связях. Другая возможная связь между L и D обусловлена тем, что сложное биотическое окружение (жизнь в сообществе с высоким альфа-разнообразием) может способствовать выработке многофункциональных адаптаций, повышающих приспособляемость таксонов. В результате таксоны становятся более «забуференными» и устойчивыми к вымиранию. Следует признать, что возможны и иные объяснения наблюдаемой корреляции. Для более полного понимания взаимосвязей между альфа-разнообразием и продолжительностью существования таксонов необходимы дополнительные исследования.

Заключение

Положительные обратные связи и эволюция по пути к усложнению

Факты, рассмотренные в настоящей монографии, позволяют сделать вывод о значительном сходстве количественных закономерностей крупномасштабных процессов развития биологических и социальных систем. По-видимому, это сходство затрагивает не только динамику важнейших количественных показателей, отражающих сложность системы, но и характер движущих сил, определяющих эту динамику.

Сходство некоторых тенденций и закономерностей, в том числе количественных, в эволюции биологических и социальных систем едва ли можно считать неожиданным. Как мы отмечали ранее (Гринин, Марков, Коротаев 2008: 6), можно говорить, по крайней мере, о трех фундаментальных группах причин, определяющих такое сходство. Во-первых, в обоих случаях мы имеем дело с очень сложными, неравновесными, но устойчивыми системами, принципы развития и функционирования которых описываются общей теорией систем. Во-вторых, в обоих случаях мы имеем дело не с изолированным объектом, а со сложным взаимодействием систем объектов и внешней среды. В-третьих, следует отметить непосредственную «генетическую» связь и взаимное влияние биологической и социальной эволюции. Одним из результатов биологической эволюции стало появление вида, способного к социальной эволюции, что представляется закономерным итогом предшествующего эволюционного развития механизмов адаптиогенеза. С другой стороны, результатом социальной макроэволюции, по-видимому, является происходящее на наших глазах коренное изменение характера эволюции живой природы и фактическое слияние обеих эволюций в единый процесс, идущий в значительной мере под контролем человека. Этот процесс можно назвать переходом к социально-биологической эволюции антропобиосферы (Гринин, Марков, Коротаев 2008: 7, 138–141, 168–171).

Исходя из этих общих соображений, можно было ожидать, что некоторые количественные закономерности эволюционного развития биосферы будут прослеживаться (продолжаться) и в эволюционном развитии со-

циума (Мир-Системы, человечества, антропобиосферы). Одной из таких закономерностей, по-видимому, и является гиперболический характер роста ряда показателей, отражающих общий уровень развития (сложности) системы.

С одной стороны, мы увидели, что динамика показателей сложности (или уровня развития) Мир-Системы (численности народонаселения, уровней урбанизации и грамотности, объемов ВВП и др.) с высокой точностью описывается моделью гиперболического (или, в ряде случаев, квадратично-гиперболического) роста. То же самое справедливо и для количественных показателей, отражающих сложность биосферы (биоразнообразие на разных таксономических уровнях) и сложность «программы индивидуального развития» организмов (размер генома), по крайней мере в той эволюционной линии, в которой рост сложности был выражен наиболее ярко (линия, ведущая от прокариот к млекопитающим).

С другой стороны, во всех перечисленных случаях можно с той или иной долей уверенности предполагать, что гиперболический рост показателей сложности обусловлен существованием положительных обратных связей между величиной измеряемого показателя и скоростью его роста. Природа этих связей и конкретные силы, определяющие динамику того или иного показателя, в разных случаях разные, однако **структура** ключевых связей и взаимодействий оказывается во многом сходной даже для таких разнородных объектов, как биота, геном и социум.

В развитии Мир-Системы мы предполагаем следующую систему связей, определяющую гиперболический рост народонаселения: технологический рост – рост потолка несущей способности земли (расширение экологической ниши) – демографический рост – больше людей – больше потенциальных изобретателей – ускорение технологического роста – ускоренный рост несущей способности земли – еще более быстрый демографический рост – ускоренный рост числа потенциальных изобретателей – еще более быстрый технологический рост – дальнейшее ускорение темпов роста несущей способности земли и т.д.

В развитии биосферы мы предполагаем принципиально сходную по своей структуре систему связей, определяющую гиперболический рост биоразнообразия (а также, по всей видимости, суммарной численности, биомассы и интенсивности глобального биогеохимического круговорота вещества и энергии): больше таксонов – выше альфа-разнообразие (среднее число таксонов в сообществе) – сообщества становятся более сложными и устойчивыми – снижается скорость вымирания и (или) растет скорость появления (т.к. новые таксоны создают новые ниши и увеличивают суммарную «емкость среды») – разнообразие растет быстрее – больше таксонов – выше альфа-разнообразие и т.д.

Сходство механизмов гиперболического роста в развитии биосферы и человеческого общества проявляется не только в общей структуре систе-

мы положительных обратных связей, но и в некоторых существенных деталях. Например, вполне очевидна аналогия между «доступным экологическим пространством» (суммарным объемом доступных ниш) из биологических моделей и «несущей способностью земли/емкостью среды» в социально-демографических моделях. Новые таксоны, появление которых расширяет доступное экологическое пространство (создает новые ниши), могут быть сопоставлены с технологическими инновациями из социально-демографических моделей, увеличивающими несущую способность земли.

Во всех рассмотренных случаях гиперболический рост показателей сложности/уровня развития системы не может продолжаться (и не продолжается) вечно. На определенном этапе развития те же самые факторы, которые до сих пор способствовали ускорению развития, начинают его тормозить. Механизмы этого торможения (выхода из режима с обострением) тоже, по-видимому, являются во многом сходными в биологических и социальных системах. В развитии Мир-Системы технологическое развитие сначала способствует ускорению роста народонаселения, в частности, за счет снижения смертности. Однако в дальнейшем тот же самый фактор начинает приводить к замедлению прироста населения, в частности, за счет увеличения ценности человеческой жизни, роста уровня образования и развития средств планирования семьи, что ведет к снижению рождаемости. В эволюции биосферы появление новых видов сначала способствует ускорению роста биоразнообразия, в частности, за счет увеличения устойчивости сообществ и таксонов, что ведет к снижению темпов вымирания («смертности»). Однако в дальнейшем тот же самый фактор начинает приводить к замедлению роста разнообразия, в частности, за счет того, что таксоны и сообщества становятся настолько устойчивыми и толерантными к изменениям среды, что снижается темп появления новых таксонов («рождаемость»).

Проведенный анализ позволяет предположить, что наличие системы нелинейных положительных обратных связей является обязательным условием долговременного развития крупномасштабных биологических или социальных объектов по пути усложнения. Действие этих связей проявляется в том, что чем сложнее становится развивающаяся система, тем больше в ней создается предпосылок для дальнейшего, еще более быстрого усложнения. На определенном этапе развития неизбежно наступает момент, когда направленность действия обратных связей меняется на противоположную (положительные обратные связи превращаются в отрицательные): те же факторы, которые до сих пор способствовали ускорению роста, начинают его тормозить. Однако это не означает, что система перестает развиваться по пути усложнения. По-видимому, более типичным является другой сценарий: усложнение системы продолжается, но в другой плоскости, так что теперь для оценки уровня сложности сис-

темы требуется применение других показателей. Так, замедление роста сложности биосферы (роста биоразнообразия), предположительно наметившееся в конце кайнозойской эры, примерно совпадает во времени с началом антропогенеза, то есть с появлением в рамках биосферы особой подсистемы – человечества, в пределах которого развитие по пути усложнения и гиперболический рост продолжились, хотя затрагивали уже иные количественные показатели. Замедление роста размера генома наиболее высокоорганизованных живых существ, наметившееся в мезозое после появления млекопитающих, не означало, что произошло общее замедление роста сложности организмов. Однако на новом эволюционном этапе рост сложности фенотипа происходил уже не столько за счет увеличения генома, сколько за счет его внутреннего совершенствования (развития более сложных систем регуляции генома, альтернативного сплайсинга, позволяющего увеличить разнообразие белков без увеличения числа генов, и т.д.). Кроме того, рост сложности фенотипа (понимаемого в «расширенном» смысле, см.: Dawkins 1982) продолжался за счет усложнения поведения и развития способности к обучению, что постепенно создавало предпосылки для перерастания биологической эволюции в культурно-социальную (Гринин, Марков, Коротаев 2008).

Проведенный анализ показывает важность и перспективность применения количественных методов и математического моделирования в междисциплинарных исследованиях, направленных на выявление общих правил и законов развития природных и социальных систем.

Приложение

Гиперболический рост минимального размера генома в эволюционном ряду от прокариот к млекопитающим¹

Как было показано в *Части I*, динамика целого ряда количественных показателей в развитии человечества соответствует модели гиперболического (или квадратично-гиперболического) роста. В развитии органического мира сходная динамика была выявлена нами для показателей, связанных с биологическим разнообразием (см. *Часть II*). Есть ли в биологической эволюции другие показатели, для которых характерен гиперболический рост? В данном приложении мы рассмотрим показатель, не связанный напрямую с биоразнообразием, рост которого, тем не менее, хорошо описывается гиперболической моделью. Этот показатель – минимальный (необходимый, неизбыточный) размер генома в той эволюционной линии, в которой наиболее четко была выражена тенденция к морфофизиологическому прогрессу (повышению уровня организации, росту сложности организма). Речь идет об эволюционной линии, которая тянется от самых первых прокариотических организмов к млекопитающим – наиболее сложно устроенным живым существам.

Минимальный размер генома как мера необходимого (неизбыточного) количества генетической информации

Мы рассматриваем именно минимальный (а не средний и не максимальный) размер генома в каждой группе, потому что, как хорошо известно, геномы большинства организмов содержат значительные количества так называемой «мусорной ДНК» (*junk DNA*). Эти участки ДНК во многих случаях не являются необходимыми для жизни организма. Их количество может очень сильно варьировать даже в пределах одного класса или отря-

¹ Мы благодарны А. А. Фомину и анонимным участникам дискуссий на форуме сайта «Проблемы эволюции» за обсуждение идей, излагаемых в данном приложении.

да. Вариабельность объема «мусорной ДНК» во многом определяется случайными факторами, не связанными напрямую с жизнедеятельностью и адаптивными характеристиками организма. Значительная часть «мусорной ДНК» представлена «эгоистическими» фрагментами ДНК – мобильными генетическими элементами (МГЭ), которые могут самопроизвольно размножаться в пределах генома хозяина. У человека, например, на долю МГЭ приходится более 50% всего генома. Присутствие большого количества «лишней» ДНК в геноме возлагает некоторую дополнительную нагрузку на организм, которому приходится тратить больше ресурсов на синтез (репликацию) ДНК; известен и ряд других «побочных эффектов» разрастания генома, размер которого может влиять на размер клетки, скорость деления и др. (Gregory 2005; Gregory, Hebert 1999). С другой стороны, мобильные генетические элементы служат важным источником генетической изменчивости, а отдельные фрагменты этих эгоистических элементов могут быть адаптированы для выполнения полезных функций в организме хозяина (это явление называют «молекулярным одомашниванием») (Miller *et al.*, 1999). Более того, показана значительная роль МГЭ в эволюции эукариот, в том числе в эволюции по пути усложнения организма (Bowen, Jordan 2002; Muotri *et al.* 2007). Поэтому представление о бесполезности и «мусорности» МГЭ, интронов и других некодирующих последовательностей является весьма условным и относительным.

В ходе эволюции, по-видимому, устанавливается динамическое равновесие между тенденциями к разрастанию и к сокращению объема «мусорной ДНК». Первая тенденция обусловлена, прежде всего, самопроизвольным размножением МГЭ, вторая – их утратой в результате делеций (Gregory 2004b). Утрата МГЭ обычно выгодна хозяину, поскольку обеспечивает некоторую (относительно небольшую) экономию ресурсов, расходуемых на синтез и содержание в каждой клетке «лишней» ДНК. Время от времени одна из двух тенденций начинает преобладать, и тогда происходит резкое «разбухание» или, наоборот, сокращение генома. Преобладание первой из двух тенденций может быть связано, например, с появлением новой формы МГЭ, отличающейся повышенным «репродуктивным потенциалом», то есть очень быстро размножающейся в геноме хозяина. Преобладание второй тенденции (к сокращению генома за счет элиминации «мусорной ДНК») наблюдается в тех случаях, когда «себестоимость» содержания лишних фрагментов ДНК становится для данного организма слишком высокой (или, иными словами, когда утрата лишних фрагментов генома дает сильное адаптивное преимущество). Типичный пример – резкое сокращение генома у птиц и рукокрылых по сравнению с нелетающими наземными позвоночными. Летающим позвоночным уменьшение веса тела дает большое адаптивное преимущество; «лишняя» ДНК присутствует в каждой клетке, и к тому же требует для своего содержания и воспроизведения множества «лишних» белков. Это подтверждается на-

блюдаемой положительной корреляцией между размером генома и размером клетки. Утрата «мусорной ДНК» позволяет существенно уменьшить средний размер клеток при сохранении их функциональности. Поэтому отбор благоприятствовал утрате «мусорной ДНК» у летающих позвоночных, что привело к значительному сокращению генома (Organ *et al.* 2007).

Необходимо подчеркнуть, что ни рост сложности, ни рост размера генома вовсе не являются всеобщими эволюционными тенденциями. В большинстве крупных таксонов (эволюционных линий) не наблюдается ни того, ни другого, или наблюдаются обратные тенденции. Например, в эволюции прокариот, по-видимому, доминирующей тенденцией является не увеличение, а сокращение размера генома. Это видно из того, что геномы прокариот, относящихся к молодым эволюционным линиям, в среднем меньше, чем у представителей более древних эволюционных линий (Ochman 2005). Аналогичная картина, по-видимому, наблюдалась и в эволюции ящеротазовых динозавров (Organ *et al.* 2007).

В некоторых случаях физиологические и биохимические особенности организма, очевидно, накладывают ограничения на размер генома. Например, у прокариот, с их малоэффективными системами «исправления ошибок» при репликации ДНК, и с малоэффективным механизмом распределения ДНК по дочерним клеткам в ходе деления (отсутствие механизма митоза), геном не может разрастаться сверх некой предельной величины² (Shagov 2006). Важным ограничителем роста генома у прокариот может служить также и громадная численность популяций, что замедляет генетический дрейф (Lynch, Conery 2003). С другой стороны, имеющийся уровень сложности организма предполагает, что его геном не может и сократиться ниже определенного минимального уровня (сложному организму должна соответствовать сложная «программа» развития и функционирования).

Исходя из приведенных выше фактов и рассуждений можно заключить, что минимальный размер генома в большой группе организмов (крупном таксоне) может быть использован в качестве приблизительной оценки объема необходимой (неизбыточной) генетической информации, обеспечивающей существование организмов, относящихся к данному таксону. Более точную оценку получить трудно, поскольку в настоящее время нет абсолютно надежных способов отличить действительно ненужные участки ДНК от функционально значимых (например, от некодирующих последовательностей, выполняющих регуляторные функции).

Мы отдаем себе отчет в несовершенстве используемой оценки. В частности, очевидно, что минимальный размер генома в группе может зависеть от экологических особенностей группы, от ее разнообразия и от сте-

² Максимальный размер генома для бактерий – 13,03 млн пар нуклеотидов (у дельтапротеобактерии *Sorangium cellulosum*), для архей – 5,75 млн пар нуклеотидов у *Methanosarcina acetivorans* (Complete Microbial Genomes 2008).

пени изученности. Если в группе мало современных видов или размер генома определен лишь для небольшого их числа, то велика вероятность того, что представители этой группы, имеющие (или имевшие) самые маленькие геномы, просто не попадут в анализируемую выборку. Например, среди амниот на сегодняшний день самые маленькие геномы характерны для птиц, однако есть основания полагать, что у некоторых динозавров (быстро бегающих теропод, которым уменьшение размеров клеток – особенно эритроцитов – могло давать важное адаптивное преимущество) геном тоже был весьма невелик (Orgun *et al.* 2007). Другой пример: среди амфибий нет летающих форм, и к тому же разнообразие современных амфибий, у которых был оценен размер генома, невелико; поэтому оценка размера минимального размера генома у амфибий может оказаться завышенной по сравнению с птицами и млекопитающими. Тем не менее, минимальный размер генома в пределах больших групп организмов на сегодняшний день, по-видимому, остается наилучшей из возможных оценок необходимого (неизбыточного) объема генетической информации.

Материалы и методы

Мы использовали минимальные размеры геномов в восьми последовательных «вложенных» друг в друга группах организмов (см. Табл. П.1). Каждая из восьми групп, по-видимому, является монофилетической (происходит от одного общего предка и включает в себя всех потомков этого предка). Последовательность групп соответствует эволюционной линии, ведущей от первых прокариотических организмов к млекопитающим. Выбор этой линии был обусловлен тем, что именно в ней наблюдался наиболее выраженный рост уровня организации (сложности строения). Выбор организма с минимальным геномом в пределах каждой группы осуществлялся без учета внутриклеточных симбионтов и паразитов. Это объясняется тем, что внутриклеточные симбионты часто подвергаются резкому вторичному генетическому упрощению, вплоть до почти полной дегенерации. При этом такие симбионты в определенном смысле теряют право именоваться самостоятельными организмами (см., например: Nakabachi *et al.* 2006). Размер генома внутриклеточного симбионта или паразита нельзя считать адекватной мерой «неизбыточного» объема генетической информации для данной группы. Внутриклеточные симбионты, по сути дела, эксплуатируют гены хозяина взамен утраченных собственных генов (что и позволяет паразитам обходиться без многих генов, которые для свободноживущих представителей данной группы являются абсолютно необходимыми). Весьма характерно, что в ряде случаев гены симбионта на самом деле не утрачиваются полностью, а переносятся в геном хозяина, где и продолжают функционировать к общему благу симбионта и хозяина (как это было при становлении симбиоза ранних эукариот с бу-

дущими митохондриями и пластидами) (см., например: Stegemann *et al.* 2003; Марков, Куликов 2005).

Каждая последующая из рассматриваемых групп организмов является «подмножеством» предыдущей группы, причем именно тем подмножеством, в пределах которого организмы достигли наибольшего уровня сложности строения. Весьма характерно, что в пределах каждой группы наименьший размер генома характерен для тех представителей группы, которые не входят в состав следующей вложенной группы. Например, в группе 1 («всё живое») наименьший геном характерен для свободноживущей бактерии *Pelagibacter ubique*, представителя прокариот (т.е. «низших» представителей данной группы), а вовсе не для кого-либо из представителей следующей вложенной группы 2 (эукариот), хотя эукариоты входят не только в группу 2, но также и в группу 1. В группе 6 (тетраподы) наименьший геном характерен для представителя амфибий, то есть «низших» тетрапод, а не для кого-либо из представителей «высшей» вложенной группы 7 (амниоты), хотя амниоты входят в состав тетрапод. Уже из этого можно видеть, что между размером минимального генома и сложностью строения организма существует положительная корреляция.

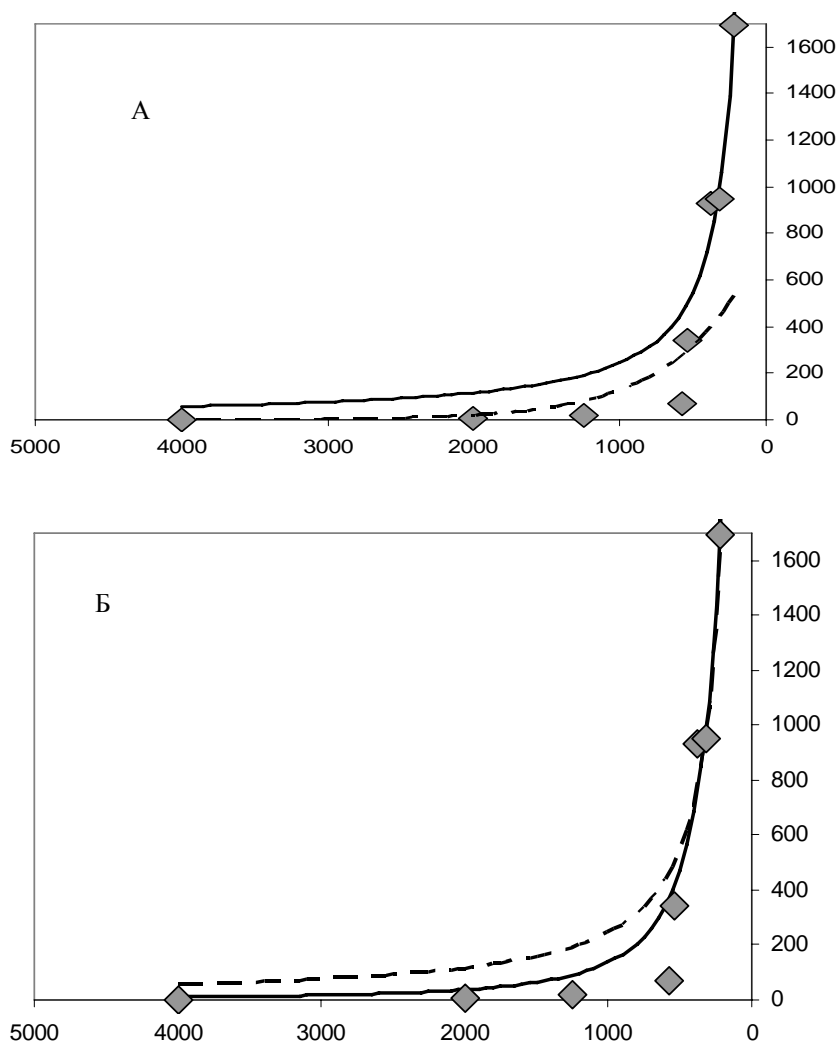
При выборе групп мы были вынуждены исключить из рассмотрения некоторые «промежуточные» уровни, по которым нет достаточно надежных данных. Например, следуя использованной нами логике отбора групп, можно было между группами 5 (позвоночные) и 6 (тетраподы) поместить «промежуточную» группу челюстноротых. Однако это не было сделано по причине явной недостаточности объема данных по бесчелюстным, то есть по тем позвоночным, которые не входят в состав челюстноротых. Бесчелюстные были весьма многочисленны и разнообразны в палеозое, но в современной биоте они представлены только двумя крайне специализированными группами – миногами и миксинами, среди которых пока не обнаружены формы с маленькими геномами (размер генома оценен у 15 видов миксин и 11 видов миног [Gregory 2008]). Однако это еще не дает оснований утверждать, что у всех многочисленных палеозойских бесчелюстных геномы были так же велики, как у современных миног и миксин (на основании данных, изложенных в настоящем приложении, мы полагаем, что не были). Тем не менее, следует признать, что включение в анализ подобных реликтовых или недостаточно изученных групп могло бы в значительной мере замаскировать или даже полностью свести на нет гиперболический характер роста генома в ряду от прокариот к млекопитающим.

Табл. П.1. Минимальный (\approx неизбыточный) размер генома в восьми «вложенных» друг в друга группах организмов (дополнительно показана девятая группа, выделенная по тому же принципу: приматы)

Группа	Минимальный геном (млн пар нуклеотидов)	Приблизительное время появления (млн лет назад)	Организм – обладатель самого маленького генома в данной группе (за исключением внутриклеточных паразитов, геном которых вторично уменьшен)
1. Все живое	1,3	4000	Морская свободноживущая бактерия <i>Pelagibacter ubique</i> , штамм HTCC1062
2. Эукариоты	9,2	2000	Сумчатый гриб <i>Ashbya gossypii</i> – обладатель самого маленького генома среди свободноживущих эукариот
3. Животные (Metazoa)	19.6	1250	Нематода (круглый червь) <i>Pratylenchus coffeae</i>
4. Хордовые	68.6	575	<i>Oikopleura dioica</i> , аппендикулярия, представитель подтипа Tunicata (оболочники) типа хордовых.
5. Позвоночные	342	540	Костная рыба <i>Tetraodon fluviatilis</i>
6. Тетраподы (наземные позвоночные)	931	375	Лягушка <i>Limnodynastes ornatus</i>
7. Амниоты (группа, включающая всех наземных позвоночных, кроме амфибий)	951	315	Фазан <i>Phasianus colchicus</i>
8. Млекопитающие	1695	220	Летучая мышь <i>Miniopterus schreibersi</i>
9. Приматы	2215	65	Обезьяна <i>Callicebus torquatus</i>

Примечания. Данные о размерах минимальных геномов в соответствующих группах основаны на следующих источниках: Gregory 2004a, 2008; Pellicciari *et al.* 1982; Complete Microbial Genomes 2008; Eukaryotic Genome Sequencing Projects 2008; Dietrich *et al.* 2004. Приблизительные датировки времени появления групп основаны на молекулярных и палеонтологических данных из следующих источников: Федонкин 2006; Heges, Kumar 2003; Shu *et al.* 1999; Marshall, Schultze 1992; Falcon-Lang *et al.* 2007; Battistuzzi *et al.* 2004. Ряд данных указывает на более раннее появление эукариот – возможно, 2,7 млрд лет назад (Розанов 2003), однако один из важнейших фактов такого рода (наличие эукариотических биомаркеров в архейских породах) недавно был подвергнут серьезным сомнениям (Rasmussen 2008). В связи с этим мы используем более консервативную оценку 2 млрд лет, согласующуюся с молекулярными данными.

Рис. П.1. Гиперболический рост минимального размера генома в ряду от прокариот к млекопитающим



Примечания. По горизонтальной оси – время появления группы, млн лет назад. По вертикальной оси – минимальный размер генома в группе, млн пар нуклеотидов. Каждый маркер соответствует одной из групп, указанных в *Табл. П.1.* **А** – простая гиперболическая модель (сплошная линия) описывает наблюдаемую динамику лучше, чем экспоненциальная (пунктир). **Б** – квадратично-гиперболическая модель (сплошная линия) описывает наблюдаемую

динамику лучше, чем гиперболическая (пунктир). Экспоненциальная модель: $y = 806,24e^{-0,0018x}$, $R^2 = 0,828$; простая гиперболическая: $y = 222911/(x-89,43)$, $R^2 = 0,947$; квадратично-гиперболическая: $y = 161228164/(x + 85,15)^2$, $R^2 = 0,959$. Параметры моделей определены методом наименьших квадратов.

Результаты и обсуждение

Результаты. Динамика роста минимального размера генома в рассматриваемом ряду из восьми «вложенных» групп организмов показана на *Рис. П.1*. Эта динамика удовлетворительно описывается экспоненциальной моделью ($R^2 = 0,828$), однако простая гиперболическая модель описывает ее значительно лучше ($R^2 = 0,947$), а квадратично-гиперболическая – еще лучше ($R^2 = 0,959$).

Экспоненциальный или гиперболический рост? Анализ динамики размера «неизбыточного» (*non-redundant*) генома в данной эволюционной линии был проведен недавно А. А. Шаровым (Sharov 2006), который пришел к выводу об экспоненциальном характере роста этого показателя. Наш анализ по существу повторяет работу Шарова, однако мы иначе подходим к оценке «минимально необходимого» размера генома, а также используем несколько более детальные данные, которые позволяют показать, что исследуемая величина растет скорее гиперболически, чем экспоненциально.

Шаров построил свой экспоненциальный график на основе пяти точек, соответствующих следующим группам: прокариоты, эукариоты, черви, рыбы, млекопитающие. Наши графики основаны на восьми точках, которые соответствуют эволюционной последовательности восьми «вложенных» друг в друга таксонов (см. выше). При этом по своему биологическому смыслу пять точек на графике Шарова соответствуют рассматриваемым нами группам 1, 2, 3, 5 и 8. В чем же причина несовпадения результатов? Иными словами, почему Шаров сделал вывод об экспоненциальном, а мы – о гиперболическом характере роста необходимого размера генома?

Основной причиной, по всей видимости, является то обстоятельство, что в работе Шарова гиперболическая модель вообще не рассматривалась. Шаров использовал для построения графика точки с координатами, указанными в *Табл. П.2*.

Табл. П.2. Данные, использованные в работе А. А. Шарова (Sharov 2006) для обоснования экспоненциального характера роста необходимого размера генома

Группа	Неизбыточный размер генома (млн пар нуклеотидов)	Время появления (млн лет назад)
1. прокариоты	0.5	3500
2. эукариоты	2.9	2000
3. черви	72.8	1000
4. рыбы	3	500
5. млекопитающие	480	125

Данные, использованные Шаровым, хорошо коррелируют с экспоненциальной моделью ($R^2 = 0,963$), однако корреляция с простой гиперболической моделью заметно выше ($R^2 = 0,997$). Таким образом, данные Шарова также подтверждают приложимость гиперболической модели к динамике исследуемого показателя.

В чем причина различий в цифрах (ср. Табл. П.1 и П.2)? Для групп 1 и 2 Шаров использовал размер геномов паразитических микроорганизмов, тогда как в нашем анализе использовались минимальные геномы свободноживущих форм (это обосновано выше в разделе «Материалы и методы»). Время появления первых прокариот у Шарова более позднее (3,5 млрд лет), однако использованная нами оценка (4 млрд лет) тоже вполне реалистична (Федонкин 2006). Впрочем, названные различия крайне слабо влияют на корреляцию данных с экспоненциальной и гиперболической моделями. Например, замена «нашей» датировки появления прокариот на использованную Шаровым лишь незначительно увеличивает корреляцию данных с обеими моделями. Замена «нашей» оценки минимального размера генома эукариот (9,2) на величину, используемую Шаровым (2,9), улучшает корреляцию с гиперболой и ухудшает – с экспонентой.

Необходимый размер генома в группе 3 у Шарова равен 72,8 (это размер генома круглого червя *Caenorhabditis elegans* за вычетом 25%, которые предположительно считаются нефункциональными). Наша оценка

(19,6) представляется более реалистичной, поскольку таков размер генома другого круглого червя (*Pratylenchus coffeae*). Очевидно, в геноме *C. elegans*, даже за вычетом «нефункциональной» части, присутствует много участков, без которых другие круглые черви успешно обходятся. Наш вариант оценки, по сравнению с вариантом Шарова, улучшает корреляцию с гиперболой и ухудшает – с экспонентой.

Для рыб и млекопитающих оценки минимально необходимого размера генома у Шарова сильно занижены по сравнению с нашими, потому что Шаров исключил из рассмотрения те части генома, которые предположительно являются «нефункциональными» (это 2/3 генома рыб и 85% генома млекопитающих). В результате Шаров получил более высокую корреляцию с экспоненциальной моделью. Однако те критерии, которые в настоящее время могут быть применены для оценки размера «нефункциональной» части генома, нельзя назвать совершенными. Многие участки с неустановленной функцией в действительности могут оказаться функциональными, например, они могут играть ту или иную роль в регуляции активности генов. Многие факты указывают на важнейшую роль, которую играли и продолжают играть мобильные генетические элементы (традиционно считающиеся «мусорной ДНК») в эволюции эукариот, в том числе в эволюции по пути усложнения (Miller *et al.* 1999; Bowen, Jordan 2002; Muotri *et al.* 2007). На наш взгляд, адекватное представление о минимально необходимом размере генома в пределах данной группы должны давать те организмы, для которых уменьшение генома за счет выбрасывания из него всего «лишнего» является адаптивно выгодным. По-видимому, как раз в таком положении находятся летающие позвоночные – птицы и летучие мыши (Organ *et al.* 2007). Именно их геномы и рассматривались нами в качестве «минимально необходимых» для групп 7 (амниоты) и 8 (млекопитающие).

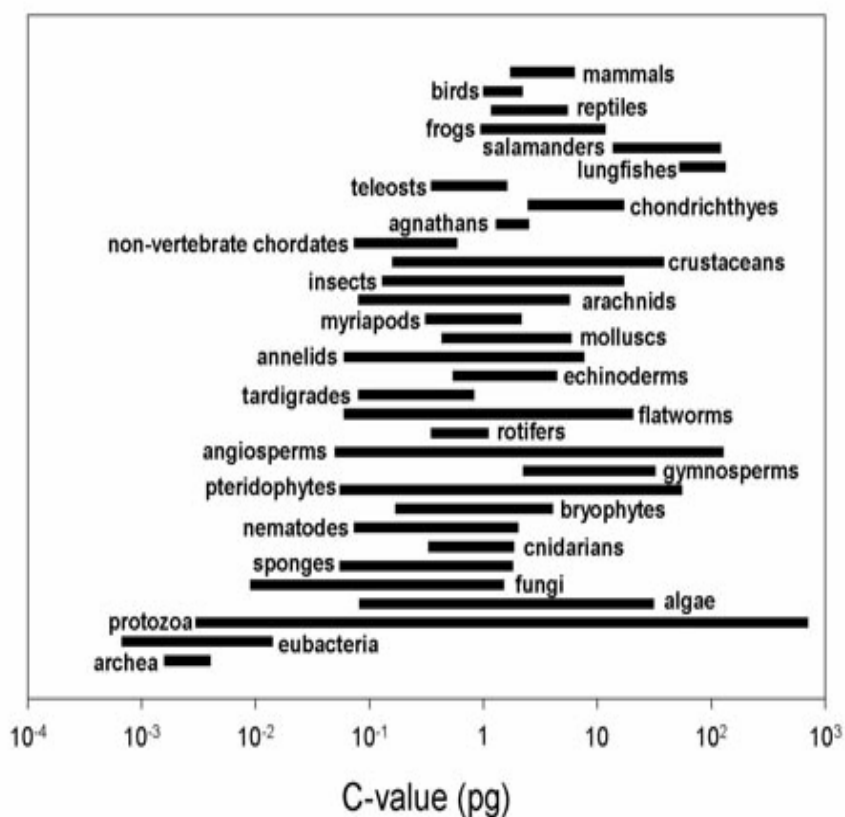
Наконец, последнее существенное отличие данных Шарова от «наших», повысившее корреляцию с экспонентой, состоит в том, что, по Шарову, млекопитающие появились около 125 млн лет назад (ранний мел). Мы не можем согласиться с такой оценкой, поскольку палеонтологические данные неопровержимо свидетельствуют о существовании млекопитающих уже в позднем триасе (около 220 млн лет назад), тогда как 125 млн лет – это возраст древнейшей находки *плацентарных* млекопитающих (*Eutheria*) (Ji *et al.* 2002).

Еще раз подчеркнем, что даже если принять все оценки и датировки, предложенные Шаровым, все равно гиперболическая модель лучше соответствует фактическим данным, чем экспоненциальная.

Размер генома и сложность строения организма. В литературе часто встречается утверждение об отсутствии прямой корреляции между сложностью организма и размером генома. Это утверждение имеет под собой довольно веские основания. Например, среди одноклеточных эука-

риот встречаются формы, геном которых значительно превосходит по размеру все изученные геномы многоклеточных; среди земноводных есть виды с геномами большего размера, чем у любых млекопитающих, и т.д. (Рис. П.2). Отсутствие однозначной связи между размером генома и морфологической сложностью получило название «парадокса *C-value*³» (Thomas 1971; Gregory, Hebert 1999; Gregory 2005).

Рис. П.2. Вариабельность размера генома в разных группах организмов



Примечание. Рисунок показывает отсутствие прямого соотношения между размером генома и сложностью организма (группы организмов со сложным строением расположены в верхней части рисунка, с простым – в нижней). По горизонтальной оси – размер генома (*C-value*, пг) (Gregory 2008).

³ *C-value* – масса генома в пикограммах, причем 1 пг соответствует 980 млн пар нуклеотидов.

Некоторые причины широкой вариабельности размера генома, действительно меняющегося часто вне всякой связи со сложностью организма, обсуждались выше в разделе «Минимальный размер генома как мера необходимого (неизбыточного) количества генетической информации». Однако в той эволюционной линии, в которой рост сложности организма был выражен наиболее сильно и которая рассматривается в настоящем приложении (линия от прокариот до млекопитающих), положительная корреляция между минимальным (неизбыточным) размером генома и сложностью строения организма не вызывает сомнений и, более того, хорошо известна специалистам (Patthy 1999; Sharov 2006). Это вполне соответствует теоретическим ожиданиям, основанным на представлении о геноме как о «программе» развития и функционирования организма. Исходя из этих представлений естественно ожидать, что чем сложнее организм, тем сложнее (а следовательно и больше) должна быть соответствующая «программа». Так, недавно было выдвинуто предложение рассматривать размер функциональной избыточной части генома в качестве меры биологической сложности организма (Adami *et al.* 2000). Как уже отмечалось, мы полагаем, что минимальный размер генома в пределах большой группы организмов является хорошим приближением к трудно-вычисляемому размеру «неизбыточного» генома.

Таким образом, предположение о тесной связи размера «неизбыточного» или минимального генома со сложностью организма представляется вполне правдоподобным и не противоречащим общепринятым взглядам.

О положительных обратных связях, обеспечивающих гиперболический рост минимального размера генома

По аналогии с динамикой народонаселения и других макросоциологических параметров (Часть I), а также с динамикой биоразнообразия (Часть II), можно предположить, что гиперболический рост генома обеспечивается сложными положительными обратными связями.

Идея о том, что рост генома в ходе эволюции может идти под управлением положительных обратных связей, подробно обсуждается в неоднократно цитировавшейся нами работе Шарова (Sharov 2006). Шаров указывает на следующие возможные механизмы ускорения роста генома, основанные на положительных обратных связях:

- 1) Геном можно рассматривать как сообщество симбиотических (помогающих друг другу) самореплицирующихся элементов, или гиперцикл (Eigen, Schuster 1979). Например, ген, обеспечивающий более высокую точность репликации ДНК в клетке, способствует более точному копированию всех остальных генов, причем это преимущество распространяется не только на уже существующие гены, но и на те, которые могут

появиться в будущем. Таким образом, существующие гены могут способствовать внедрению в геном и закреплению в нем новых генов (Шаров 2006: 17).

2) Новые гены обычно появляются в результате дупликации или рекомбинации имеющихся генов. Очевидно, что большой геном предоставляет более разнообразный исходный материал для формирования новых генов.

3) Большие геномы поддерживают большее разнообразие метаболических сетей и морфологических элементов, обеспечивая тем самым большее число потенциальных «ниш» для новых генов (Шаров 2006: 17).

Этот перечень представляется нам весьма убедительным и достаточно полным. Обращает на себя внимание сходство между этими механизмами положительной обратной связи (в особенности см. пункт 3) и теми, которые были нами рассмотрены в Части II при обсуждении гиперболического роста биоразнообразия. Так, пункт 3 предполагает, что сложность организма (а также сложность отдельных его функциональных подсистем) может выступать в роли «посредника» между размером генома и скоростью его роста. Это очень похоже на выдвинутое нами в главе 4 предположение, согласно которому сложность сообществ (альфа-разнообразие) может выступать в роли «посредника» между биоразнообразием и скоростью его роста.

Дополнительно отметим возможную связь размера генома с размером организма. У одноклеточных организмов размер клетки положительно коррелирует с размером генома. Имеется также положительная корреляция между размером генома и размером клеток многоклеточного организма (Ogpan *et al.* 2007). Наконец, геномы многоклеточных превосходят по размерам геномы одноклеточных. В рассматриваемой нами последовательности из восьми групп в целом наблюдается рост размера организмов, хотя эта тенденция и не является абсолютной (например, нет оснований утверждать, что млекопитающие в целом крупнее других амниот). Рост размера организмов ведет к сокращению численности популяций, а это, в свою очередь, ведет к усилению генетического дрейфа (т.е. к росту вероятности случайной фиксации нейтральных и слабовредных генетических изменений). Поэтому, например, постоянно появляющиеся в геноме новые копии размножающихся МГЭ (эти генетические изменения чаще всего являются нейтральными или слабовредными для хозяина) имеют больше шансов закрепиться в маленькой популяции, чем в большой. Это может приводить к самопроизвольному («пассивному») разрастанию «мусорной» части генома у организмов с низкой численностью, для которых характерны крупные размеры и большие геномы (Lynch, Conery 2003). Это отчасти подтверждается тем хорошо известным обстоятельством, что по мере роста размера генома (и организма) растет и доля некодирующих участков. Например, в рассматриваемой нами эволюционной последова-

тельности от прокариот к млекопитающим размер генома возрастает примерно на три порядка (от первых миллионов до первых миллиардов пар нуклеотидов), тогда как число белок-кодирующих генов (и, соответственно, кодирующая часть генома) возрастает лишь на один порядок (от первых тысяч генов до первых десятков тысяч). С другой стороны, хорошо известно, что у сложных организмов в геноме много функциональных (регуляторных) некодирующих участков, которые играют важную роль в эволюции сложности (см., например: Mikkelsen *et al.*, 2007). Иными словами, рост сложности и размера организма может вести к разрастанию как «мусорных», так и функциональных некодирующих участков.

Имеющиеся фактические данные о механизмах и темпах роста генома, по-видимому, пока недостаточны для построения адекватных математических моделей, подобных рассмотренным в Частях I и II. Главная трудность состоит в отсутствии строгих количественных оценок относительного вклада разных механизмов роста генома в общую динамику этого роста. Однако можно заметить, что механизм, описанный в пункте 2 приведенного выше перечня, по-видимому, мог бы объяснить экспоненциальный рост генома (простая положительная обратная связь по принципу «больше генов-родителей – больше генов-потомков»), тогда как механизмы, описанные в пунктах 1 и 3, вероятно, могут обеспечить гиперболическую динамику (поскольку они отчасти сходны с механизмами, определяющими гиперболический рост биоразнообразия).

Впрочем, и механизм, указанный в пункте 2, может при определенных условиях обеспечить гиперболический рост. Известно, что новые гены часто появляются за счет рекомбинирования фрагментов имеющихся генов. Нетрудно показать, что число потенциально возможных новых комбинаций фрагментов (то есть новых генов, которые потенциально могут быть сформированы таким путем) примерно пропорционально квадрату числа имеющихся генов. Например, представим себе следующую идеализированную ситуацию: каждый ген состоит из двух фрагментов-доменов (функциональных блоков); новые гены формируются путем объединения копий (дубликатов) двух доменов, происходящих от двух разных генов. В этой ситуации каждая пара генов потенциально может «породить» 4 новых гена (если не учитывать порядок расположения доменов в новом гене). Следовательно, общее число потенциально возможных новых генов можно вычислить по формуле $2(N^2 - N)$, где N – число генов в геноме. С учетом того обстоятельства, что в геномах свободноживущих организмов число генов довольно велико (от первых тысяч до первых десятков тысяч), данная формула может быть упрощена: $2(N^2 - N) \approx 2N^2$. Если теперь сделать вполне правдоподобное допущение, что скорость роста числа генов прямо пропорциональна числу потенциально возможных новых генов, получаем выражение: $dN/dt = kN^2$, что соответствует гиперболическому росту числа генов. Такое же рассуждение можно приме-

нить и к некодирующим регуляторным последовательностям, которые тоже, по-видимому, могут образовываться путем рекомбинирования фрагментов имеющихся регуляторных последовательностей.

Кроме того, гиперболический рост минимального размера генома может объясняться следующим обстоятельством. Известно, что гены функционируют не сами по себе, а в составе функциональных генных сетей. Иными словами, в организме существуют сложные системы межгенных взаимодействий (Колчанов и др. 2000, 2003). Очевидно, что потенциальное число межгенных взаимодействий – прямых или опосредованных – должно расти пропорционально квадрату числа генов (поскольку потенциально любой ген может взаимодействовать с любым другим геном в данном геноме). Для реализации межгенных взаимодействий в большинстве случаев используются регуляторные некодирующие участки ДНК (в частности, разнообразные энхансеры). Известно, что рост сложности многоклеточных животных обеспечивался во многом именно появлением новых регуляторных некодирующих последовательностей (Mikkelsen *et al.* 2007). Таким образом, рост числа генов должен создавать новые потенциальные «ниши» для регуляторных последовательностей, причем число таких ниш должно расти пропорционально квадрату числа генов. Картина еще более усложнится, если учесть, что и сами регуляторные последовательности могут вступать друг с другом в различные взаимоотношения – например, благодаря конкуренции за одни и те же регуляторные белки (транскрипционные факторы), причем один и тот же ген может регулироваться целым комплексом разных регуляторных последовательностей и транскрипционных факторов, действующих согласованно (см., например: Колчанов и др. 2000; Takahashi *et al.* 2008).

Очень важно иметь в виду, что новые регуляторные последовательности ДНК и новые белок-кодирующие гены часто возникают путем «молекулярного одомашнивания» эгоистических элементов генома (МГЭ), которые, таким образом, интенсивно превращаются из «мусорной ДНК» в функционально важные компоненты генома (Miller *et al.* 1999; Mikkelsen *et al.* 2007; Ono *et al.* 2006). Более того, новые регуляторные белки – транскрипционные факторы – тоже могут формироваться путем «одомашнивания» генов, кодируемых МГЭ (например, генов транспозаз) (Lin *et al.* 2007). Этот важный механизм роста функциональной части генома за счет превращения «мусорной ДНК» в функциональную, очевидно, должен приводить к тому, что разрастание нефункциональной (избыточной, эгоистической) части генома в долгосрочной перспективе будет способствовать ускорению роста минимального (неизбыточного) размера генома.

По-видимому, рост сложности организма иногда может предшествовать росту генома и стимулировать его за счет механизма «ухода от адаптивного конфликта» при удвоении генов. При усложнении организма

многие гены могут приобретать дополнительные функции, то есть становиться многофункциональными. Такие гены находятся в состоянии адаптивного конфликта: отбор не может эффективно оптимизировать их для выполнения одной из функций, т.к. это привело бы к снижению эффективности других функций, выполняемых геном. Можно предположить, что рост сложности организма часто ведет к росту числа многофункциональных генов. Если в геноме такого организма происходят генные дубликации, появившиеся новые копии генов получают возможность специализироваться для выполнения разных функций. По-видимому, это существенно снижает вероятность того, что появившиеся в результате дубликации новые копии окажутся «лишними» и будут потеряны в результате делеций (Des Marais, Rausher 2008). Возможно, данный механизм сыграл особенно важную роль в ранней эволюции позвоночных, когда после двух последовательных геномных дубликаций весь геном учетверился, причем многие образовавшиеся «лишние» копии генов сохранились у потомков и приобрели новые функции (Putnam *et al.* 2008).

Можно также предположить существование взаимосвязи между ростом разнообразия и ростом размера генома у самых высокоорганизованных представителей биоты. Рост биоразнообразия ведет к росту сложности и гетерогенности биотической среды. Это создает предпосылки для формирования более сложных адаптаций и, соответственно, более сложных организмов. Рост сложности организма, в свою очередь, создает предпосылки для дальнейшего роста генома (см. выше о механизме «выхода от адаптивного конфликта»). В компьютерных экспериментах было показано, что у организмов, эволюционирующих в «информационно-насыщенной», то есть сложной и гетерогенной среде, происходит рост генома (наследственной программы функционирования организма) за счет того, что геном как бы «вбирает» в себя информацию о среде и о том, как в ней оптимально функционировать. У организмов, эволюционирующих в «информационно-бедной» среде, размер генома, напротив, со временем сокращается (Adami *et al.* 2000; Ofra *et al.* 2003).

Однако следует отметить, что динамика гиперболического роста у биоразнообразия и у минимального размера генома в ряду прокариоты – млекопитающие существенно различна. В первом случае период стремительно ускоряющегося, взрывного роста приходится на последние 100-150 млн лет (вторая половина мезозоя и кайнозой). Первые признаки начала выхода из режима с обострением намечаются во второй половине кайнозоя. Во втором случае (рост генома) период взрывного роста соответствует палеозою и фактически завершается в первой половине мезозоя (в начале триаса) с появлением млекопитающих. Следующая группа, которая могла бы продолжить намеченный ряд – приматы, появившиеся в конце мела (см. *Табл. П.1*) – уже не укладывается в гиперболический тренд. Минимальный размер генома в этой группе гораздо меньше, чем

«предсказывает» гиперболическая модель, основанная на восьми предыдущих точках. Таким образом, в динамике роста минимального размера генома выход из режима с обострением произошел уже в начале – середине мезозоя, на 100-200 млн лет раньше, чем в динамике роста биоразнообразия. Не исключено, что рост генома в какой-то мере способствовал росту биоразнообразия, предоставив дополнительные степени свободы для генетических преобразований (хотя необходимо помнить, что взрывной рост разнообразия в мезозое и кайнозое происходил в основном за счет сравнительно просто устроенных животных, таких как моллюски и насекомые, и в меньшей степени за счет костистых рыб, птиц и млекопитающих).

Морфологическая сложность организмов в рассмотренном ряду, вероятно, тоже росла гиперболически, однако проверить это трудно из-за отсутствия достаточно надежных количественных оценок уровня морфологической сложности в рассмотренных группах организмов.

Необходимо подчеркнуть, что замедление темпов роста генома после появления млекопитающих вовсе не означает, что столь же сильно замедлился и рост сложности организмов. Если понимать фенотип в «расширенном» смысле, следуя за Ричардом Докинзом (Dawkins 1982), то есть включать в это понятие не только строение организма, но и его поведение, а также экstrasоматические адаптации (бобровые плотины, птичьи гнезда и т.п.), то представляется очевидным, что темпы роста сложности фенотипа отнюдь не замедлились в мезозое и кайнозое по сравнению с предшествующими эпохами. Быстрый рост относительных размеров мозга (коэффициента энцефализации) у млекопитающих в кайнозое сопровождался ростом способности к обучению и усложнением поведения (в том числе социального). Более того, этот рост постепенно создавал предпосылки для перерастания биологической эволюции в культурно-социальную (Гринин, Марков, Коротаев 2008). Все эти прогрессивные изменения не сопровождались ускоренным ростом размера генома или числа генов, однако они, по всей видимости, требовали развития более сложных механизмов регуляции работы генов (см., например: Mikkelsen *et al.* 2007)

В качестве примера механизма, позволяющего существенно увеличить «содержательную» сложность и информационную емкость генома без увеличения его размера, упомянем альтернативный сплайсинг – механизм редактирования «считанных» с геномной ДНК молекул матричных РНК, благодаря которому на основе одного и того же гена клетка может синтезировать не один, а несколько разных белков. Недавно было показано, что подавляющее большинство (около 94%) человеческих генов подвергается альтернативному сплайсингу, в то время как у низших животных альтернативный сплайсинг характерен для меньшинства генов (например, у *C. elegans* – около 15%) (Wang *et al.* 2008; Pan *et al.* 2008). Это открытие дало

ответ на интригующий вопрос о том, почему в геноме человека примерно столько же генов, что и у гораздо более просто устроенного червя *C. elegans* (около 20000). Как выяснилось, разнообразие **белков** в человеческом организме в действительности гораздо выше, чем у червя (как и следовало ожидать), однако это разнообразие было достигнуто в ходе эволюции не за счет разрастания генома и увеличения числа генов, а за счет развития альтернативного сплайсинга.

Библиография

- Алексеев А. С., Дмитриев В. Ю., Пономаренко А. Г. 2001.** *Эволюция таксономического разнообразия. Экосистемные перестройки и эволюция биосферы.* Вып. 5. М.: Геос.
- Ганджа А. Г., Геворкян С. Г., Русаков С. В. 2003.** Демографо-экологические циклы в истории общества. *Эволюция* 1: 31–35.
- Гринин Л. Е. 2006а.** *Производительные силы и исторический процесс.* 4-е изд. М.: УРСС.
- Гринин Л. Е. 2006б.** Теоретико-математические модели периодизации исторического процесса. *История и математика: проблемы периодизации* / Ред. Л. Е. Гринин, А. В. Коротаев и С. Ю. Малков. М.: УРСС. С. 53–79.
- Гринин Л. Е., Марков А. В., Коротаев А. В. 2008.** *Макроэволюция в живой природе и обществе.* М.: ЛКИ/URSS.
- Заварзин Г. А. 2003.** Становление системы биогеохимических циклов. *Палеонтологический журнал* 6: 16–24.
- Каландадзе Н. Н., Раутиан А. С. 1993.** Юрский экологический кризис сообщества наземных тетрапод и эвристическая модель сопряженной эволюции сообщества и биоты. *Проблемы доантропогенной эволюции биосферы.* М.: Наука. С. 60–95.
- Капица С. П. 1992.** Математическая модель роста населения мира. *Математическое моделирование* 4/6: 65–79.
- Капица С. П. 1996.** Феноменологическая теория роста населения Земли. *Успехи физических наук* 166/1: 63–80.
- Капица С. П. 1999.** *Сколько людей жило, живет и будет жить на земле.* М.: Наука.
- Князева Е. Н., Курдюмов С. П. 2005.** *Основания синергетики.* М.: УРСС.
- Колчанов Н. А., Ананько Е. А., Колпаков Ф. А., Подколотная Ф. А., Игнатьева Е. В., Горячковская Т. Н., Степаненко И. Л. 2000.** Генные сети. *Молекулярная биология* 34: 533–544.
- Колчанов Н. А., Суслов В. В., Шумный В.К. 2003.** Молекулярная эволюция генетических систем. *Палеонтологический журнал* 6: 58–71.
- Коротаев А. В. 1991.** Некоторые экономические предпосылки классообразования и политогенеза. *Архаическое общество: узловые проблемы социологии развития* / Ред. А. В. Коротаев, В. В. Чубаров, т. I. М.: Институт истории СССР АН СССР. С. 136–191.
- Коротаев А. В. 2006.** Периодизация истории Мир-Системы и математические макромоделли социально-исторических процессов. *История и Математика: Проблемы периодизации исторических макропроцессов* / Ред. Л. Е. Гринин, А. В. Коротаев, С. Ю. Малков. М.: УРСС. С. 116–167.
- Коротаев А. В., Комарова Н. Л., Халтурина Д. А. 2007.** *Законы истории. Вековые циклы и тысячелетние тренды. Демография. Экономика. Войны.* М.: КомКнига/URSS.
- Коротаев А. В., Малков А. С., Халтурина Д. А. 2005а.** *Законы истории: Математическое моделирование исторических макропроцессов. Демография. Экономика. Войны.* М.: УРСС/КомКнига.

- Коротаев А. В., Малков А. С., Халтурина Д. А. 2005б.** Компактная математическая макро модель технико-экономического и демографического развития Мир-Системы (1–1973 гг.) *История и синергетика: Математическое моделирование социальной динамики* / Ред. С. Ю. Малков, А. В. Коротаев. М.: УРСС/КомКнига. С. 6–48.
- Коротаев А. В., Малков А. С., Халтурина Д. А. 2007.** *Законы истории: Математическое моделирование развития Мир-Системы. Демография. Экономика. Культура.* М.: УРСС.
- Красилов В. А. 1986.** *Нерешенные проблемы теории эволюции.* Владивосток: ДВНЦ АН СССР.
- Курдюмов С. П. (Ред.). 1999.** *Режимы с обострением. Эволюция идеи: Законы коэволюции сложных структур.* М.: Наука.
- Малков С. Ю. 2002.** Математическое моделирование исторических процессов. *Новое в синергетике. Взгляд в третье тысячелетие* / Ред. Г. Г. Малинецкий и С. П. Курдюмов. М.: Наука. С. 291–323.
- Малков С. Ю. 2003.** Математическое моделирование динамики общественных процессов. *Связь времен* / Ред. И. Л. Жеребцов, т. 2. М.: МГВП КОКС. С. 190–214.
- Малков С. Ю. 2004.** Математическое моделирование исторической динамики: подходы и модели. *Моделирование социально-политической и экономической динамики* / Ред. М. Г. Дмитриев. М.: РГСУ. С. 76–188.
- Малков С. Ю., Селунская Н. Б., Сергеев А. В. 2005.** Социально-экономические и демографические процессы в аграрном обществе как объект математического моделирования. *История и синергетика: Математическое моделирование социальной динамики* / Ред. С. Ю. Малков, А. В. Коротаев. М.: УРСС. С. 70–87.
- Мальтус Т. [1798] 1993.** *Опыт о законе народонаселения.* Петрозаводск: Петромком (Шедевры мировой экономической мысли. Т. 4).
- Малвин В. В. 1983.** *Гибель древней империи.* М.: Наука.
- Марков А. В. 2000.** Возвращение Черной Королевы, или закон роста средней продолжительности существования родов в процессе эволюции. *Журнал общей биологии* 61/4: 357–370.
- Марков А. В. 2001.** Новый подход к моделированию динамики разнообразия фанерозойской морской биоты. *Журнал общей биологии* 62/6: 460–471.
- Марков А. В. 2002.** О механизмах роста таксономического разнообразия морской биоты в фанерозое. *Палеонтологический журнал* 2: 3–13.
- Марков А. В. 2003.** Соотношение таксонов разных рангов в ископаемой летописи и реконструкция видового разнообразия морской биоты фанерозоя. *Палеонтологический журнал* 2: 1–10.
- Марков А. В., Коротаев А. В. 2007.** Динамика разнообразия фанерозойских морских животных соответствует модели гиперболического роста. *Журнал общей биологии* 68/1: 3–18.
- Марков А. В., Куликов А. М. 2005.** Происхождение эвкариот: выводы из анализа белковых гомологий в трех надцарствах живой природы. *Палеонтологический журнал* 4: 3–18.
- Марков А. В., Наймарк Е. Б. 1998.** *Количественные закономерности макроэволюции. Опыт применения системного подхода к анализу развития надвидовых таксонов.* М.: Геос.

- Мельянцеv В. А. 1996.** *Восток и Запад во втором тысячелетии*. М.: МГУ.
- Мельянцеv В. А. 2003.** Три века российского экономического роста. *Общественные науки и современность* 5: 84–95.
- Мельянцеv В. А. 2004.** *Генезис современного (интенсивного) экономического роста*. М.: Гуманитарий.
- Нефедов С. А. 1999а.** *Метод демографических циклов в изучении социально-экономической истории допромышленного общества*. Автореферат диссертации... кандидата ист. наук. Екатеринбург: Уральский государственный университет.
- Нефедов С. А. 1999б.** О демографических циклах в истории Вавилонии. Рукопись (#54930), депонированная в ИНИОН РАН, Москва (<http://www.hist1.narod.ru/Science/Babilon/Vavilon.html>).
- Нефедов С. А. 1999в.** О демографических циклах в истории Древнего Египта. Рукопись (#54931), депонированная в ИНИОН РАН, Москва (<http://www.hist1.narod.ru/Science/Egipt/Egipt.html>).
- Нефедов С. А. 1999г.** О демографических циклах в средневековой истории Китая. Рукопись (#54932), депонированная в ИНИОН РАН, Москва (<http://www.hist1.narod.ru/Science/China/China.html>).
- Нефедов С. А. 1999д.** Опыт имитационного моделирования демографического цикла. Рукопись (#54933), депонированная в ИНИОН РАН, Москва (<http://www.hist1.narod.ru/Science/Cycle/Cycle.html>).
- Нефедов С. А. 2000а.** О демографических циклах в истории Китая (XIV-XIX вв.). Рукопись (#128367), депонированная в ИНИОН РАН, Москва (<http://www.hist1.narod.ru/Science/China/China1.html>).
- Нефедов С. А. 2000б.** О законах истории и математических моделях. *Известия Уральского государственного университета* 15: 15–23.
- Нефедов С. А. 2001а.** Метод демографических циклов. *Уральский исторический вестник* 7: 93–107.
- Нефедов С. А. 2001б.** О демографических циклах в истории Индии. Рукопись (#556324), депонированная в ИНИОН РАН, Москва (<http://www.hist1.narod.ru/Science/India/india.html>).
- Нефедов С. А. 2002а.** Опыт моделирования демографического цикла. *Информационный бюллетень ассоциации "История и компьютер"* 29: 131–142.
- Нефедов С. А. 2002б.** О теории демографических циклов. *Экономическая история* 8: 116–121.
- Нефедов С. А. 2003.** Теория демографических циклов и социальная эволюция древних и средневековых обществ Востока. *Восток* (3): 5–22.
- Нефедов С. А. 2005.** *Демографически-структурный анализ социально-экономической истории России. Конец XV – начало XX века*. Екатеринбург: Издательство УГГУ.
- Нефедов С. А. 2007.** *Концепция демографических циклов*. Екатеринбург: УГГУ.
- Подлазов А. В. 2000.** *Теоретическая демография как основа математической истории*. М.: ИПМ РАН.
- Подлазов А. В. 2001.** *Основное уравнение теоретической демографии и модель глобального демографического перехода*. М.: ИПМ РАН.
- Подлазов А. В. 2002.** Теоретическая демография. Модели роста народонаселения и глобального демографического перехода. *Новое в синергетике. Взгляд в*

- третье тысячелетие* / Ред. Г. Г. Малинецкий, С. П. Курдюмов. М.: Наука. С. 324–345.
- Пономаренко А. Г. 1993.** Основные события в эволюции биосферы. *Проблемы доантропогенной эволюции биосферы*. М.: Наука. С. 15–25.
- Пузаченко Ю. Г. 2006.** Глобальное биологическое разнообразие и его пространственно-временная изменчивость. *Современные глобальные изменения природной среды*. Т. 2. М.: Научный мир. С. 306–377.
- Раутиан А. С., Сенников А. Г. 2001.** Отношения хищник – жертва в филогенетическом масштабе времени. *Экосистемные перестройки и эволюция биосферы* 4: 29–46.
- Розанов А. Ю. 2003.** Ископаемые бактерии, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы. *Палеонтологический журнал* 6: 41–49.
- Федонкин М. А. 2006.** Две летописи жизни: опыт сопоставления (палеобиология и геномика о ранних этапах эволюции биосферы). *Проблемы геологии и минералогии* / Ред. А. М. Пыстин. Сыктывкар: Геопринт. С. 331–350.
- Чешков М. А. 1999.** *Глобальный контекст постсоветской России: Очерки теории и методологии мироцелостности*. М.: МОНФ.
- Чжао Вэньлинь, Си Шудзюнь. 1988.** *История населения Китая*. Пекин: Народное издательство (на кит. яз.).
- Чубаров В. В. 1991.** Ближневосточный локомотив: темпы развития техники и технологии в древнем мире. *Архаическое общество: узловые проблемы социологии развития* / Ред. А. В. Коротаев и В. В. Чубаров, т. 1. М.: Институт истории СССР АН СССР. С. 92–135.
- Шишков Ю. В. 2005.** Демографические похождения физика. *Общественные науки и современность* 2: 155–164.
- Щербаков В. П. 2005.** Эволюция как сопротивление энтропии. I. Механизмы видового гомеостаза. *Журнал общей биологии* 66/3: 195–211.
- Abel W. 1974.** *Massenarmut und Hungerkrisen im vorindustriellen Europa. Versuch einer Synopsis*. Hamburg: Parey.
- Abel W. 1980.** *Agricultural Fluctuations in Europe from the Thirteenth to the Twentieth Centuries*. New York, NY: St. Martin's.
- Adami C., Ofria C., Collier T. C. 2000.** Evolution of biological complexity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 4463–4468.
- Aghion P., Howitt P. 1992.** A Model of Growth through Creative Destruction. *Econometrica* 60: 323–352.
- Aghion P., Howitt P. 1998.** *Endogenous Growth Theory*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Alroy J., Aberhan M., Bottjer D. J., Foote M., Fürsich F. T., Harries P. J., Hendy A. J. W., Holland S. M., Ivany L. C., Kiessling W., Kosnik M. A., Marshall C. R., McGowan A. J., Miller A. I., Olszewski T. D., Patzkowsky M. E., Peters S. E., Villier L., Wagner P. J., Bonuso N., Borkow P. S., Brenneis B., Clapham M. E., Fall L. M., Ferguson C. A., Hanson V. L., Krug A. Z., Layou K. M., Leckey E. H., Nürnberg S., Powers C. M., Sessa J. A., Simpson C., Tomasovych A., Visaggi C. C. 2008.** Phanerozoic trends in the global diversity of marine invertebrates. *Science* 321:97–100.
- Alroy J., Marshall C. R., Bambach R. K., Bezusko K., Foote M., Fürsich F. T., Hansen T. A., Holland S. M., Ivany L. C., Jablonski D., Jacobs D. K., Jones D. C., Kosnik M. A., Lidgard S., Low S., Miller A. I., Novack-**

- Gottshall P. M., Olszewski T. D., Patzkowsky M. E., Raup D. M., Roy K., Sepkoski J. J., Sommers M. G., Wagner P. J., Webber A. 2001. Effects of sampling standardization on estimates of Phanerozoic marine diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98/11: 6261–6266.
- Artzrouni M., Komlos J. 1985. Population Growth through History and the Escape from Malthusian Trap: A Homeostatic Simulation Model. *Genus* 41: 21–39.
- Bambach R. K. 1977. Species richness in marine benthic habitats through the Phanerozoic. *Paleobiology* 3: 152–167.
- Bambach R. K. 1983. Ecospace utilization and guilds in marine communities through the Phanerozoic. *Biotic interactions in recent and fossil benthic communities* / Ed. by M. J. S. Tevesz, P. L. McCall. New York, NY: Plenum. P. 719–746.
- Bambach R. K. 1985. Classes and adaptive variety: the ecology of diversification in marine faunas through the Phanerozoic. *Phanerozoic diversity patterns: profiles in macroevolution* / Ed. by J. W. Valentine. Princeton, NJ: Princeton University Press. P. 191–253.
- Bambach R. K. 1999. Energetics in the global marine fauna: A connection between terrestrial diversification and change in the marine biosphere. *Geobios* 32: 131–144.
- Bambach R. K., Knoll A. H., Sepkoski J. J. 2002. Anatomical and ecological constraints on Phanerozoic animal diversity in the marine realm. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99/10: 6854–6859.
- Bambach R. K. 1977. Species richness in marine benthic habitats through the Phanerozoic. *Paleobiology* 3: 152–167.
- Bambach R. K. 1983. Ecospace utilization and guilds in marine communities through the Phanerozoic. *Biotic interactions in Recent and fossil benthic communities* / Ed. by M. J. S. Tevesz, P. McCall. New York, NY: Plenum Press. P. 719–746.
- Bambach R. K. 1985. Classes and adaptive variety: the ecology of diversification in marine faunas through the Phanerozoic. *Phanerozoic Diversity Patterns: Profiles in Macroevolution* / Ed. by J. W. Valentine. Princeton, NJ: Princeton University Press. P. 191–253.
- Bambach R. K. 1999. Energetics in the global marine fauna: A connection between terrestrial diversification and change in the marine biosphere. *Geobios* 32: 131–144.
- Bambach R. K., Bush A. M., Erwin D. H. 2007. Autecology and the filling of ecospace: key metazoan radiations. *Palaeontology* 50: 1–22.
- Battistuzzi F. U., Feijao A., Hedges S. B. 2004. A genomic timescale of prokaryote evolution: insights into the origin of methanogenesis, phototrophy, and the colonization of land. *BMC Evolutionary Biology* 4: 44.
- Benton M. J. 1993. *The Fossil Record 2*. London: Chapman & Hall.
- Benton M. J. 1995. Diversification and extinction in the history of life. *Science* 268: 52–58.
- Benton M. J. 1999. The history of life: large databases in palaeontology. *Numerical Palaeobiology. Computer-based modelling and analysis of fossils and their distributions*. Chichester: John Wiley. P. 249–283.
- Benton M. J., Wills M. A., Hitchin R. 2000. Quality of the fossil record through time. *Nature* 403: 534–537.
- Benton M. J., Emerson B. C. 2007. How did life become so diverse? The dynamics of diversification according to the fossil record and molecular phylogenetics. *Palaeontology* 50: 23–40.

- Benton M. J., Wills M. A., Hitchin R. 2000.** Quality of the fossil record through time. *Nature* 403: 534–537.
- Bielenstein H. 1947.** The Census of China during the Period 2–742 A.D. *Bulletin of the Museum of Far Eastern Antiquities* 19: 125–163.
- Bielenstein H. 1986.** Wang Mang, the Restoration of the Han Dynasty, and Later Han. *The Cambridge History of China. 1. The Ch'in and Han Empires, 221 B.C. – A.D. 220* / Ed. by D. Twitchett, M. Loewe. Cambridge, UK: Cambridge University Press. P. 223–290.
- Bielenstein H. 1987.** Chinese Historical Demography A.D. 2 to 1982. *Bulletin of the Museum of Far Eastern Antiquities* 59: 1–288.
- Biraben J.-N. 1980.** An Essay Concerning Mankind's Evolution. *Population* 4: 1–13.
- Bongaarts J. 2003.** Completing the Fertility Transition in the Developing World: The Role of Educational Differences and Fertility Preferences. *Population Studies* 57: 321–335.
- Bonuso N., Newton C. R., Brower J. C., Ivany L. C. 2002.** Does coordinated stasis yield taxonomic and ecologic stability?: Middle Devonian Hamilton Group of central New York. *Geology* 30: 1055–1058.
- Boserup E. 1965.** *The Conditions of Agricultural Growth: The Economics of Agrarian Change under Population Pressure*. Chicago, IL: Aldine.
- Bowen N. J., Jordan I. K. 2002.** Transposable elements and the evolution of eukaryotic complexity. *Current Issues in Molecular Biology* 4: 65–76.
- Boyd R., Richerson P. J. 1985.** *Culture and the Evolutionary Process*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Brett C. E., Baird G. C. 1992.** Coordinated stasis and evolution-ary ecology of Silurian-Devonian marine biotas in the Appalachian Basin. *Geological Society of America Annual Meeting, Abstracts with Programs* 24: A139.
- Brett C. E., Ivany L. C., Schopf K. M. 1996.** Coordinated stasis: An overview. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 127: 1–20.
- Brett C. E., Hendy A. J. W., Bartholomew A. J., Bonelli J. R. Jr., McLaughlin P. L. 2007.** Response of shallow marine biotas to sea-level fluctuations: a review of faunal replacement and the process of habitat tracking. *Palaios* 22: 228–244.
- Bush A. M., Bambach R. K. 2004.** Did alpha diversity increase during the Phanerozoic? Lifting the veils of taphonomic, latitudinal, and environmental biases. *Journal of Geology* 112: 625–642.
- Bush A. M., Markey M. J., Marshall C. R. 2004.** Removing bias from diversity curves: the effects of spatially organized biodiversity on sampling-standardization. *Paleobiology* 30: 666–686.
- Bush A. M., Bambach R. K. 2004.** Did alpha diversity increase during the Phanerozoic? Lifting the veils of taphonomic, latitudinal, and environmental biases. *Journal of Geology* 112: 625–642.
- Cailleux A. 1950.** Progression geometrique du nombre des especes et vie en expansion. *Comptes rendus de la Societe Geologique de France* 13: 222–224.
- Cameron R. 1989.** *A Concise Economic History of World*. New York, NY: Oxford University Press.
- Carr T. R., Kitchell J. A. 1980.** Dynamics of taxonomic diversity. *Paleobiology* 6: 427–443.
- Cavalli-Sforza L. L., Feldman M. W. 1981.** *Cultural Transmission and Evolution. A Quantitative Approach*. Princeton: Princeton University Press.

- Chandler T. 1987.** *Four Thousand Years of Urban Growth: An Historical Census*. Lewiston, NY: Edwin Mellen Press.
- Chase-Dunn C., Hall T. D. 1997.** *Rise and Demise: Comparing World-Systems*. Boulder, CO.: Westview Press.
- Chesnais J. C. 1992.** *The Demographic Transition: Stages, Patterns, and Economic Implications*. Oxford: Clarendon Press.
- Christian D. 2004.** *Maps of Time. An Introduction to Big History*. Berkeley, CA: University of California Press.
- Chu C. Y. C., Lee R. D. 1994.** Famine, Revolt, and the Dynastic Cycle: Population Dynamics in Historic China. *Journal of Population Economics* 7: 351–378.
- Clarke A., Crame J. A. 2003.** The importance of historical processes in global patterns of diversity. *Macroecology: concepts and consequences* / Ed. by T. M. Blackburn, K. J. Gaston. Oxford: Blackwell. P. 130–151.
- Cochrane S. H. 1979.** *Fertility and Education: What Do We Really Know?* Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.
- Cohen J. E. 1995.** Population Growth and Earth's Carrying Capacity. *Science* 269/5222: 341–346.
- Complete Microbial Genomes. 2008.** <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genomes/lproks.cgi> (accessed 11 Oct 2008)
- Cornette J. L., Lieberman B. S. 2004.** Random walks in the history of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101/1: 187–191.
- Courtilot V., Gaudemer Y. 1996.** Effects of mass extinctions on biodiversity. *Nature* 381/6578: 146–148.
- Davis M., Hut P., Muller R. A. 1984.** Extinction of species by periodic comet showers. *Nature* 308: 715–717.
- Dawkins R. 1982.** *The extended phenotype: The Long Reach of the Gene*. Oxford: Oxford University Press.
- Des Marais D. L., Rausher M. D. 2008.** Escape from adaptive conflict after duplication in an anthocyanin pathway gene. *Nature* 454: 762–765.
- Diamond J. 1999.** *Guns, Germs, and Steel: The Fates of Human Societies*. New York, NY: Norton.
- Dietrich F. S. 2004.** The *Ashbya gossypii* genome as a tool for mapping the ancient *Saccharomyces cerevisiae* genome. *Science* 304: 304–307.
- Dupont-Nivet G., Krijgsman W., Langereis C.G. 2007.** Tibetan plateau aridification linked to global cooling at the Eocene – Oligocene transition. *Nature* 445: 635–638.
- Durand J. D. 1960.** The Population Statistics of China, A.D. 2–1953. *Population Studies* 13: 209–256.
- Durand J. D. 1977.** Historical Estimates of World Population: An Evaluation. *Population and Development Review* 3/3: 255–296.
- Eigen M., Schuster P. 1979.** *The hypercycle, a principle of natural selforganization*. Berlin: Springer-Verlag.
- Elton C. S. 1958.** *Ecology of Invasions by Animals and Plants*. London: Chapman and Hall.
- Emerson B. C., Kolm N. 2005.** Species diversity can drive speciation. *Nature* 434: 1015–1017.
- Erwin D. H. 2005.** Macroevolution: Seeds of Diversity. *Science* 308: 1752–1753.
- Eukaryotic Genome Sequencing Projects. 2008.** <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genomes/leuks.cgi> (accessed 11 Oct 2008).

- Falcon-Lang H. J., Benton M. J., Stimson M. 2007.** Ecology of earliest reptiles inferred from basal Pennsylvanian trackways. *Journal of the Geological Society* 164: 1113–1118.
- Flessa K. W., Jablonski D. 1985.** Declining Phanerozoic background extinction rates: effect of taxonomic structure? *Nature* 113/5999: 216–218.
- Foerster H. von, Mora P., Amiot L. 1960.** Doomsday: Friday, 13 November, A.D. 2026. *Science* 132: 1291–1295.
- Foote M. 2007.** Extinction and quiescence in marine animal genera. *Paleobiology* 33: 261–272.
- Foote M., Sepkoski J. J. 1999.** Absolute measures of the completeness of the fossil record. *Nature* 398: 415–417.
- Foote M., Crampton J. S., Beu A. G., Marshall B. A., Cooper R. A., Maxwell P. A., Matcham I. 2007.** Rise and Fall of Species Occupancy in Cenozoic Fossil Mollusks. *Science* 318: 1131–1134.
- Foote M., Sepkoski J. J., 1999.** Absolute measures of the completeness of the fossil record. *Nature* 398/6726: 415–417.
- Frank A. G. 1990.** A Theoretical Introduction to 5,000 Years of World System History. *Review* 13/2: 155–248.
- Frank A. G. 1993.** The Bronze Age World System and its Cycles. *Current Anthropology* 34: 383–413.
- Frank A.G., and B. Gills. 1994. (Eds.).** *The World System: 500 or 5000 Years?* London: Routledge.
- Gotts N. M. 2007.** Resilience, panarchy, and world-systems analysis. *Ecology and Society* 12/1: 24–32.
- Gradstein F. M., Ogg J. G., Smith A. G., Agterberg F. P., Bleeker W., Cooper R. A., Davydov V., Gibbard P., Hinnov L., House M. R., Lourens L., Luterbacher H. P., McArthur J., Melchin M. J., Robb L. J., Shergold J., Villeneuve M., Wardlaw B. R., Ali J., Brinkhuis J., Hilgen F. J., Hooker J., Howarth R. J., Knoll A. H., Laskar J., Monechi S., Powell J., Plumb K. A., Raffi I., Röhl U., Sadler P., Sanfilippo A., Schmitz B., Shackleton N. J., Shields G. A., Strauss H., Van Dam J., Veizer J., van Kolfshoten Th., Wilson D. 2004.** *A Geological Time Scale 2004*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Gregory T. R. 2004a.** Macroevolution, hierarchy theory, and the C-value enigma. *Paleobiology* 30: 179–202.
- Gregory T. R. 2004b.** Insertion-deletion biases and the evolution of genome size. *Gene* 324: 15–34.
- Gregory T. R. 2005.** The C-value enigma in plants and animals: a review of parallels and an appeal for partnership. *Annals of Botany* 95: 133–146.
- Gregory T. R. 2008.** Animal Genome Size Database. <http://www.genomesize.com>
- Gregory T. R., Hebert P. D. N. 1999.** The modulation of DNA content: proximate causes and ultimate consequences. *Genome Research* 9: 317–324.
- Grossman G., Helpman E. 1991.** *Innovation and Growth in the Global Economy*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Gruebler A. 2006.** Urbanization as Core Process of Global Change: The Last 1000 Years and Next 100. Paper presented at the International Seminar "Globalization as Evolutionary Process: Modeling, Simulating, and Forecasting Global Change", International Institute for Applied Systems Analysis (IIASA), Laxenburg, Austria, April 6–8.

- Hannum E., Buchman C. 2003.** *The Consequences of Global Educational Expansion*. Cambridge, MA: American Academy of Arts and Sciences.
- Harland W. B., Cox A. V., Llewellyn P. G., Pickton C. A. G., Smith A. G., Walters R. 1982.** *A geologic time scale 1982*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Haub C. 1995.** How Many People have ever Lived on Earth? *Population Today* 23/2: 4–5.
- Heges S.B., Kumar S. 2003.** Genomic clocks and evolutionary timescales. *TRENDS in Genetics* 19/4: 200–206.
- Hellemans A., Bunch B. 1988.** *The Timetables of Science*. New York, NY: Simon and Schuster.
- Hoerner S. J. von. 1975.** Population Explosion and Interstellar Expansion. *Journal of the British Interplanetary Society* 28: 691–712.
- Hoffman A. 1989.** *Arguments on evolution. A paleontologist's perspective*. Oxford: Oxford University Press.
- Holling C. S., Gunderson L. H. 2002.** Resilience and adaptive cycles. *Panarchy: understanding transformations in human and natural systems* / Ed. by L. H. Gunderson, C. S. Holling. Washington, DC: Island Press. P. 25–62.
- Hollingsworth W. G. 1996.** *Ending the Explosion: Population Policies and Ethics for a Humane Future*. Santa Ana, CA: Seven Locks Press.
- Huston M. A. 1994.** *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ingold T. 1986.** *Evolution and Social Life*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ivany L. C. 1999.** So... now what? Thoughts and ruminations about coordinated stasis. *Palaio* 14/4: 297–300.
- Jablonski D. 2005.** Mass extinctions and macroevolution. *Paleobiology* 31/2: 192–210.
- Jablonski D. 2007.** Scale and hierarchy in macroevolution. *Palaeontology* 50: 87–109.
- Jablonski D., Hunt E. 2006.** Larval ecology, geographic range, and species survivorship in Cretaceous mollusks. Organismic vs. species-level explanations. *American Naturalist* 168: 556–564.
- Jablonski D., Sepkoski J. J., Bottjer D. J., Sheehan P. M. 1983.** Onshore-Offshore Patterns in the Evolution of Phanerozoic Shelf Communities. *Science* 222: 1123–1125.
- Jackson J. B. C., Erwin D. H. 2006.** What can we learn about ecology and evolution from the fossil record? *Trends in Ecology and Evolution* 21: 322–328.
- Ji Q., Luo Z.-X., Yuan C.-X., Wible J. R., Zhang J. P., Georgi J. A. 2002.** The earliest eutherian mammal. *Nature* 416: 816–822.
- Johansen A., Sornette D. 2001.** Finite-time Singularity in the Dynamics of the World Population and Economic Indices. *Physica A* 294/3–4: 465–502.
- Jones Ch. I. 1995.** R & D-Based Models of Economic Growth. *The Journal of Political Economy* 103: 759–784.
- Jones Ch. I. 2003.** Population and Ideas: A Theory of Endogenous Growth. *Knowledge, Information, and Expectations in Modern Macroeconomics: In Honor of Edmund S. Phelps* / Ed. by P. Aghion, R. Frydman, J. Stiglitz, M. Woodford. Princeton, NJ: Princeton University Press. P. 498–521.
- Jones Ch. I. 2005.** The Shape of Production Functions and the Direction of Technical Change. *The Quarterly Journal of Economics* 120: 517–549.

- Kidwell S. M. 1998.** Time-averaging in the marine fossil record: overview of strategies and uncertainties. *Geobios* 30: 977–995.
- Kirchner J. W. 2002.** Evolutionary speed limits inferred from the fossil record. *Nature* 415: 65–68.
- Komlos J., Nefedov S. 2002.** A Compact Macromodel of Pre-Industrial Population Growth. *Historical Methods* 35: 92–94.
- Korotayev A. V. 2005.** A Compact Macromodel of World System Evolution. *Journal of World-System Research* 11: 79–93.
- Korotayev A., Khaltourina D. 2006.** *Introduction to Social Macrodynamics: Secular Cycles and Millennial Trends in Africa*. Moscow: URSS.
- Korotayev A., Malkov A., Khaltourina D. 2006a.** *Introduction to Social Macrodynamics: Compact Macromodels of the World System Growth*. Moscow: URSS.
- Korotayev A., Malkov A., Khaltourina D. 2006b.** *Introduction to Social Macrodynamics: Secular Cycles and Millennial Trends*. Moscow: URSS.
- Kowalewski M. 1996.** Time-averaging, overcompleteness, and the geological record. *Journal of Geology* 104: 317–326.
- Kowalewski M., Kiessling W., Aberhan M., Fürsich F. T., Scarponi D., Wood S. L. B., Hoffmeister A. P. 2006.** Ecological, taxonomic, and taphonomic components of the post-Paleozoic increase in sample-level species diversity of marine benthos. *Paleobiology* 32: 533–561.
- Kremer M. 1993.** Population Growth and Technological Change: One Million B.C. to 1990. *The Quarterly Journal of Economics* 108: 681–716.
- Kuznets S. 1960.** Population Change and Aggregate Output. *Demographic and Economic Change in Developed Countries*. Princeton, NJ: Princeton University Press. P. 324–340.
- Laland K. N., Odling-Smee F. J., Feldman M. W. 1999.** Evolutionary consequences of niche construction and their implications for ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96/18: 10242–10247.
- Lane A., Benton M. J. 2003.** Taxonomic level as a determinant of the shape of the Phanerozoic marine biodiversity curve. *The American Naturalist* 162: 265–276.
- Lee R. D. 1986.** Malthus and Boserup: A Dynamic Synthesis. *The State of Population Theory: Forward from Malthus* / Ed. by D. Coleman and R. Schofield. Oxford: Blackwell. P. 96–130.
- Levinson D., Malone M. 1980.** *Toward Explaining Human Culture*. New Haven, CT: HRAF Press.
- Lin R., Ding L., Casola C., Ripoll D. R., Feschotte C., Wang H. 2007.** Transposase-Derived Transcription Factors Regulate Light Signaling in Arabidopsis. *Science* 318: 1302–1305.
- Livi-Bacci M. 1992.** *A Concise History of World Population*. Oxford: Blackwell.
- Loewe M. 1986b.** The Former Han Dynasty. *The Cambridge History of China*. 1. *The Ch'in and Han Empires, 221 B.C. – A.D. 220* / Ed. by D. Twitchett, M. Loewe. Cambridge, UK: Cambridge University Press. P. 103–222.
- Lumsden C. J., Wilson E. O. 1981.** *Genes, Mind, and Culture: The Coevolutionary Process*. Cambridge, MA – London: Harvard University Press.
- Lynch M., Conery J. S. 2003.** The origins of genome complexity. *Science* 302: 1401–1404.
- MacArthur R. H. 1955.** Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36: 533–536.

- Maddison A. 2001.** *Monitoring the World Economy: A Millennial Perspective*. Paris: OECD.
- Magurran A. E. 1988.** *Ecological diversity and its measurement*. Princeton: Princeton University Press.
- Malthus T. 1978 [1798].** *Population: The First Essay*. Ann Arbor, MI: University of Michigan Press.
- Markov A. V. 2001.** Dynamics of the marine faunal diversity in the Phanerozoic: a new approach. *Paleontological Journal* 35: 1–9.
- Markov A. V. 2002.** Mechanisms responsible for the increase in the taxonomic diversity in the Phanerozoic marine biota. *Paleontological Journal* 36: 121–130.
- Markov A. V., Korotayev A. V. 2007.** Phanerozoic marine biodiversity follows a hyperbolic trend. *Palaeoworld* 16: 311–318.
- Marshall C., Schultze H.-P. 1992.** Relative Importance of Molecular, Neontological, and Paleontological Data in Understanding the Biology of the Vertebrate Invasion of Land. *Journal of Molecular Evolution* 35: 93–101.
- May R. M. 1973.** *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- McCann K. S. 2000.** The diversity–stability debate. *Nature* 405: 228–233.
- McEvedy C., Jones R. 1978.** *Atlas of World Population History*. New York, NY: Facts on File.
- McMichael T. 2001.** *Human Frontiers, Environments, and Disease. Past Patterns, Uncertain Futures*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Meliantsev V. A. 2004.** Russia's Comparative Economic Development in the Long Run. *Social Evolution & History* 3: 106–136.
- Mikkelsen T. S., Wakefield M. J., Aken B., Amemiya C. T., Chang J. L., Duke S., Garber M., Gentles A. J., Goodstadt L., Heger A., Jurka J., Kamal M., Mauce-li E., Searle S. M. J., Sharpe T., Baker M. L., Batzer M. A., Benos P. V., Belov K., Clamp M., Cook A., Cuff J., Das R., Davidow L., Deakin J. E., Faz-zari M. J., Glass J. L., Grabherr M., Greally J. M., Gu W., Hore T. A., Hut-tley G. A., Kleber M., Jirtle R. L., Koina E., Lee J. T., Mahony S., Marra M. A., Miller R. D., Nicholls R. D., Oda M., Papenfuss A. T., Parra Z. E., Pollock D. D., Ray D. A., Schein J. E., Speed T. P., Thompson K., VandeBerg J. L., Wade C. M., Walker J. A., Waters P. D., Webber C., Weid-man J. R., Xie X., Zody M. C., Marshall Graves J. A., Ponting C. P., Breen M., Samolow P. B., Lander E. S., Lindblad-Toh K. 2007.** Genome of the marsupial *Monodelphis domestica* reveals innovation in non-coding sequences. *Nature* 447: 167–177.
- Miller A. I. 1998.** Biotic transitions in global marine diversity. *Science* 281: 1157–1160.
- Miller A. I. 2002.** Diversity of life through time. *Encyclopedia of life sciences*. New York, NY: Macmillan. P. 1–7.
- Miller W. J., McDonald J.F., Nouaud D., Anxolabéhère D. 1999.** Molecular domestication – more than a sporadic episode in evolution. *Genetica* 107:197-207.
- Modelski G. 2003.** *World Cities: –3000 to 2000*. Washington: Faros2000.

- Muotri A. R., Marchetto M. C., Coufal N. G., Gage F. H. 2007.** The necessary junk: new functions for transposable elements. *Human Molecular Genetics* 16: R159–R167.
- Naeem S., Wright J. P. 2003.** Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* 6: 567–579.
- Nakabachi A., Yamashita A., Toh H., Ishikawa H., Dunbar H. E., Moran N. A., Hattori M. 2006.** The 160-Kilobase Genome of the Bacterial Endosymbiont *Carsonella*. *Science* 314: 267.
- Naroll R., Divale W.T. 1976.** Natural Selection in Cultural Evolution: Warfare versus Peaceful Diffusion. *American Ethnologist* 3: 97–128.
- Nefedov S. A. 2004.** A Model of Demographic Cycles in Traditional Societies: The Case of Ancient China. *Social Evolution & History* 3/1: 69–80.
- Ochman H. 2005.** Genomes on the shrink. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 11959–11960.
- Ofria C., Adami C., Collier T. C. 2003.** Selective pressures on genomes in molecular evolution. *Journal of Theoretical Biology* 222: 477–483.
- Ono R., Nakamura K., Inoue K., Naruse M., Usami T., Wakisaka-Saito N., Hino T., Suzuki-Migishima R., Ogonuki N., Miki H., Kohda T., Ogura A., Yokoyama M., Kaneko-Ishino T., Ishino F. 2006.** Deletion of Peg10, an imprinted gene acquired from a retrotransposon, causes early embryonic lethality. *Nature Genetics* 38: 101–106.
- Organ C. L., Shedlock A. M., Meade A., Pagel M., Edwards S. V. 2007.** Origin of avian genome size and structure in non-avian dinosaurs. *Nature* 446: 180–184.
- Pan Q., Shai O., Lee L. J., Frey B. J., Blencowe B. J. 2008.** Deep surveying of alternative splicing complexity in the human transcriptome by high-throughput sequencing. *Nature Genetics* 40: 1413–1415.
- Patterson C., Smith A. B. 1987.** Is the periodicity of extinctions a taxonomic artifact? *Nature* 330: 248–251.
- Patthy L. 2006.** Genome evolution and the evolution of exon-shuffling – a review. *Gene* 238: 103–114.
- Pellicciari C., Formenti D., Redi C. A., Manfredi Romanini M. G. 1982.** DNA content variability in primates. *Journal of Human Evolution* 11: 131–141.
- Peregrine P. 2003.** Atlas of Cultural Evolution. *World Cultures* 14: 2–88.
- Peregrine P., Ember M. 2001a.** *Encyclopedia of Prehistory*. V. 1. Africa. New York, NY: Kluwer.
- Peregrine P., Ember M. 2001b. (Eds.).** *Encyclopedia of Prehistory*. 3: East Asia and Oceania. New York, NY: Kluwer.
- Peregrine P., Ember M. 2001c.** *Encyclopedia of Prehistory*. 4: Europe. New York, NY: Kluwer.
- Peregrine P., Ember M. 2003.** *Encyclopedia of Prehistory*. 8: South and Southwest Asia. New York, NY: Kluwer.
- Peregrine P. 2003.** Atlas of Cultural Evolution. *World Cultures* 14: 2–88.
- Peters S. E. 2004.** Evenness of Cambrian–Ordovician benthic marine communities in North America. *Paleobiology* 30: 325–346.
- Peters S. E. 2005.** Geologic constraints on the macroevolutionary history of marine animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 12326–12331.

- Peters S. E., Foote M. 2001.** Biodiversity in the Phanerozoic: a reinterpretation. *Paleobiology* 27: 583–601.
- Podlazov A. V. 2004.** Theory of the Global Demographic Process. *Mathematical Modeling of Social and Economic Dynamics* / Ed. by M. G. Dmitriev, A. P. Petrov. Moscow: Russian State Social University. P. 269–272.
- Postan M. M. 1950.** Same Economic Evidence of Declining Population in the Later Middle Ages. *Economic History Review*. 2nd ser. 2: 130–167.
- Postan M. M. 1973.** *Essays on Medieval Agriculture and General Problems of the Medieval Economy*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Powell M. G., Kowalewski M. 2002.** Increase in evenness and sampled alpha diversity through the Phanerozoic: comparison of early Paleozoic and Cenozoic marine fossil assemblages. *Geology* 30/4: 331–334.
- Putnam N. H., Butts T., Ferrier D. E. K., Furlong R. F., Hellsten U., Kawashima T., Robinson-Rechavi M., Shoguchi E., Terry A., Yu J.-K., Benito-Gutiérrez E., Dubchak I., Garcia-Fernández J., Gibson-Brown J. J., Grigoriev I. V., Horton A. C., de Jong P. J., Jurka J., Kapitonov V. V., Kohara Y., Kuroki Y., Lindquist E., Lucas S., Osogawa K., Pennacchio L. A., Salamov A. A., Satou Y., Sauka-Spengler T., Schmutz J., Shin-I T., Toyoda A., Bronner-Fraser M., Fujiyama A., Holland L. Z., Holland P. W. H., Satoh N., Rokhsar D. S. 2008.** The amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype. *Nature* 453: 1064–1071.
- Rampino M.R., Haggerty B. M., Pagano T. C. 1997.** A unified theory of impact crises and mass extinctions: quantitative tests. *Annual of the New York Academy of Sciences* 822: 403–431.
- Rasmussen B., Fletcher I. R., Brocks J. J., Kilburn M. R. 2008.** Reassessing the first appearance of eukaryotes and cyanobacteria. *Nature* 455: 1101–1104.
- Raup D. M. 1976.** Species diversity in the Phanerozoic: a tabulation. *Paleobiology* 3: 279–288.
- Raup D. M. 1979.** Biases in the fossil record of species and genera. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History* 13: 85–91.
- Raup D. M. 1987.** Mass extinction: a commentary. *Palaeontology* 30: 1–13.
- Raup D. M., Gould S. J., Schopf T. J. M., Simberloff D. S. 1973.** Stochastic models of phylogeny and the evolution of diversity. *Journal of Geology* 81/5: 525–542.
- Raup D. M., Sepkoski J. J. 1982.** Mass extinctions in the marine fossil record. *Science* 215: 1501–1503.
- Raup D. M., Sepkoski J. J. 1984.** Periodicity of extinctions in the geologic past. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 81/3: 801–805.
- Ricardo D. 1817.** *On the Principles of Political Economy and Taxation*. London: John Murray.
- Rohde R. A., Muller R. A. 2005.** Cycles in fossil diversity. *Nature* 434/7030: 147–148.
- Russel M. P., Lindberg D. R. 1988.** Real and random patterns associated with molluscan spatial and temporal distributions. *Paleobiology* 14: 322–330.
- Schiermeier Q. 2003.** Palaeobiology: Setting the record straight. *Nature* 424: 482–483.
- Sepkoski J. J. 1981.** A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. *Paleobiology* 7: 36–53.
- Sepkoski J. J. 1987.** Environmental trends in extinction during the Paleozoic. *Science* 235: 64–66.

- Sepkoski J. J. 1988.** Alpha, beta or gamma: where does all the diversity go? *Paleobiology* 14: 221–234.
- Sepkoski J. J. 1991a.** Population biology models in macroevolution. *Analytical paleobiology. Short courses in paleontology*. № 4 / Ed. by N. L. Gilinsky, P. W. Signor. Knoxville: The Paleontological Society. P. 136–156.
- Sepkoski J. J. 1991b.** Diversity in the Phanerozoic oceans: a partisan review. *The unity of evolutionary biology* / Ed. by E. C. Dudley. Portland, OR: Dioscorides Press. P. 210–326.
- Sepkoski J. J. 1991c.** A model of onshore-offshore change in faunal diversity. *Paleobiology* 17/1: 58–77.
- Sepkoski J. J. 1992a.** A compendium of fossil marine animal families. 2nd edition // *Milwaukee Public Museum Contributions to Biology and Geology* 83: 1–156.
- Sepkoski J. J. 1992b.** Phylogenetic and ecologic patterns in the phanerozoic history of marine biodiversity. *Systematics, ecology and the biodiversity crisis* / Ed. by N. Eldredge. New York, NY: Columbia University Press. P. 77–100.
- Sepkoski J. J. 1993.** Ten years in the library: new data confirm paleontological patterns. *Paleobiology* 19/1: 43–51.
- Sepkoski J. J. 1994.** Limits to randomness in paleobiologic models: the case of Phanerozoic species diversity. *Acta Palaeontologica Polonica* 38/3–4: 174–198.
- Sepkoski J. J., Bambach R. K., Raup D. M., Valentine J. W. 1981.** Phanerozoic marine diversity and the fossil record. *Nature* 293: 435–437.
- Sepkoski J. J., Kendrick D. C. 1993.** Numerical experiments with model monophyletic and paraphyletic taxa. *Paleobiology* 19/2: 168–184.
- Sharov A. A. 2006.** Genome increase as a clock for the origin and evolution of life. *Biology Direct* 1: 17.
- Shu D.G., Luo H-L., Conway Morris S., Zhang X-L., Hu S.-X., Chen L., Han J., Zhu M., Li Y., Chen L.-Z. 1999.** Lower Cambrian vertebrates from south China. *Nature* 402: 42–46.
- Simon J. 1977.** *The Economics of Population Growth*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Simon J. 1981.** *The Ultimate Resource*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Simon J. 2000.** *The Great Breakthrough and its Cause*. Ann Arbor, MI: University of Michigan Press.
- Simpson G. G. 1980.** *Splendid isolation: the curious history of South American mammals*. New Haven, CT: Yale University Press.
- Smith A. B. 2007.** Marine diversity through the Phanerozoic: problems and prospects. *Journal of the Geological Society* 164: 731–745.
- Solé R. V., Montoya J. M., Erwin D. H. 2002.** Recovery after mass extinction: evolutionary assembly in large-scale biosphere dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B*. 357: 697–707.
- SPSS. 2008.** *World95 Database*. Chicago, IL: SPSS Inc.
- Stegemann S., Hartmann S., Ruf S., Bock R. 2003.** High-frequency gene transfer from the chloroplast genome to the nucleus. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 8828–8833.
- Takahashi K., Hayashi N., Shimokawa T., Umehara N., Kaminogawa S., Ra C. 2008.** Cooperative regulation of Fc receptor gamma-chain gene expression by multiple transcription factors, including Sp1, GABP, and Elf-1. *Journal of Biological Chemistry* 283: 15134–15141.

- Thomas C. A. J. 1971.** The genetic organization of chromosomes. *Annual Review of Genetics* 5: 237–256.
- Thomlinson R. 1975.** *Demographic Problems: Controversy over Population Control*. 2nd ed. Encino, CA: Dickenson.
- Tsirel S. V. 2004.** On the Possible Reasons for the Hyperexponential Growth of the Earth Population. *Mathematical Modeling of Social and Economic Dynamics* / Ed. by M. G. Dmitriev, A. P. Petrov. Moscow: Russian State Social University. P. 367–369.
- Turchin P. 2003a.** *Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Turchin P. 2003b.** *Historical Dynamics: Why States Rise and Fall*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Turchin P. 2005a.** Dynamical Feedbacks between Population Growth and Sociopolitical Instability in Agrarian States. *Structure and Dynamics* 1.
- Turchin P. 2005b.** *War and Peace and War: Life Cycles of Imperial Nations*. New York, NY: Pi Press.
- Turchin P., Korotayev A. 2006.** Population Density and Warfare: A reconsideration. *Social Evolution & History* 5/2: 121–158.
- U.S. Bureau of the Census. 2008.** *World Population Information* (<http://www.census.gov/ipc/www/world.html>).
- UN Population Division. 2008.** United Nations. Department of Economic and Social Affairs. Population Division (<http://www.un.org/esa/population>).
- Usher D. 1989.** The Dynastic Cycle and the Stationary State. *The American Economic Review* 79: 1031–1044.
- Valentine J. W., Tiffney B. H., Sepkoski J. J. 1991.** Evolutionary dynamics of plants and animals: a comparative approach. *Palaios* 6: 81–88.
- Van Valen L. M. 1984.** A resetting of Phanerozoic community evolution. *Nature* 307/5946: 50–52.
- Vermeij G. J. 1995.** Economics, volcanoes, and Phanerozoic revolutions. *Paleobiology* 21: 125–152.
- Wagner P. J., Kosnik M. A., Lidgard S. 2006.** Abundance distributions imply elevated complexity of post-Paleozoic marine ecosystems. *Science* 314: 1289–1292.
- Wallerstein I. 1974.** *The modern World-System*. V.1. *Capitalist agriculture and the origin of the European world-economy in the sixteenth century*. New York, NY: Academic Press.
- Wallerstein I. 1987.** World-Systems Analysis. *Social Theory Today* / Ed. by A. Giddens, J. Turner. Cambridge: Polity Press. P. 309–324.
- Wallerstein I. 2004.** *World-Systems Analysis: An Introduction*. Durham, NC: Duke University Press.
- Wang E. T., Sandberg R., Luo S., Khrebtukova I., Zhang L., Mayr C., Kingsmore S. F., Schroth G. P., Burge C. B. 2008.** Alternative isoform regulation in human tissue transcriptomes. *Nature* 456: 470–476.
- Wheeler D. 1980.** *Human Resource Development and Economic Growth in Developing Countries: A Simultaneous Model*. Washington, DC: World Bank.
- World Bank. 2008.** *World Development Indicators*. Washington, DC: World Bank (electronic version).
- Zanazzi A., Kohn M. J., MacFadden B. J., Terry D. O. 2007.** Large temperature drop across the Eocene–Oligocene transition in central North America. *Nature* 445: 639–642.