Ніколя Бакаер

Редактор перекладу :

П. Є. Шевчук

за участю С. А. Понякіної

Коротка історія математичної динаміки населення

Коротка історія математичної динаміки населення

Ніколя Бакаер

Редактор перекладу :

П. Є. Шевчук

за участю С. А. Понякіної

Ніколя Бакаер (Nicolas Bacaër)
Institut de recherche pour le développement, Bondy, France
nicolas.bacaer@ird.fr

П. Є. Шевчук
Інститут демографії та соціальних досліджень імені М.В. Птухи Національної академії наук України, Київ
pavlo-shevchuk@ukr.net

С. А. Понякіна
Institut national d'études démographiques, Aubervilliers, France
svitlana.poniakina@ined.fr

Читачі, які бажають придбати паперову версію цієї книги можуть відправити повідомлення на nicolas.bacaer@ird.fr.

Фото на обкладинці: Юлій Шаповал (1919, Київ - 1951, Париж), «Шкільне життя» (*La Vie scolaire*), 1951. Середня Школа Поля Ланжевена, Сюрен (*Suresnes*), Франція.

ISBN : 979-10-343-8562-1
Dépôt légal : novembre 2021

Вступ

Динаміка населення-це галузь науки, яка вивчає закономірності зміни чисельності та складу біологічних популяцій, таких як люди, тварини, рослини або мікроорганізми. Вона тісно пов'язана зі статистикою населення, більш описовою наукою, але все-таки досить сильно відрізняється від неї. Одна спільна риса полягає в тому, що обидві ці галузі широко використовують математичну мову.

Динаміка населення знаходиться на перетині різних галузей: математики, соціальних наук (демографія), біології (популяційна генетика й екологія) і медицини (епідеміологія). Як наслідок, вона не завжди розглядається цілістно, не зважаючи на схожість проблем, що зустрічаються в різних областях застосування. Помітним винятком є книга «Математичні теорії населення» Алена Хілліона[1] французькою мовою. Але в ній проблема розглядається з погляду математика, розрізняючи різні типи моделей: дискретні ($t = 0, 1, 2...$) і неперервні часові моделі (t - дійсне число), детерміністичні моделі (майбутні стани точно відомі, якщо відомий даний стан) і стохастичні моделі (де грає роль ймовірність). Відповідно він виділяє дискретні й неперервні детерміністичні моделі, та дискретні й неперервні стохастичні моделі.

У цій книзі я спробував представити проблему динаміки населення з історичного погляду. Дослідження пояснюються в їхньому контексті та наводяться короткі біографії вчених. Це повинно полегшити читання книги для тих, хто менше знайомий із математикою, та допомогти в розумінні походження досліджуваних проблем. Але ця книга не лише про історію. Вона також може бути вступом до математичного моделювання. Видається важливим включити до неї подробиці більшості обчислень, щоб читач міг дійсно побачити обмеження, що накладаються на моделі. Технічні деталі виділені в рамках і можуть бути пропущені при першому читанні. Останній розділ присвячений численним сучасним проблемам у динаміці населення, які можна спробувати проаналізувати з математичного погляду. Для тих, хто хоче дізнатися більше, списки посилань в кінці кожного розділу також включають веб-сайти, з яких можна завантажити оригінальні статті.

---

[1] *Presses Universitaires de France*, Париж, 1986.

У книзі такого обсягу не було можливості дати повну картину всіх досліджень, проведених до теперішнього часу, і розповісти про всіх учених, які зробили свій внесок у цю тему. Мій вибір є певною мірою довільним, особливо щодо робіт, виконаних в останні десятиліття. Тим не менш, я сподіваюся, що вибрані роботи є досить репрезентативними, і що дослідники, які активно працюють у цій галузі, чиї роботи не згадані, не будуть ображені.

Ідеальною аудиторією для цієї книги можуть бути:

- Старшокласники і студенти вузів, які цікавляться питанням, які зв'язки можуть існувати між курсами математики, які вони відвідують, і навколишнім світом, або студенти, які готують роботу на тему, пов'язану з динамікою населення.
- Викладачі математики, які намагаються зробити свій курс більш привабливим. Знання чотирьох елементарних математичних операцій достатньо для розуміння більшості матеріалу розділів 1, 2 і 5. Розділ 3 можна використати як вступ до застосування логарифмів. У цій книзі також розглядаються: рекурентні рівняння у розділах 1, 3, 8, 11, 14, 21, 23, 24; диференціальні рівняння у розділах 4, 6, 12, 13, 16; диференціальні рівняння з частинними похідними у розділах 20, 25; інтегральне рівняння у розділі 10; та застосування теорії ймовірностей у розділах 2, 7, 8, 9, 15, 16, 17, 18, 19, 22.
- Фахівці, які вже знайомі з демографією, епідеміологією, генетикою або екологією та готові порівняти свою улюблену галузь науки з іншими, які можуть використовувати схожі математичні моделі.
- Читачі, які цікавляться історією науки.

За український переклад я дуже вдячний Світлані Понякіній, Павлу Шевчуку й Олександру Мариничу, які переглянули і виправили машинний переклад програми Яндекс.

Зміст

Розділ 1

Послідовність Фібоначчі (1202)

У 1202 р. Леонардо з Пізи, також відомий як Фібоначчі, опублікував книгу, яка популяризувала в Європі індійську десяткову систему числення, яка також була прийнята арабськими математиками. Серед багатьох прикладів, наведених у книзі, один звертається до зростання популяції кроликів. Це один із найстаріших прикладів математичної моделі динаміки популяції.

Леонардо з Пізи, на ім'я Фібоначчі (Fibonacci), народився близько 1170 р. в Пізанській Республіці, коли вона перебувала на піку своєї комерційної та військової могутності в середземноморському світі. Близько 1192 р. батько Фібоначчі був відправлений республікою в Беджію, яка зараз знаходиться в Алжирі, для управління торговим пунктом. Незабаром після цього до нього приєднався син, який готувався стати купцем. Леонардо почав вивчати десяткову систему числення, яку араби привезли з Індії та яка використовується і донині майже в тому самому вигляді: 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 і 9. Подорожуючи Середземним морем, він порівнював різні системи числення та вивчав арабську математику. Повернувшись до Пізи в 1202 році, він закінчив написання книги латинською мовою під назвою *Liber abaci* («Книга абака»), в якій він пояснив нову систему числення та показав, як використовувати її для бухгалтерського обліку, конвертації ваги та валюти, відсоткових ставок і багатьох інших застосувань. Він також зібрав більшу частину результатів у алгебрі й арифметиці, відомих арабам.

Фібоначчі розглянув у своїй книзі те, що сьогодні можна назвати проблемою динаміки населення. Але вона з'явилася просто як обчислювальна вправа серед інших не пов'язаних між собою тем: у попередньому розділі книги йдеться про ідеальні числа, що являють собою суму їхніх дільників, наприклад, $28 = 14 + 7 + 4 + 2 + 1$, а в наступному розділі йдеться про проблему поділу грошей між чотирма людьми, що еквівалентно лінійній системі з чотирьох рівнянь. Ось переклад із латини проблеми населення:

> «Одна людина тримала пару кроликів у певному закритому місці. Потрібно порахувати, скільки кроликів з'явилося від цієї пари за один рік, якщо передбачається, що вони за один місяць виношують іншу пару, а за другий місяць народжуються ще й ті, хто народився для виношування.»

Якщо на початку першого місяця з'являється на світ пара новонароджених кроликів, то через місяць ця пара ще не буде здатна до розмноження і на початку другого місяця все одно залишиться тільки одна пара кроликів. Ця пара кроликів народить іншу пару на початку третього місяця, так що всього буде дві пари. Початкова пара кроликів знову народить іншу пару на початку четвертого місяця. Але друга пара кроликів ще не буде фертильною. Буде всього три пари кроликів.

Використовуючи сучасні позначення, нехай P_n буде числом пар кроликів на початку місяця n. Кількість пар кроликів P_{n+1} в місяць $n+1$ - це сума кількості пар кроликів P_n в місяць n та кількості новонароджених пар в місяць $n+1$. Але тільки пари кроликів, яким виповнилося не менше двох місяців, народжують нові пари кроликів у місяці $n+1$. Це пари, які вже були в місяці $n-1$ і їхня кількість становить P_{n-1}. Отже,

$$P_{n+1} = P_n + P_{n-1}.$$

Це рекурентне співвідношення: воно дає чисельність населення в місяць $n+1$ як функцію чисельності населення в попередніх місяцях. Таким чином, Фібоначчі побудував таку послідовність чисел, в якій $1+1=2$, $1+2=3$, $2+3=5$, $3+5=8$ тощо.

n	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
P_n	1	1	2	3	5	8	13	21	34	55	89	144	233

Фактично, Фібоначчі розглядав як початкову умову ситуацію в місяць $n=2$. Оскільки $P_{14} = 144+233 = 377$, він остаточно отримав 377 пар кроликів через дванадцять місяців після відправної точки. Він зауважив, що ця послідовність чисел може бути продовжена нескінченно.

Після 1202 р. Фібоначчі написав іще кілька книг, таких як «Практика геометрії» в 1220 р. і «Книга квадратів» у 1225 р. Його репутація призвела до зустрічі з імператором Фрідріхом II, який високо цінував науку. У 1240 р. Пізанська республіка присудила Фібоначчі щорічну пенсію. Рік його смерті невідомий.

Протягом наступних століть проблема кроликів Фібоначчі була забута і не мала впливу на розвиток математичних моделей динаміки населення. Кілька вчених стикалися у своїх дослідженнях із такою самою послідовністю чисел, але не посилалися ні на Фібоначчі, ні на жодну популяцію. У деяких книгах Кеплера міститься зауваження, що співвідношення P_{n+1}/P_n збігається до золотого перерізу $\phi = (1+\sqrt{5})/2$, коли n прямує до нескінченності. Це окремий випадок властивості, спільної для більшості популяційних моделей: тенденція до збільшення в геометричній прогресії (див. розділи 3 і 21). У 1728 році Даніель Бернуллі отримав точну формулу

$$P_n = \frac{1}{\sqrt{5}}\left[\frac{1+\sqrt{5}}{2}\right]^n - \frac{1}{\sqrt{5}}\left[\frac{1-\sqrt{5}}{2}\right]^n$$

під час вивчення загальних рекурентних послідовностей.

Повні твори Фібоначчі були опубліковані в XIX столітті. З тих пір послідовність (P_n) можна було знайти в книгах, що популяризують математику, під назвою послідовності Фібоначчі.

Зрозуміло, що для моделювання популяції кроликів гіпотези, що ведуть до послідовності Фібоначчі, далекі від реальності: не враховується смертність, поділ за статевою ознакою тощо. Наш інтерес до цієї послідовності в останні десятиліття в біології зумовлений тим, що деякі рослини містять структури, які включають в себе деякі числа P_n, наприклад, 8 і 13 в соснових шишках або 34 і 55 в соняшнику. Науковий журнал «Щоквартальний журнал Фібоначчі» навіть повністю присвячений властивостям і застосуванню послідовності Фібоначчі!

Додаткове читання

1. Bernoulli, D.: Observationes de seriebus… *Comment. Acad. Sci. Imp. Petropolitanae* 3, 85–100 (1728/1732) → *Die Werke von Daniel Bernoulli*, Band 2, Birkhäuser, Basel, 1982, 49–64.
2. Sigler, L.E.: *Fibonacci's Liber Abaci*. Springer (2002).
3. Vogel, K.: Leonardo Fibonacci. In: Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 4, 604–613. Scribner, New York (1971)

Розділ 2

Таблиця смертності Галлея (1693)

У 1693 р. відомий англійський астроном Едмонд Галлей вивчав записи про народження та смерті міста Бреслау, що були передані Лондонському королівському товариству Каспаром Нейманом. Він склав таблицю смертності, що показує кількість людей, які доживають до будь-якого віку із когорти, що народилися того самого року. Серед іншого він використовував свою таблицю для розрахунку вартості довічного ануїтету. У цьому розділі ми обговоримо цю роботу як у контексті життя Галлея, так і ранніх розробок «політичної арифметики» і теорії ймовірностей, які цікавили таких людей, як Граунт, Петті, Де Вітт, Хюдде, Гюйгенс, Лейбніц і Муавр.

Едмонд Галлей (Halley) народився неподалік від Лондона в 1656 р. Його батько був багатим миловаром. Едмонд зацікавився астрономією в юному віці. Він почав учитися в Коледжі королеви Оксфордського університету. Коли в 1675 р. була відкрита Гринвіцька обсерваторія, Галлей уже міг відвідувати Флемстіда, Королівського астронома. У 1676-1678 роках він перервав навчання, щоб відправитися на острів Святої Єлени та скласти каталог зірок, які можна побачити з південної півкулі. Після повернення до Англії він став членом Лондонського королівського товариства. Він також опублікував зроблені ним спостереження про циркуляцію вітрів під час своєї подорожі на острів Святої Єлени. У 1684 р. він відвідав Ньютона в Кембриджі, щоб обговорити зв'язок між законами планетарного руху Кеплера і силою тяжіння Сонця. Він заохотив Ньютона написати знамениті «Математичні начала натуральної філософії» - книгу, яку він у підсумку опублікував за свій кошт. Потім він працював клерком Лондонського королівського товариства. У 1689 р. він сконструював дзвін для підводних занурень, який випробував сам.

Приблизно в цей самий час Каспар Нейман, богослов, який жив у Бреслау, збирав дані про кількість народжень і смертей у своєму місті. Бреслау належав до імперії Габсбургів (зараз він знаходиться

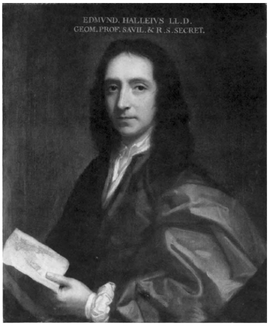


Рис. 2.1:
Галлей (1656–1742)

в Польщі й називається Вроцлав). Дані містили вік, у якому люди вмирали. Таким чином, на підставі цих даних можна було скласти таблицю смертності, що показує ймовірність дожиття до певного віку.

Перша таблиця смертності була опублікована в Лондоні в 1662 р. в книзі під назвою «Природні та політичні спостереження, зроблені на основі бюлетенів про смерть». Ця книга зазвичай вважається основоположною як статистики, так і демографії, та має дивну особливість: люди досі задаються питанням, чи була вона написана Джоном Граунтом, лондонським купцем і автором, зазначеним на обкладинці книги, чи його другом Вільямом Петті, одним із засновників Лондонського королівського товариства. У будь-якому випадку таблиця смертності, що міститься в книзі, грунтувалася на бюлетенях, у яких регулярно повідомлялося про поховання і хрещення в Лондоні з початку сімнадцятого століття. Ці бюлетені використовувалися переважно для інформування людей про повторювані епідемії чуми. Саме тому в них указувалася причина смерті, а не вік, у якому люди вмирали. Щоб отримати таблицю смертності, що показує шанс на виживання в залежності від віку, Граунт або Петті мусив здогадатися, як різні причини смерті пов'язані з віковими групами. Така таблиця смертності може містити великі помилки. Тим не менш, книга виявилася дуже успішною: між 1662 і 1676 роками було випущено п'ять видань. Кілька міст у Європі почали видавати бюлетені, схожі на бюлетені Лондона.

Отже, майже тридцять років по тому після цієї першої таблиці смертності, за пропозицією Лейбніца, Нейман надіслав Анрі Жюстелю, секретарю Королівського товариства, свої демографічні дані з міста Бреслау за 1687-1691 роки. Незабаром після цього Жюстель помер, а Галлей отримав ці дані, проаналізував їх і в 1693 р. опублікував свої висновки в «Філософських працях Лондонського королівського товариства». Його стаття називається «Оцінка ступеню смертності людства, складена на основі цікавих таблиць народжень і похоронів у місті Бреслау, зі спробою встановити ціну ануїтету на життя».

Для дослідженого п'ятирічного періоду, Галілей відзначав, що число народжень в Бреслау було більш-менш тотожним числу смертей, так що загальна чисельність населення була майже постійною. Для спрощення аналізу він припустив, що населення знаходиться в точному стаціонарному стані: річне число народжень (назвемо його P_0), загальна чисельність населення, населення у віці k (P_k) і річне число померлих у віці k (D_k) - все це постійні величини в часі. Це підкреслює додаткову цікаву особливість даних з Бреслау, оскільки таке спрощення було б неможливим для міста, що швидко зростає, такого як Лондон, де статистику також спотворював би потік населення, що приїжджає з сільської місцевості.

Таблиця 2.1: Таблиця смертності Галлея, що показує чисельність населення P_k у віці $k > 0$.

k	P_k	k	P_k	k	P_k	k	P_k	k	P_k	k	P_k
1	1 000	15	628	29	539	43	417	57	272	71	131
2	855	16	622	30	531	44	407	58	262	72	120
3	798	17	616	31	523	45	397	59	252	73	109
4	760	18	610	32	515	46	387	60	242	74	98
5	732	19	604	33	507	47	377	61	232	75	88
6	710	20	598	34	499	48	367	62	222	76	78
7	692	21	592	35	490	49	357	63	212	77	68
8	680	22	586	36	481	50	346	64	202	78	58
9	670	23	579	37	472	51	335	65	192	79	49
10	661	24	573	38	463	52	324	66	182	80	41
11	653	25	567	39	454	53	313	67	172	81	34
12	646	26	560	40	445	54	302	68	162	82	28
13	640	27	553	41	436	55	292	69	152	83	23
14	634	28	546	42	427	56	282	70	142	84	20

Дані Бреслау мали в середньому 1 238 народжень на рік: саме цю величину Галлей взяв за P_0. В принципі, він також міг обчислити з цих даних середньорічне значення D_k кількості смертей серед людей у віці k для всіх $k \geqslant 0$. Звідси, використовуючи формулу

$$P_{k+1} = P_k - D_k\,, \tag{2.1}$$

можна побудувати таблицю 2.1, що містить P_k. І, навпаки, можна знайти числа D_k, які він використовував, за формулою $D_k = P_k - P_{k+1}$: $D_0 = 238$, $D_1 = 145$, $D_2 = 57$, $D_3 = 38$ і так далі. Насправді, Галлей трохи підкоригував свої результати або для отримання круглих чисел (це випадок D_1, який був дещо змінений так, що $P_1 = 1\,000$), або для згладжування певних порушень, пов'язаних із невеликою кількістю смертей у старості в п'ятирічному дослідженні. Взявши суму всіх наведених у таблиці чисел P_k, Галлей отримав оцінку загальної чисельності населення Бреслау, близьку до 34 000 осіб[1]. В цілому, цей метод мав велику перевагу, оскільки не вимагав проведення загального перепису, а лише знання про кількість народжень і смертей, а також про вік, у якому люди вмирали протягом декількох років.

Таблиця смертності Галлея служила довідковим матеріалом для різних робіт вісімнадцятого століття (див. розділ 4). Дійсно, хоча значення P_k були специфічними для міста Бреслау, можна вважати, що співвідношення P_{k+1}/P_k було ймовірністю дожити до віку $k+1$, знаючи, що людина вже досягла віку k. Цю ймовірність можна було б розумно використовувати для населення інших європейських міст того часу. Наприклад, можна було б очікувати, що в однорічної дитини буде 661 шанс з 1 000 досягти 10-річного віку або 598 шансів з 1 000 досягти 20-річного віку.

Галлей також використовував таблицю смертності для розрахунку ціни ануїтету на життя. У XVI і XVII століттях кілька міст і держав продавали такі ануїтети своїм громадянам для збору коштів. Покупці отримували щороку до своєї смерті фіксовану суму грошей, яка дорівнювала певному відсотку від спочатку сплаченої суми, що часто вдвічі перевищувало відсотки того часу, незалежно від віку покупця. Звичайно ж, установа ризикувала збанкрутувати, якщо занадто багато людей з дуже тривалим терміном життя купували ці ануїтети. Проблема не могла бути правильно розв'язана без надійної таблиці смертності.

У 1671 р. Йоган Де Вітт, прем'єр-міністр Голландії, і Йоханнес Худде, один із мерів міста Амстердам, вже замислювалися над проблемою розрахунку вартості довічного ануїтету. Побоюючись

[1] Для людей старше 84 років Галлей тільки згадав, що їх число було 107.

вторгнення французьких військ, вони хотіли зібрати гроші на зміцнення армії. У них були дані про людей, які купували ануїтети за кілька десятиліть до цього, зокрема, про вік, у якому ануїтети були куплені, та про вік, у якому люди померли. Їм вдалося більш-менш правильно розрахувати ціну ануїтетів, але пізніше їх метод був забутий. Наступного року Голландія була захоплена і Де Вітт був лінчований натовпом.

Галлей знову розглянув проблему в 1693 р. з таблицею смертності з Бреслау і припустив, що відсоткова ставка становить 6 %. Метод обчислення простий. Нехай у якості відсоткової ставки буде i. Нехай R_k - це ціна, за якою людина у віці k може купити ануїтет, скажімо, один фунт на рік. Ця особа має ймовірність P_{k+n}/P_k бути ще живою у віці $k+n$. Фунт, який держава обіцяє заплатити, якщо вона досягне цього віку, можна отримати, розмістивши $1/(1+i)^n$ фунтів початкової суми за процентною ставкою i. Таким чином, якщо зробити спрощення припущення, що початкова сума використовується лише для виплати ануїтетів, то ціна повинна бути

$$R_k = \frac{1}{P_k}\left(\frac{P_{k+1}}{1+i} + \frac{P_{k+2}}{(1+i)^2} + \frac{P_{k+3}}{(1+i)^3} + \cdots\right). \tag{2.2}$$

Галлей отримав таким чином таблицю 2.2, яка показує коефіцієнт R_k, на який необхідно помножити бажаний ануїтет, щоб отримати необхідну початкову суму. Отже, людина у віці 20 років буде отримувати щороку $1/12{,}78 \approx 7{,}8\,\%$ від початкової суми. Але людина у віці 50 років отримувала б $1/9{,}21 \approx 10{,}9\,\%$, тому що їй залишалося б жити менше років. Зверніть увагу, що вдвічі більша відсоткова ставка відповідала б ануїтету, що дорівнює 12 % від початкової суми, або еквіваленту ціни, що дорівнює 8,33 ануїтету.

Таблиця 2.2: Множник, який вказує ціну ануїтетів на життя.

k	R_k	k	R_k	k	R_k	k	R_k	k	R_k
1	10,28	15	13,33	30	11,72	45	9,91	60	7,60
5	13,40	20	12,78	35	11,12	50	9,21	65	6,54
10	13,44	25	12,27	40	10,57	55	8,51	70	5,32

Звісно, розрахунки досить стомлюючі. Втім, Галлей міг використовувати таблиці логарифмів, щоб швидше отримати доданок $P_{k+n}/(1+i)^n$. Оскільки він не показував значення для P_k у віці 84 років, то перевірити його обчислення точно неможливо. Робота

Галлея не мала негайного впливу: протягом декількох десятиліть ануїтети, що виплачувалися за життя в Англії та інших країнах, продовжували продаватися за ціною, не залежною від віку покупця, і за ціною, яка була значно нижчою, ніж мала би бути, наприклад, в 7 разів більше ануїтету.

Питання, пов'язані з таблицями смертності, цікавили багатьох учених за часів Галілея. Голландець Крістіан Гюйгенс, автор у 1657 р. першої брошури, присвяченої теорії ймовірностей, обговорював у 1669 р. в листуванні зі своїм братом таблицю смертності Граунта і розрахунок очікуваної тривалості життя[2].

За кілька років до того, як порадити Нейману вступити в контакт із Лондонським королівським товариством, Лейбніц також написав про розрахунок тривалості життя в есе, яке залишилося неопублікованим. У 1709 р. настала черга Миколи І Бернуллі. У 1725 р. Абрахам де Муавр опублікував цілий трактат «Про ануїтети». Він, зокрема, зауважив, що ціну R_k можна легко розрахувати для старості, оскільки формула (2.2) містила лише кілька доданків. Потім можна було б використовувати рекурентну формулу

$$R_k = \frac{P_{k+1}}{P_k}\,\frac{1+R_{k+1}}{1+i}\,,$$

яку легко вивести з (2.2). Використовуючи значення, яке Галлей дає за ціну у віці 70 років, можна, таким чином, перевірити інші значення таблиці 2.2.[3]

Після цієї перерви на демографію, Галлей повернувся до своїх основних досліджень. Між 1698 і 1700 роками він плавав Атлантичним океаном, щоб скласти карту магнітного поля Землі. У 1704 р. він став професором Оксфордського університету. Наступного року він опублікував книгу про комети і передбачив, що комета 1682 р., яку Кеплер спостерігав у 1607 р., повернеться в 1758 р.: вона стала відома як «комета Галлея». Він також опублікував переклад книги Аполлонія Пергського про конічні перетини. У 1720 р. він замінив Флемстіда на посаді Королівського астронома. Він спробував вирішити проблему точного визначення довготи в морі за спостереженнями Місяця-проблему, що мала велике практичне значення для навігації. Він помер у Грінвічі в 1742 р. у віці 86 років.

[2] Очікувана тривалість життя у віці k задається формулою (2.2) з $i = 0$.
[3] Схоже, що в таблиці є кілька помилок, зокрема для 5 і 15 років.

Додаткове читання

1. Fox, M.V.: *Scheduling the Heavens*. Morgan Reynolds (2007)
2. Graunt, J.: *Natural and Political Observations Mentioned in a Following Index and Made upon the Bills of Mortality* (1665). echo.mpiwg-berlin.-mpg.de
3. Hald, A.: *A History of Probability and Statistics and Their Applications before 1750*. Wiley (2003).
4. Halley, E.: An estimate of the degrees of the mortality of mankind. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* 17, 596–610 (1693). gallica.bnf.fr
5. Heyde, C.C.: John Graunt. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 14–16. Springer (2001)
6. Koch, P.: Caspar Neumann. In: Ibid., 29–32.
7. Le Bras, H.: *Naissance de la mortalité*. Gallimard, Paris (2000)

Розділ 3

Ейлер і геометричне зростання популяцій (1748–1761)

Ейлер кілька разів писав про динаміку населення. У його трактаті 1748 р. «Вступ до аналізу нескінченно малих» розділ, присвячений експоненційній функції, містив чотири приклади експоненційного зростання населення. У 1760 р. він опублікував статтю, що поєднує це експоненційне зростання з віковою структурою населення. Ця робота є попередницею теорії стабільного населення, яка була розроблена в XX столітті й відіграє важливу роль в демографії. У 1761 р. Ейлер також допоміг Зюсмільху з другим виданням свого трактату з демографії. Він розробив цікаву модель, яка є своєрідним варіантом послідовності Фібоначчі, але не опублікував свій детальний аналіз.

Леонард Ейлер (Euler) народився в 1707 р. в Базелі, Швейцарія. Його батько був протестантським священиком. У 1720 р. Ейлер почав учитися в університеті. Він також брав приватні уроки математики у Йоганна Бернуллі, одного з найвідоміших математиків покоління після Лейбніца і Ньютона. Він подружився з двома синами Йоганна Бернуллі: Миколою II та Данилом. У 1727 р. Ейлер вступив на роботу до Данила у новостворену Академію наук у Санкт-Петербурзі. Крім математики він цікавився фізикою та багатьма іншими науковими і технічними предметами. У 1741 р. король Пруссії Фрідріх II запросив його стати директором математичної секції Академії наук у Берліні. Ейлер опублікував значну кількість статей і книг з усіх аспектів механіки (астрономії, теорій пружності, рідин, твердих тіл) і математики (теорії чисел, алгебри, нескінченних рядів, елементарних функцій, комплексних чисел, диференціального та інтегрального числення, диференціальних рівнянь і диференціальних рівнянь з частинними похідними, оптимізації, геометрії), а також із демографії. Він був найбільш плідним математиком свого часу.

У 1748 р. Ейлер опублікував трактат латинською мовою під назвою «Вступ до аналізу нескінченно малих». У розділі про експо-

Рис. 3.1:
Ейлер (1707–1783)

ненти й логарифми він розглянув шість прикладів: один - із математичної теорії музичних шкал, інший - про погашення кредиту з відсотками і чотири - про динаміку населення. В останньому Ейлер припустив, що населення P_n в році n задовольняє рівнянню

$$P_{n+1} = (1 + x)\, P_n$$

для будь-якого цілого n. Швидкість зростання x - додатне дійсне число. Починаючи зі стартового P_0, населення в році n задається за формулою

$$P_n = (1 + x)^n\, P_0\ .$$

Це називається геометричним або експоненційним зростанням. У першому прикладі запитується:

> «Якщо населення того чи іншого регіону щорічно збільшується на одну тридцяту і спочатку налічує 100 000 мешканців, то ми хотіли б знати чисельність населення через 100 років.»

Відповідь: $P_{100} = (1 + 1/30)^{100} \times 100\,000 \approx 2\,654\,874$. На даний приклад Ейлера надихнув перепис населення Берліна, який відбувся в 1747 р. і дав оцінку 107 224 осіб. Його розрахунки показують, що населення може збільшитися у понад десять разів протягом одного століття. Саме це спостерігалося в той час в Лондоні.

Слід зазначити, що обчислити $(1 + 1/30)^{100}$ за допомогою сучасного кишенькового калькулятора дуже просто. Але за часів Ейлера доводилося використовувати логарифми, щоб уникнути численних множень вручну і швидко отримати результат. Спочатку обчислюється десятковий логарифм (з основою 10) P_{100}. Фундаментальна властивість логарифма $\lg(a\,b) = \lg a + \lg b$ демонструє, що

$$\lg P_{100} = 100\ \lg(31/30) + \lg(100\,000) = 100\,(\lg 31 - \lg 30) + 5\ .$$

Логарифми були введені в 1614 р. шотландцем Джоном Непером. Його друг Генрі Бріггс опублікував першу таблицю десяткових логарифмів у 1617 р. У 1628 р. голландець Адріан Влак закінчив роботу Бріггса, опублікувавши таблицю, що містить десяткові логарифми цілих чисел від 1 до 100 000 з десятизначною точністю. Саме таку таблицю Ейлер використовував для отримання $\lg 30 \approx 1{,}477121255$, $\lg 31 \approx 1{,}491361694$ й, нарешті, $\lg P_{100} \approx 6{,}4240439$. Залишилося знайти число P_{100}, логарифм якого відомий. Оскільки десяткові логарифми цілих чисел від 1 до 100 000 знаходяться в діапазоні від 0 до 5, то замість нього ми шукаємо логарифм $P_{100}/100$, який дорівнює 4,4240439. У таблиці логарифмів можна перевірити, що $\lg 26\,548 \approx 4{,}424031809$ і $\lg 26\,549 \approx 4{,}424048168$. Замінивши логарифмічну функцію на пряму між 26 548 і 26 549, Ейлер отримав, що

$$\frac{P_{100}}{100} \approx 26\,548 + \frac{4{,}4240439 - 4{,}424031809}{4{,}424048168 - 4{,}424031809} \approx 26\,548{,}74\ .$$

Отже, $P_{100} \approx 2\,654\,874$.

Другий приклад, що стосується динаміки населення в книзі Ейлера, виглядає так:

> «Оскільки після потопу всі люди походять від початкового населення в шість осіб, якщо ми припустимо, що населення після двохсот років становило 1 000 000 осіб, ми хотіли б знайти щорічний темп зростання.»

З $10^6 = (1+x)^{200} \times 6$, отримуємо за допомогою кишенькового калькулятора: $x = (10^6/6)^{1/200} - 1 \approx 0{,}061963$. За допомогою таблиці логарифмів потрібно використовувати $\lg(10^6) = 200\ \lg(1+x) + \lg 6$, щоб отримати $\lg(1+x) = (6 - \lg 6)/200 \approx 0{,}0261092$, і $1+x \approx 1{,}061963$. Таким чином, Ейлер міг би зробити висновок, що населення буде збільшуватися на $x \approx 1/16$ за рік. Щоб зрозуміти походження цього прикладу, потрібно пам'ятати, що сучасні філософи почали заперечувати істинність біблійних історій. Буквальне читання зафіксувало б час потопу близько 2350 р. до н. е., а тими, хто вижив були Ной, його троє синів і їхні дружини. У Книзі Буття сказано:

> «Троє сих сини Ноягові, і від них порозсівались люде по всій землі.»

Темпи зростання населення в $1/16$ (або 6,25 %) на рік після повені не здавалися Ейлеру занадто нереальними. Будучи сином протестантського священика і залишаючись віруючим все своє життя, він дійшов висновку:

> «З цієї причини безглуздо заперечувати, що за такий короткий проміжок часу вся Земля не може бути заселена, починаючи з однієї людини.»[1]

Ейлер також зауважив, що якби зростання тривало такими самими темпами до 400 років після потопу, чисельність населення склала б $(1+x)^{400} \times 6 = (10^6/6)^2 \times 6 \approx 166$ мільярдів:

> «Однак, вся Земля ніколи не зможе витримати таке населення.»

Ця ідея буде значно розвинена Мальтусом півстоліття по тому (див. розділ 5).

У третьому прикладі Ейлера запитується:

> «Якщо кожного століття людське населення подвоюється, які річні темпи зростання?»

З $(1+x)^{100} = 2$, ми отримуємо за допомогою кишенькового калькулятора: $x = 2^{1/100} - 1 \approx 0{,}00695$. За таблицями логарифмів, $100 \lg(1+x) = \lg 2$. Так що $\lg(1+x) \approx 0{,}0030103$ і $1 + x \approx 1{,}00695$. Таким чином, населення зростає на $x \approx 1/144$ щороку. Нарешті, в четвертому, й останньому, прикладі питається:

> «Якщо людська популяція щорічно збільшується на $1/100$, то нам хотілося б знати, скільки часу знадобиться, щоб чисельність населення збільшилася в десять разів.»

[1] У книзі, опублікованій у 1662 р. (див. розділ 2), міститься аналогічне зауваження:

> «Одна пара, а саме Адам і Єва, подвоюючи себе кожні 64 роки з 5160 років, що, згідно з Писанням, є віком світу, повинна виробити набагато більше людей, ніж зараз у ньому. А тому світ не старше 100 тисяч років, як деякі марно уявляють собі, і не старше того, що дає Писання.»

З $(1 + 1/100)^n = 10$, знаходимо: $n \lg(101/100) = 1$. Таким чином $n = 1/(\lg 101 - 2) \approx 231$ рік. Це все, що можна знайти у «Вступі до аналізу нескінченно малих» (1748) щодо динаміки населення. Ейлер повернеться до цієї теми більш детально за кілька років.

У 1760 р. він опублікував у працях Академії наук у Берліні роботу під назвою «Загальне дослідження смертності й розмноження людського роду». Ця робота була свого роду синтезом між його попереднім аналізом геометричного зростання популяцій і більш ранніми дослідженнями таблиць смертності (див. розділ 2). Ейлер розглядав, наприклад, таку проблему:

> «Знаючи кількість народжень і поховань, які відбуваються протягом одного року, знайти кількість усіх живих і їх щорічний приріст, для заданої гіпотези смертності.»

Ейлер припустив, що тут відомі такі числа:

- кількість народжень B_n за рік n;
- кількість смертей D_n за рік n;
- частка q_k новонароджених, які досягають віку $k \geqslant 1$.

Нехай P_n дорівнює чисельності населення в році n. Ейлер зробив два додаткових неявних припущення:

- населення збільшується геометрично: $P_{n+1} = r\,P_n$ (ми позначили $r = 1 + x$);
- співвідношення між народжуваністю і чисельністю населення постійне: $B_n/P_n = m$.

Ці два припущення передбачають, що число народжень збільшується геометрично і з тією самою швидкістю: $B_{n+1} = r\,B_n$. Ейлер потім розглянув зміну населення в столітньому інтервалі часу, скажімо, між роками $n = 0$ та $n = 100$, припускаючи, що ніхто не виживе більше ста років. Щоб пояснити міркування, позначимо $P_{k,n}$ $(k \geqslant 1)$ населення, яке жило на початку року n із народжених у році $n - k$. Позначимо $P_{0,n} = B_n$ кількість народжень протягом року N. З визначення коефіцієнта дожиття q_k, маємо

$P_{k,n} = q_k\, P_{0,n-k} = q_k\, B_{n-k}$. Отже,

$$\begin{aligned} r^{100}\, P_0 = P_{100} &= P_{0,100} + P_{1,100} + \cdots + P_{100,100} \\ &= B_{100} + q_1\, B_{99} + \cdots + q_{100}\, B_0 \\ &= (r^{100} + r^{99}\, q_1 + \cdots + q_{100})\, B_0 . \end{aligned}$$

Діленням цього рівняння на $r^{100}\, P_0$ отримуємо:

$$1 = m\, \left(1 + \frac{q_1}{r} + \frac{q_2}{r^2} + \cdots + \frac{q_{100}}{r^{100}}\right). \tag{3.1}$$

У демографії це рівняння іноді називають «рівнянням Ейлера». Розглянувши числа народжень і смертей окремо, отримуємо:

$$r\, P_n = P_{n+1} = P_n - D_n + B_{n+1} = P_n - D_n + r\, B_n\,. \tag{3.2}$$

Таким чином, кількість смертей також збільшується геометрично: $D_{n+1} = r\, D_n$. Більше того,

$$\frac{1}{m} = \frac{P_n}{B_n} = \frac{D_n/B_n - r}{1 - r}\,. \tag{3.3}$$

Підставивши це в рівняння (3.1), ми, нарешті, приходимо до рівняння

$$\frac{D_n/B_n - 1}{1 - r} = \frac{q_1}{r} + \frac{q_2}{r^2} + \cdots + \frac{q_{100}}{r^{100}}\,, \tag{3.4}$$

де залишився тільки один невідомий: r. Це те, що зазвичай називають неявним рівнянням, оскільки ми не можемо виразити r як функцію інших параметрів. Але ми можемо обчислити ліву і праву частини рівняння (3.4) для фіксованого значення r і підбирати r доти, доки обидві частини не стануть тотожні. Отримане таким чином значення r дає приріст населення $x = r - 1$. Зверніть увагу, що з рівнянь (3.1) і (3.3) ми отримуємо для населення P_n такий вираз:

$$P_n = B_n \left(1 + \frac{q_1}{r} + \frac{q_2}{r^2} + \cdots + \frac{q_{100}}{r^{100}}\right)\,.$$

Коли населення стаціонарне ($r = 1$), цей вираз збігається з виразом, використаним Галлеєм для оцінки населення міста Бреслау (див. розділ 2).

Ейлер також розглянув таке питання:

> «При заданих гіпотезах смертності та плідності, знаючи загальну чисельність населення, знайти, скільки людей у кожному віці.»

Оскільки коефіцієнти дожиття q_k і коефіцієнт народжуваності m відомі, то темп зростання r можна обчислити з рівняння (3.1). На початку року n число людей, що народилися в році $n-k$, становить $q_k\, B_{n-k} = q_k\, B_n/r^k$ (вважаючи $q_0 = 1$). Таким чином, частка населення у віці k становить

$$\frac{q_k/r^k}{1 + q_1/r + q_2/r^2 + \cdots + q_{100}/r^{100}}\,.$$

Ця пропорція постійна. Використовуючи термінологію Лотки (див. розділ 10), кажуть, що населення «стабільне»: вікова піраміда населення зберігає ту саму форму в часі.

Потім Ейлер переглянув проблему побудови таблиці смертності в разі, коли населення не стаціонарне, а збільшується в геометричній прогресії:

> «Знаючи число всіх живих, так само, як і число народжень із числом смертей у кожному віці протягом одного року, знайти закон смертності.»

Під законом смертності Ейлер мав на увазі набір коефіцієнтів дожиття q_k. Загальна чисельність населення тепер вважається відомою за даними перепису, чого не було в часи Галлея (див. розділ 2). Рівняння (3.2) показує, що темп зростання становить

$$r = \frac{P_n - D_n}{P_n - B_n}\,.$$

Нехай $D_{k,n}$ - це кількість людей, які вмирають у віці k протягом року n: ці люди народилися в році $n-k$. Так що $D_{k,n} = (q_k - q_{k+1})\, B_{n-k}$. Але $B_{n-k} = B_n/r^k$. Тому коефіцієнти дожиття q_k можна обчислити за рекурентною формулою

$$q_{k+1} = q_k - \frac{r^k\, D_{k,n}}{B_n}$$

для всіх $k \geqslant 0$, при $q_0 = 1$. Ця формула, помножена на B_n, дає формулу (2.1), використану Галлеєм для стаціонарного випадку $r = 1$. Ейлер, тим не менш, наполягав на тому, що його метод обчислення коефіцієнтів дожиття q_k передбачає, що населення збільшується постійно, за винятком таких нещасть, як епідемії чуми, війни, голод тощо. Якби переписи за часів Ейлера фіксували вік населення (як у Швеції), то це припущення було б зайвим, і коефіцієнти q_k можна було б обчислити легше.

Використовуючи коефіцієнти дожиття q_k, Ейлер також показав, як розрахувати ціну довічних ануїтетів. Він не згадав роботи Галлея або Муавра на цю тему. Ейлер використовував відсоткову ставку 5 % і таблицю смертності, опубліковану в 1742 р. голландцем Віллемом Керссебумом.

Ейлер був не єдиним ученим, який цікавився демографією в Берлінській Академії. Його колега Йоганн Петер Зюсмільх (Süßmilch) опублікував у 1741 р. трактат німецькою мовою під назвою «Божественний порядок у змінах роду людського, через народження, смерті та розмноження його», який сьогодні вважається першим трактатом, повністю присвяченим демографії. Зюсмільх у 1752 р. також написав книгу «Про стрімке зростання міста Берліна».

Рис. 3.2:
Зюсмільх (1707–1767)

У 1761 р. Зюсмільх опублікував друге видання свого трактату. У розділ під назвою «Про темпи приросту і часу подвоєння населення» він включив цікаву математичну модель, яку для нього розробив Ейлер. Ця модель була аналогічною моделі Фібоначчі (див. розділ 1), але для людської популяції. Починаючи з пари (один чоловік і одна жінка) у віці 20 років у році 0, Ейлер припустив, що люди вмирають у віці 40 років і одружуються у віці 20 років, в той час як кожна пара має шестеро дітей: двоє дітей (хлопчик і дівчинка) у віці 22 років, двоє інших у віці 24 років і двоє останніх у віці 26 років. Рахуючи роки попарно таким чином, що B_i - це число народжень протягом року $2i$, Ейлер дійшов висновку, що

$$B_i = B_{i-11} + B_{i-12} + B_{i-13} \tag{3.5}$$

для всіх $i \geqslant 1$. Початкові умови відповідають $B_{-12} = 0$, $B_{-11} = 0$, $B_{-10} = 2$ і $B_i = 0$ для $-9 \leqslant i \leqslant 0$. Таким чином, Ейлер зміг обчислити число народжень, як показано в другому стовпчику таблиці 3.1. Число смертей D_i у році $2i$ тоді дорівнює числу народжень у році $2i - 40$: $D_i = B_{i-20}$ для $i \geqslant 10$, в той час як $D_i = 0$ для $i \leqslant 9$. Що стосується числа P_i живих людей в році $2i$, то воно дорівнює числу живих людей у році $2i - 2$, плюс число народжень в році $2i$, мінус число смертей у році $2i$: $P_i = P_{i-1} + B_i - D_i$.

Цей розділ у книзі Зюсмільха закінчується зауваженням, яке могло бути зроблено і про послідовність Фібоначчі:

> «Великі порушення, які здається переважають у таблиці Ейлера, не заважають числу народжень слідувати якійсь прогресії, яка називається рекурентним рядом [...] Яким би не був початковий розлад цих прогресій, вони перетворюються на геометричну прогресію, якщо їх не переривати, і початкові нерегулярності поступово загасають і зникають майже повністю.»

У книзі більше не сказано про математику цієї популяційної моделі. Однак Ейлер просунув дослідження набагато далі в рукописі під назвою «Про множення роду людського», яка залишалася неопублікованою протягом його життя. У пошуках розв'язку рівняння (3.5) у вигляді $B_i = c\,r^i$, тобто у вигляді геометричної прогресії, він отримав, після спрощення, поліноміальне рівняння 13-го степеня:

$$r^{13} = r^2 + r + 1\,. \tag{3.6}$$

Він шукав розв'язок, близький до $r = 1$ і помітив, використовуючи таблицю логарифмів для обчислення r^{13}, що

$$1 + r + r^2 - r^{13} \approx \begin{cases} 0{,}212, & r = 1{,}09\,, \\ -0{,}142, & r = 1{,}10\,. \end{cases}$$

Таким чином, рівняння (3.6) має корінь між 1,09 та 1,10. Наблизивши функцію $1 + r + r^2 - r^{13}$ відрізком на цьому інтервалі, Ейлер отримав:

$$r \approx \frac{0{,}142 \times 1{,}09 + 0{,}212 \times 1{,}10}{0{,}142 + 0{,}212} \approx 1{,}0960\,.$$

Роки, враховуючи їх попарний рахунок, мають тенденцію до множення числа народжень на $\sqrt{r}$ щороку. Це число подвоюється кожні

Таблиця 3.1: Таблиця Ейлера.

i	Народження	Смерті	Живі
0	0	0	2
1	2	0	4
2	2	0	6
3	2	0	8
4	0	0	8
5	0	0	8
6	0	0	8
7	0	0	8
8	0	0	8
9	0	0	8
10	0	2	6
11	0	0	6
12	2	0	8
13	4	0	12
14	6	0	18
15	4	0	22
16	2	0	24
17	0	0	24
18	0	0	24
19	0	0	24
20	0	0	24
21	0	2	22
22	0	2	20
23	2	2	20
24	6	0	26
25	12	0	38
26	14	0	52
27	12	0	64
28	6	0	70
29	2	0	72
30	0	0	72
31	0	0	72
32	0	2	70
33	0	4	66
34	2	6	62
35	8	4	66
36	20	2	84
37	32	0	116
38	38	0	154
39	32	0	186
40	20	0	206
41	8	0	214
42	2	0	216
43	0	2	214
44	0	6	208
45	2	12	198
46	10	14	194
47	30	12	212
48	60	6	266
49	90	2	354
50	102	0	456
51	90	0	546
52	60	0	606
53	30	0	636
54	10	2	644
55	2	8	638
56	2	20	620
57	12	32	600
58	42	38	604
59	100	32	672
60	180	20	832
61	252	8	1 076
62	282	2	1 356
63	252	0	1 608
64	180	0	1 788
65	100	2	1 886
66	42	10	1 918
67	14	30	1 902
68	16	60	1 858
69	56	90	1 824
70	154	102	1 876
71	322	90	2 108
72	532	60	2 580
73	714	30	3 264
74	786	10	4 040
75	714	2	4 752
76	532	2	5 282
77	322	12	5 592
78	156	42	5 706
79	72	100	5 678
80	86	180	5 584
81	226	252	5 558
82	532	282	5 808
83	1 008	252	6 564
84	1 568	180	7 952
85	2 032	100	9 884
86	2 214	42	12 056
87	2 032	14	14 074
88	1 568	16	15 626
89	1 010	56	16 580
90	550	154	16 976
91	314	322	16 968
92	384	532	16 820
93	844	714	16 950
94	1 766	786	17 930
95	3 108	714	20 324
96	4 608	532	24 400
97	5 814	322	29 892
98	6 278	156	36 014
99	5 814	72	41 756
100	4 610	86	46 280
101	3 128	226	49 182
102	1 874	532	50 524
103	1 248	1 008	50 764
104	1 542	1 568	50 738
105	2 994	2 032	51 700
106	5 718	2 214	55 204
107	9 482	2 032	62 654
108	13 530	1 568	74 616
109	16 700	1 010	90 306
110	17 906	550	107 662
111	16 702	314	124 050
112	13 552	384	137 218
113	9 612	844	145 986
114	6 250	1 766	150 470
115	4 664	3 108	152 026
116	5 784	4 608	153 202
117	10 254	5 814	157 642
118	18 194	6 278	169 558
119	28 730	5 814	192 474

n років, якщо $(\sqrt{r})^n = 2$, тобто кожні $n = 2\log 2/\log r \approx 15$ років. Оскільки асимптотично $B_i \approx c\,r^i$, й оскільки число D_i смертей у році $2i$ дорівнює B_{i-20}, ми отримуємо $D_i \approx B_i/r^{20}$ при тому, що $r^{20} \approx 6{,}25$. Кількість народжень приблизно в шість разів більше кількості смертей. Оскільки кількість P_i живих людей в році $2i$ дорівнює $B_i + B_{i-1} + \cdots + B_{i-19}$, отримуємо, що

$$P_i \approx B_i\left(1 + \frac{1}{r} + \cdots + \frac{1}{r^{19}}\right) = B_i\,\frac{1-r^{20}}{r^{19}-r^{20}} \approx 9{,}59\,B_i\,.$$

Загальна чисельність населення приблизно вдесятеро перевищує число народжень.

Доведення того, що послідовність (B_i), показана в таблиці 3.1, дійсно зростає асимптотично як r^i, є більш складним. З часів роботи Абрахама де Муавра з рекурентних рядів було відомо, що, вводячи твірну функцію

$$f(x) = \sum_{i=0}^{+\infty} B_i\,x^i\;,$$

можна виразити $f(x)$ як раціональну функцію. Ейлер пояснив цей метод у своєму «Вступі в аналіз нескінченно малих» в 1748 р.: рекурентний зв'язок (3.5) дає

$$\begin{aligned} f(x) &= \sum_{i=0}^{12} B_i x^i + \sum_{i=13}^{+\infty} (B_{i-11} + B_{i-12} + B_{i-13})\,x^i \\ &= 2\,x + 2\,x^2 + 2\,x^3 + 2\,x^{12} + f(x)\,(x^{11} + x^{12} + x^{13})\;. \end{aligned}$$

Отже,

$$f(x) = \frac{2\,x + 2\,x^2 + 2\,x^3 + 2\,x^{12}}{1 - x^{11} - x^{12} - x^{13}}\;.$$

Ейлер знав, що така раціональна функція може бути розкладена у вигляді

$$f(x) = \frac{a_1}{1-\frac{x}{x_1}} + \cdots + \frac{a_{13}}{1-\frac{x}{x_{13}}}\;,$$

де числа $x_1, \ldots, x_{13}$ - дійсні або комплексні корені рівняння

$1 - x^{11} - x^{12} - x^{13} = 0$. Отже,

$$f(x) = \sum_{i \geqslant 0} a_1 \left(\frac{x}{x_1}\right)^i + \cdots + a_{13} \left(\frac{x}{x_{13}}\right)^i .$$

Оскільки B_i - це коефіцієнт при x^i в $f(x)$, Ейлер отримав, що

$$B_i = \frac{a_1}{(x_1)^i} + \cdots + \frac{a_{13}}{(x_{13})^i} \approx \frac{a_k}{(x_k)^i}$$

при $i \to +\infty$, де x_k - корінь із найменшим модулем. Іншими словами, B_i має тенденцію зростати геометрично як $(1/x_k)^i$. Залишилося відзначити, що x_k є коренем рівняння $1 - x^{11} - x^{12} - x^{13} = 0$, якщо і тільки якщо $r = 1/x_k$ є коренем рівняння (3.6). Деякі деталі доведення були остаточно з'ясовані Гумбелем у 1916 р.

Зюсмільх опублікував третє видання свого трактату в 1765 р. і помер у Берліні в 1767 р. Будучи в поганих стосунках із королем Пруссії, Ейлер повернувся до Петербурга в 1766 р. Незважаючи на те, що він утратив зір, за допомогою синів і колег він продовжував видавати велику кількість робіт, особливо з алгебри, інтегрального числення, оптики та кораблебудування. Його «Листи до німецької принцеси», написані в Берліні між 1760 і 1762 роками, були опубліковані між 1768 і 1772 роками і стали бестселером по всій Європі. Ейлер помер у Санкт-Петербурзі в 1783 р. Його внесок у математичну демографію, особливо його аналіз стабільної вікової піраміди при експоненціально зростаючому населенні, буде знову відкритий тільки в XX столітті (див. розділ 10 і 21).

Додаткове читання

1. Euler, L.: Recherches générales sur la mortalité et la multiplication du genre humain. *Hist. Acad. R. Sci. B.-Lett. Berl.* 16, 144–164 (1760). eulerarchive
2. Euler, L.: Sur la multiplication du genre humain. In: *Leonhardi Euleri Opera omnia*, Ser. I, vol. 7, 545–552. Teubner, Leipzig (1923)
3. Euler, L.: *Introductio in analysin infinitorum* (1748). → Leonhardi Euleri *Opera omnia*, Ser. I, vol. 8, Teubner, Leipzig (1922). gallica.bnf.fr
4. Fellmann, E.A.: *Leonhard Euler.* Birkhäuser, Basel (2007)

5. Gumbel, E.J.: Eine Darstellung statistischer Reihen durch Euler. *Jahresber. dtsch. Math. Ver.* 25, 251–264 (1917). digizeitschriften.de
6. Reimer, K.F.: Johann Peter Süßmilch, seine Abstammung und Biographie. *Arch. soz. Hyg. Demogr.* 7, 20–28 (1932)
7. Rohrbasser, J.M.: Johann Peter Süssmilch. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 72–76. Springer (2001)
8. Süßmilch, J.P.: *Die göttliche Ordnung.* Berlin (1761). mpiwg-berlin-.mpg.de
9. Warusfel, A.: *Euler, les mathématiques et la vie.* Vuibert, Paris (2009)

Розділ 4

Даніель Бернуллі, д'Аламбер і щеплення від віспи (1760)

У 1760 р. Даніель Бернуллі написав статтю з моделювання епідемії віспи. У його час було багато суперечок про щеплення, які могли захистити людей, але могли і призвести до смертельних випадків. Він використовував таблицю смертності Галлея і деякі дані, що стосуються віспи, щоб показати, що щеплення приносило користь, якщо пов'язаний з нею ризик смерті був менше, ніж 11 %. Вакцинація може збільшити очікувану тривалість життя при народженні до трьох років. Д'Аламбер піддав критиці роботу Бернуллі, в якій була запропонована перша математична модель в епідеміології.

Даніель Бернуллі (Bernoulli) народився в 1700 р. в Гронінгені в Нідерландах. У його родині вже було два відомих математика: його батько Йоганн Бернуллі і його дядько Якоб Бернуллі. У 1705 р. Йоганн переїхав до Базеля в Швейцарії, де після смерті Якоба зайняв посаду професора, яка залишилася вакантною. Йоганн не хотів, щоб його син вивчав математику. Тому Даніель звернувся до медицини, отримавши докторський ступінь у 1721 р. з дисертацією на тему дихання. Він переїхав до Венеції і почав математичні дослідження, опублікувавши книгу в 1724 р. Отримавши в тому ж році премію Паризької академії наук за твір «Про вдосконалення пісочного годинника на кораблі в морі», він здобув професорський ступінь у новій Петербурзькій академії. У ці роки він працював, зокрема, над періодичними послідовностями і над «парадоксом Санкт-Петербурга» з теорії ймовірностей. У 1733 р. Даніель Бернуллі повернувся в Базельський університет, де викладав ботаніку, фізіологію та фізику. У 1738 р. він опублікував книгу з гідродинаміки, яка залишилася відомою в історії фізики. Близько 1753 р. він зацікавився, в той самий час як Ейлер і д'Аламбер, проблемою вібрації струн, що викликало жваву математичну дискусію.

У 1760 р. він подав до Академії наук в Парижі роботу під назвою «Спроба нового аналізу смертності від віспи та переваг щеплень

Рис. 4.1:
Даніель Бернуллі
(1700–1782)

для її запобігання». Питання полягало в тому, чи слід заохочувати щеплення (добровільне введення в організм невеликої кількості менш вірулентної віспи для захисту його від подальших інфекцій), навіть якщо іноді це може призвести до смертельного результату. Цей метод був давно відомий в Азії та був запроваджений у 1718 р. в Англії леді Монтегю, дружиною британського посла в Османській імперії. У Франції, незважаючи на смерть старшого сина Людовика XIV від віспи в 1711 р., інокуляція вважалася небажаною. Вольтер, який пережив віспу в 1723 р. і прожив кілька років у вигнанні в Англії, спостерігаючи за останніми нововведеннями, у своїй книзі «Філософські листи» в 1734 р. закликав робити щеплення. Французький учений Ла Кондамін, який також пережив віспу, в 1754 р. звернувся до Академії наук в Парижі з проханням зробити йому щеплення.

Перед смертю в Базелі в 1759 р. Мопертюї закликав Даніеля Бернуллі вивчити проблему щеплення з математичної точки зору. Точніше, завдання полягало в тому, щоб знайти спосіб зіставити довгострокову вигоду від інокуляції з безпосередньою небезпекою смерті. З цією метою Бернуллі зробив такі спрощення припущень:

- люди, вперше інфіковані віспою, вмирають із імовірністю p (незалежно від віку) і виживають із імовірністю $1-p$;

- кожна людина має ймовірність q бути зараженою щороку; точніше, ймовірність зараження однієї людини у віці від x до $x+dx$ становить $q\,dx$, де dx - це нескінченно малий часовий проміжок;

- люди, які вижили від віспи, захищені від нових інфекцій на все життя (вони були вакциновані).

Нехай $m(x)$ позначає щільність розподілу ймовірності смерті у віці x від інших причин, окрім віспи: ймовірність смерті однієї людини в нескінченно малому проміжку часу dx між віком x та віком $x + dx$ становить $m(x)\,dx$. Розглядаючи групу P_0 людей, народжених у тому самому році, позначимо через

- $S(x)$ кількість сприйнятливих до віспи людей, що мають вік x і ніколи не хворіли віспою;
- $R(x)$ кількість людей, які мають вік x і вижили після віспи;
- $P(x) = S(x) + R(x)$ загальна кількість людей, що мають вік x.

Народження відповідають віку $x = 0$. Таким чином, $S(0) = P(0) = P_0$ і $R(0) = 0$. Застосовуючи методи обчислення, розроблені наприкінці сімнадцятого століття Ньютоном, Лейбніцем і пізніше його батьком, Даніель Бернуллі зауважив, що між віком x і $x + dx$ (з dx нескінченно малим) у кожної сприйнятливої людини є ймовірність $q\,dx$ зараження віспою та ймовірність $m(x)\,dx$ смерті від інших причин. Таким чином, варіація числа сприйнятливих людей становить $dS = -S\,q\,dx - S\,m(x)\,dx$, що призводить до диференціального рівняння

$$\frac{dS}{dx} = -q\,S - m(x)\,S\,. \tag{4.1}$$

У цьому рівнянні dS/dx називається похідною функції $S(x)$. За той самий малий проміжок часу кількість людей, що вмирають від віспи, становить $p\,S\,q\,dx$, а кількість людей, що виживають від віспи, становить $(1-p)\,S\,q\,dx$. Крім того, є також $R\,m(x)\,dx$ людей, які вмирають від інших причин, окрім віспи. Це призводить до другого диференціального рівняння:

$$\frac{dR}{dx} = q(1-p)\,S - m(x)\,R\,. \tag{4.2}$$

Складаючи ці два рівняння, ми отримуємо

$$\frac{dP}{dx} = -p\,q\,S - m(x)\,P\,. \tag{4.3}$$

З рівнянь (4.1) і (4.3) Бернуллі показав, що частка людей, які все ще сприйнятливі у віці x, становить

$$\frac{S(x)}{P(x)} = \frac{1}{(1-p)\,e^{q\,x} + p}\ . \tag{4.4}$$

Щоб отримати формулу (4.4), Бернуллі вивів $m(x)$ із рівняння (4.1) і (4.3):

$$-m(x) = q + \frac{1}{S}\,\frac{dS}{dx} = p\,q\,\frac{S}{P} + \frac{1}{P}\,\frac{dP}{dx}\;.$$

Після підстановки виходить, що

$$\frac{1}{P}\,\frac{dS}{dx} - \frac{S}{P^2}\,\frac{dP}{dx} = -q\,\frac{S}{P} + p\,q\,\left[\frac{S}{P}\right]^2.$$

Зауважимо, що ліва частина є похідною функції $f(x) = \frac{S(x)}{P(x)}$, яка є часткою сприйнятливих людей у популяції у віці x. Отже,

$$\frac{df}{dx} = -q\,f + p\,q\,f^2. \tag{4.5}$$

Розв'язок рівняння такого типу був відомим протягом декількох десятиліть завдяки роботі Якоба Бернуллі, дядька Даніеля. Ділячи це рівняння на f^2 і вважаючи $g(x) = 1/f(x)$, ми бачимо, що $dg/dx = q\,g - p\,q$ й $g(0) = 1/f(0) = 1$. Вводячи позначення $h(x) = g(x) - p$, ми отримаємо $dh/dx = q\,h$. Отже, $h(x) = h(0)\,e^{q\,x} = (1-p)\,e^{q\,x}$. Нарешті, $g(x) = (1-p)\,e^{q\,x} + p$ й $f(x) = 1/g(x)$.

Для застосування своєї теорії Бернуллі використовував таблицю дожиття Галлея (див. розділ 2). У цій таблиці вказано кількість людей, які ще живуть на початку року x (при $x = 1, 2...$) серед когорти в 1 238 людей, що народилися в році 0. Але в рамках своєї моделі Бернуллі потрібно було знати кількість людей $P(x)$, які насправді досягають віку x, що дещо відрізняється. Оскільки Бернуллі, як і більшість його сучасників, не усвідомлював різниці (стаття Галлея насправді не дуже зрозуміла), він залишив цифри в таблиці Галлея, за винятком першого числа 1 238, яке він замінив на 1 300, щоб отримати реалістичну смертність протягом першого року життя. Ці числа показані в другому стовпчику таблиці 4.1.

Бернуллі вибрав для ймовірності смерті від віспи значення $p = 1/8 = 12{,}5\,\%$, що узгоджується зі спостереженнями того часу. Ймовірність захворіти віспою протягом року q не може бути оцінена безпосередньо. Тому Бернуллі, ймовірно, спробував кілька значень для q та, зрештою, вибрав одне з них таким чином, що число смертей

Таблиця 4.1: Таблиця Галлея та обчислення Бернуллі.

Вік x	Живий $P(x)$	Сприйнятливий $S(x)$	Імунізований $R(x)$	Померлі від віспи	Не хворі $P^*(x)$
0	1 300	1 300	0	17,2	1 300
1	1 000	896	104	12,3	1 015
2	855	685	170	9,8	879
3	798	571	227	8,2	830
4	760	485	275	7,0	799
5	732	416	316	6,1	777
6	710	359	351	5,2	760
7	692	311	381	4,6	746
8	680	272	408	4,0	738
9	670	238	432	3,5	732
10	661	208	453	3,0	726
11	653	182	471	2,7	720
12	646	160	486	2,3	715
13	640	140	500	2,1	711
14	634	123	511	1,8	707
15	628	108	520	1,6	702
16	622	94	528	1,4	697
17	616	83	533	1,2	692
18	610	72	538	1,1	687
19	604	63	541	0,9	681
20	598	55	543	0,8	676
21	592	49	543	0,7	670
22	586	42	544	0,6	664
23	579	37	542	0,5	656
24	572	32	540		649
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮

від віспи після всіх наведених нижче обчислень становить близько 1/13 від загального числа смертей-частка, яка тоді спостерігалася в декількох європейських містах. Як ми зараз побачимо, вибір $q = 1/8$ виявився вдалим[1].

За допомогою формули (4.4) і значень $P(x)$ у другому стовпчику таблиці можна розрахувати число $S(x)$ сприйнятливих людей у віці x: це третій стовпчик таблиці, округлений до найближчого цілого числа. У четвертому стовпчику показано число $R(x) = P(x) - S(x)$ людей у віці x, які пережили віспу. У п'ятому стовпчику в рядку, що відповідає віку x, показано кількість смертей від віспи між віком x і $x + 1$. Теоретично, це число повинно виражатися через інтеграл: $p\,q \int_x^{x+1} S(t)\,dt$, але формула $p\,q\,[S(x)+S(x+1)]/2$ дає гарну апроксимацію, як показано на рисунку 4.2: площа трапеції близька до площі під кривою, тобто до інтегралу функції.

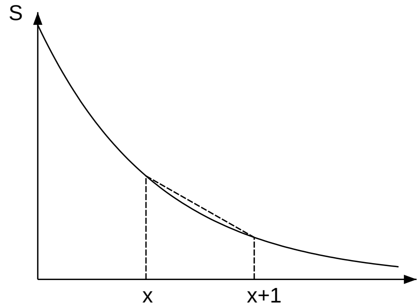


Рис. 4.2: Область трапеції, показаної пунктирною лінією, апроксимує інтеграл від функції s між x і $x + 1$.

Бернуллі зауважив, що сума всіх чисел у п'ятому стовпчику дає 98 смертей від віспи до 24 років. Якби ми продовжили таблицю для старших вікових груп, то виявили б лише ще три смерті від віспи серед 32 осіб, які все ще схильні до цієї хвороби у віці 24 років. Таким чином, із 1 300 новонароджених 101 помре від віспи. Це майже точно очікувана пропорція 1/13.

Бернуллі тоді розглядав ситуацію, коли віспа буде щеплена всім при народженні та не спричинить жодних смертей. Віспа буде викорінена, й питання полягає в тому, щоб оцінити збільшення тривалості життя. Починаючи з того самого числа народжень P_0, по-

[1] Той факт, що p і q тотожні, просто збіг.

значимо через $P^*(x)$ число людей у віці x за відсутності віспи. Тоді

$$\frac{dP^*}{dx} = -m(x)\, P^*. \tag{4.6}$$

Бернуллі показав, що

$$P^*(x) = \frac{P(x)}{1 - p + p\, e^{-q\,x}}\ , \tag{4.7}$$

де $P(x)$, як і вище, населення у віці x за наявності віспи.

Дійсно, виключаючи, як і раніше, $m(x)$ з рівнянь (4.6) і (4.3), Бернуллі отримав після перетворень

$$\frac{1}{P^*}\,\frac{dP}{dx} - \frac{P}{P^{*2}}\,\frac{dP^*}{dx} = -p\,q\,\frac{S}{P}\,\frac{P}{P^*}\ .$$

Вважаючи $h(x) = P(x)/P^*(x)$, та, помноживши в (4.4) чисельник і знаменник на $e^{-q\,x}$, він отримав

$$\frac{1}{h}\,\frac{dh}{dx} = -p\,q\,\frac{e^{-q\,x}}{1 - p + p\,e^{-q\,x}}\ ,$$

що еквівалентно $\frac{d}{dx}\ln h(x) = \frac{d}{dx}\ln(1-p+p\,e^{-q\,x})$, де ln позначає натуральний логарифм. Але $h(0) = 1$, так що $h(x) = 1 - p + p\,e^{-q\,x}$.

Відзначимо, що вираз $P(x)/P^*(x)$ прямує до $1 - p$, коли вік x зростає. Шостий стовпчик таблиці 4.1 показує $P^*(x)$. Способом порівняння $P(x)$ і $P^*(x)$ є оцінка очікуваної тривалості життя при народженні, теоретичний вираз якої з віспою становить

$$\frac{1}{P_0}\int_0^{+\infty} P(x)\,dx\ .$$

Аналогічний вираз з $P^*(x)$, що замінює $P(x)$, має місце за відсутності віспи. Бернуллі використовував наближену формулу

$$\left[\frac{1}{2}\times P(0) + P(1) + P(2) + \cdots\right]/P_0,$$

яка отримана методом трапецій (рисунок 4.2). Продовжуючи таблицю з 24 років до 84 років (див. таблицю 2.1), він, у результаті, отримав очікувану тривалість життя E з віспою, що дорівнює

$$\left[\frac{1}{2} \times 1300 + 1000 + \cdots + 20\right] / 1300 \approx 26{,}57\,,$$

тобто 26 років і 7 місяців. Без віспи він отримав очікувану тривалість життя E^*, що дорівнює

$$\left[\frac{1}{2} \times 1300 + 1015 + \cdots + 23\right] / 1300 \approx 29{,}65\,,$$

тобто 29 років і 8 місяців. Щеплення при народженні збільшує очікувану тривалість життя більше, ніж на три роки.

Можна відзначити, що існує більш простий і швидкий метод, ніж той, який використовував Бернуллі для отримання цих формул. Починаючи з диференціального рівняння (4.1) для $S(x)$, спочатку ми бачимо, що

$$S(x) = P_0\, e^{-q\,x}\ \exp\left(-\int_0^x m(y)\, dy\right)\ .$$

Використовуючи цей вираз у рівнянні (4.2) для $R(x)$, ми знаходимо, що

$$R(x) = P_0\,(1-p)\,(1-e^{-q\,x})\exp\left(-\int_0^x m(y)\, dy\right)\ .$$

Рівняння (4.6) для $P^*(x)$ показує, що

$$P^*(x) = P_0\ \exp\left(-\int_0^x m(y)\, dy\right)\ . \tag{4.8}$$

Формули (4.4) і (4.7) випливають звідси.

Звичайно, щеплення з менш вірулентним штамом віспи не зовсім безпечна. Якщо p' - це ймовірність смерті від віспи відразу після інокуляції ($p' < p$), то очікувана тривалість життя склала б $(1-p')\,E^*$, якби всі пройшли щеплення при народженні. Ця очікувана тривалість життя залишається вищою, ніж природна очікувана тривалість життя E, якщо $p' < 1 - E/E^*$ або близько 11 %. Дані про p' було важко отримати в той час. Але Бернуллі підрахував, що ризик p' був меншим, ніж 1 %. Для нього не було жодних сумнівів: держава мала сприяти щепленню. Він зробив висновок:

> «Я просто хочу, щоб у питанні, яке так тісно пов'язане з благополуччям людського роду, жодне рішення не приймалося без усіх знань, які можуть бути отримані в результаті невеликого аналізу і розрахунків.»

Роботи Бернуллі були представлені в Академії наук в Парижі в квітні 1760 р. У листопаді д'Аламбер (d'Alembert) опублікував коментарі під назвою «Про застосування теорії ймовірності до інокуляції віспи». Ці коментарі були опубліковані незабаром після цього в другому томі його роботи «*Opuscules mathématiques*» з більш докладними розрахунками і разом з іншою роботою, що має назву «Математична теорія щеплень». Д'Аламбер критикував припущення Бернуллі про ймовірність зараження і про те, що ймовірність смерті від віспи не залежить від віку. Він запропонував інший розв'язок, який не потребує цих припущень. Позначимо через $v(x)$ смертність від віспи у віці x, через $m(x)$ смертність від інших причин і через $P(x)$ кількість людей, які ще живі. Тоді

$$\frac{dP}{dx} = -v(x)\, P - m(x)\, P\ . \tag{4.9}$$

Порівнюючи це рівняння з рівнянням (4.3), ми бачимо, що насправді $v(x) = p\, q\, S(x)/P(x)$. Ми отримуємо

$$P^*(x) = P(x)\, \exp\left(\int_0^x v(y)\, dy\right)\ , \tag{4.10}$$

де $P^*(x)$ означає кількість людей у віці x, що залишилися в живих, коли віспа зникла.

Рис. 4.3:
Д'Аламбер (1717–1783)

Дійсно, ми можемо або виразити функцію $m(x)$ з рівнянь (4.6) і (4.9), або використовувати формулу (4.8) для $P^*(x)$ і помітити, що розв'язок (4.9) дається за формулою

$$P(x) = P_0 \exp\left(-\int_0^x [v(y) + m(y)]\, dy\right).$$

Формула (4.10), дана д'Аламбером, не суперечить формулі Бернуллі (4.7). У ній просто використовується інша залежність $v(x)$, яка в той час була недоступна, оскільки в реєстрах смерті була вказана причина смерті, а не вік жертви. Д'Аламбер висловив припущення, що не можна зробити реальний висновок про те, чи було корисним щеплення до того, як цей тип даних став доступний.

Д'Аламбер також критикував корисність тривалості життя як критерій для прийняття рішення, оскільки вона надає однакову вагу всім віковим групам, чи то в найближчому або віддаленому майбутньому. Він зауважив, що з погляду індивіда або держави не всі вікові групи мають однакову «корисність», молоді та старі менш цінні, ніж середні. Незважаючи на всі ці критичні зауваження, д'Аламбер заявив про свою позицію на користь щеплень.

Через затримки з публікацією робота Бернуллі з'явилася лише в 1766 р., тоді як д'Аламберу вдалося дуже швидко опублікувати свою працю. Бернуллі висловив свою гіркоту в листі до Ейлера:

> «Що ви скажете про видатну посередність великого д'Аламбера в теорії ймовірностей: оскільки я занадто часто знаходжу несправедливу критику на свою адресу в його публікаціях, я вже деякий час назад вирішив більше нічого не читати, що виходить з-під його пера. Я так вирішив у зв'язку з рукописом про щеплення, який я відправив до Академії в Парижі вісім років тому і який був високо оцінений через новизну аналізу. Це було, наважуся сказати, як розвиток нової галузі в математиці. Здається, що успіх цього нового аналізу викликав у нього біль у серці. Він критикував його тисячу разів однаково безглуздо, і після того, як його добре розкритикували, він видає себе за першого автора теорії, яку він не лише чув, а й згадував. Він, однак, знав, що мій рукопис може з'явитися лише через сім-вісім років. Він міг знати про це тільки як член Академії. Щодо цього мій рукопис мав

> залишатися недоторканним доти, доки він не був оприлюднений. *Dolus an virtus quis in hoste requirat?*»[2]

Незважаючи на твори Бернуллі та д'Аламбера, у Франції великомасштабні щеплення не здійснювалися. Король Людовик XV помер від віспи в 1774 р. Незабаром після цього придворні лікарі зробили щеплення іншим членам королівської сім'ї. Проблема втратила свою актуальність, коли Едуард Дженнер виявив, що щеплення коров'ячої віспи людям («вакцинація») захищає від віспи і є безпечною. Його робота, «Дослідження причин і наслідків вакцинації проти віспи», була опублікована в 1798 р. Вакцинація швидко поширилася по всій Європі. Проте, методи, розроблені для розрахунку збільшення тривалості життя в разі усунення однієї з причин смерті, використовуються і донині.

У наступні десятиліття стали доступні дані про вік, у якому люди вмирали від віспи. Проблема була переглянута, зокрема, такими математиками як

- Йоганн Генріх Ламберт, математик з Берлінської академії, в 1772 р.;
- Еммануель-Етьєн Дювільяр, у той час відповідальний за демографічну статистику в Міністерстві внутрішніх справ в Парижі, у своїй праці «Аналіз і таблиці впливу віспи на смертність у кожному віці» (1806);
- П'єр-Симон Лаплас у своїй роботі «Аналітична теорія ймовірності» (1812).

Дювільяр і Лаплас показали, наприклад, як модифікувати формулу (4.7), коли параметри p і q залежать від віку:

$$P^*(x) = \frac{P(x)}{1 - \int_0^x p(y)\, q(y)\, e^{-\int_0^y q(z)\, dz}\, dy}\,.$$

Тут $p(x)$ - ймовірність померти від віспи при зараженні у віці x, а $q(x)$ - ймовірність зараження віспою у віці x.

Після цієї роботи з віспи Даніель Бернуллі не розглядав жодних інших проблем у динаміці популяції. Він помер у Базелі в 1782 р. Д'Аламбер помер у Парижі рік потому.

[2] «Підступ чи мужність це буде, хто стане питать, коли йдеться про ворогів?» Вергілій: Енеїда, книга II, 390 (пер.: М.Й. Білика, Харків, 2017).

Додаткове читання

1. D'Alembert, J.: Sur l'application du calcul des probabilités à l'inoculation de la petite vérole. In: *Opuscules mathématiques*, II, 26–95 (1761). gallica.bnf.fr
2. Bernoulli, D.: Réflexions sur les avantages de l'inoculation. *Mercure de France*, 173–190 (juin 1760). retronews.fr
3. Bernoulli, D.: Essai d'une nouvelle analyse de la mortalité causée par la petite vérole et des avantages de l'inoculation pour la prévenir. *Hist. Acad. R. Sci. Paris*, 1–45 (1760/1766). gallica.bnf.fr
4. Dietz, K., Heesterbeek, J.A.P.: Daniel Bernoulli's epidemiological model revisited. *Math. Biosci.* 180, 1–21 (2002)
5. Duvillard, E.E.: *Analyse et tableaux de l'influence de la petite vérole sur la mortalité à chaque âge.* Imprimerie Impériale, Paris (1806). archive.org
6. Lambert, J.H.: *Contributions mathématiques à l'étude de la mortalité et de la nuptialité* (1765 et 1772). INED, Paris (2006).
7. Laplace, P.S.: *Théorie analytique des probabilités* (1812). gallica.bnf.fr
8. Straub, H.: Bernoulli, Daniel. In Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 2, 36–46. Scribner, New York (1970)
9. Tent, M.B.W.: *Leonhard Euler and the Bernoullis.* A K Peters, Natick (2009)
10. Voltaire: *Lettres philosophiques.* Lucas, Amsterdam (1734). gallica.bnf.fr

Розділ 5

Мальтус і перешкоди на шляху геометричного зростання (1798)

У 1798 р. Мальтус опублікував «Нарис про закон народонаселення», в якому він стверджував, що постачання продовольства не може протягом тривалого періоду часу слідувати природній тенденції людського населення до експоненціального зростання. Якщо чисельність населення залишалася відносно постійною, то це відбувалося тому, що велика частина людства страждала від нестачі продовольства. Мальтус розглядав «принцип населення» як аргумент проти записок Годвіна та Кондорсе, в яких підкреслюється прогрес у людському суспільстві. Есе Мальтуса вплинуло на теорію еволюції Дарвіна й Уоллеса і було піддано критиці з боку Маркса, але було реалізовано на практиці за допомогою китайської політики однієї дитини.

Томас Роберт Мальтус (Malthus) народився в 1766 р. неподалік від Лондона шостим із семи дітей. Його батько, друг і шанувальник Жан-Жака Руссо, був його першим учителем. У 1784 р. молодий Мальтус почав вивчати математику в Кембриджському університеті. Він отримав диплом в 1791 р., став стипендіатом коледжу Ісуса в 1793 р. й англіканським священиком у 1797 р.

Рис. 5.1:
Мальтус (1766–1834)

У 1798 р. Мальтус анонімно опублікував книгу під назвою «Нарис про закон народонаселення, як він впливає на майбутнє поліпшення суспільства, із зауваженнями з приводу міркувань містера Годвіна, містера Кондорсе й інших письменників». Він був підготовлений як реакція на роботи Годвіна «Дослідження про політичну справедливість» (1793) і Кондорсе «Ескіз історичної картини прогресу людського розуму» (1794). Незважаючи на жахи, які зробила Французька революція в ім'я прогресу, обидва автори стверджували, що прогрес суспільства неминучий. Мальтус не поділяв того ж оптимізму. Він також стверджував, що англійські закони про бідних, які допомагали багатодітним малозабезпеченим сім'ям, сприяли зростанню населення, не заохочуючи аналогічного зростання виробництва продуктів харчування. Йому здавалося, що ці закони насправді не полегшують становище бідних, а якраз навпаки. У більш загальному плані, в умовах, коли населення схильне зростати швидше, ніж виробництво продуктів харчування, частина суспільства, здавалося, була приречена на страждання, голод або епідемії: це ті лиха, які уповільнюють зростання населення, і які, на думку Мальтуса, є принциповими перешкодами на шляху прогресу суспільства. Всі теорії, які обіцяють прогрес, просто утопічні. Ці ідеї спонукали Мальтуса опублікувати свою книгу в 1798 р. Ось як він узагальнив свою тезу:

> [...] «сила населення нескінченно більша, ніж здатність землі дати людині засоби до існування. Населення, якщо його не контролювати, збільшується в геометричній прогресії. Засоби до існування збільшуються лише в арифметичній прогресії. Навіть незначне знайомство з числами покаже величезність першої сили в порівнянні з другою. За тим законом нашої природи, який робить їжу необхідною для життя людини, наслідки цих двох нерівних сил повинні постійно бути зрівняні. Це означає сильний і постійно діючий контроль населення, викликаний труднощами його прожитку. Ця складність повинна десь проявитися; й обов'язково повинна серйозно відчуватися значною частиною людства.»

Книга Мальтуса була дуже успішною. Вона містила небагато даних. Мальтус зауважив, наприклад, що населення США подвоювалося кожні двадцять п'ять років протягом вісімнадцятого століття. Насправді він не намагався перенести свої тези на математичні моделі, але проклав шлях для подальших робіт Адольфа Кетле і П'єра-Франсуа Ферхюльста, яким буде присвячений наступний розділ.

Після публікації книги Мальтус разом із друзями подорожував спочатку в Німеччині, Скандинавії та Росії, потім у Франції та Швейцарії. Зібрану під час своїх подорожей інформацію він опублікував під своїм ім'ям у значно збільшеному другому виданні в 1803 р. з іншим підзаголовком: «Нарис про закон народонаселення, або погляд на його минуле і нинішній вплив на людське щастя, з оглядом наших перспектив щодо майбутнього усунення або пом'якшення зла, яке він робить». У цьому новому виданні детально розглядаються перешкоди на шляху зростання населення в різних країнах: відкладені шлюби, аборти, дітовбивство, голод, війни, епідемії, економічні фактори... Для Мальтуса відстрочені шлюби були найкращим варіантом стабілізації чисельності населення. Чотири інших видання книги послідували в 1806, 1807, 1817 і 1826 роках. У 1805 р. Мальтус став професором історії та політекономії в новій школі, створеній Вест-індською компанією для своїх співробітників. Він також опублікував «Дослідження природи та прогресу орендної плати» (1815) і «Принципи політичної економії» (1820). У 1819 р. Мальтус був обраний до королівського товариства. У 1834 р. він був одним з членів-засновників статистичного товариства. У тому самому році він помер недалеко від м. Бат.

Робота Мальтуса мала сильний вплив на розвиток теорії еволюції. Чарльз Дарвін, повернувшись з подорожі на борту *Beagle*, прочитав книгу Мальтуса про населення в 1838 році. Ось що він написав у вступі до своєї знаменитої книги «Походження видів шляхом природного добору», опублікованій у 1859 р.:

> «У наступному розділі буде розглянуто боротьбу за існування між усіма органічними істотами в усьому світі, яка неминуче випливає з геометричної прогресії зростання їхньої чисельності. Це-доктрина Мальтуса, поширена на обидва царства-тварин і рослин.»

Альфред Рассел Уоллес, який розробив теорію еволюції в той самий час, що і Дарвін, також сказав, що його ідеї виникли після прочитання книги Мальтуса.

Для контрасту, наведемо точку зору Карла Маркса на успіх книги Мальтуса, яку можна прочитати у виносці його праці «Капітал»:

> «Якщо читач нагадає нам Малтуза, що його „*Essay on Population*" появився 1798 р ., то я нагадаю, що ця праця

> у своїй першій формі є не що інше, як по - школярському поверховий і по - попівському пишномовний пляґіят з де Фо, Сера Джемса Стюарта, Тавнсенда, Франкліна, Уоллеса та інших і не має в собі ані однісінької самостійно продуманої тези. Велика сенсація, яку викликав цей памфлет, пояснюється виключно партійними інтересами. Французька революція знайшла в Брітанському королівстві палких оборонців; „принцип залюднення“, що повільно вироблявся у XVIII віці та що його потім підчас великої соціальної кризи під звуки сурм і барабанний бій проголосили як непомильну протиотруту супроти теорій Кондорсе й інших, англійська олігархія вітала з великою радістю, вбачавши в ньому великого гасителя всіх прагнень до дальшого розвитку людства. Малтуз, надзвичайно здивований своїм успіхом, заходився тоді коло того, щоб стару схему заповнити поверхово скомпільованим матеріялом і додати до нього новий, не Малтузом відкритий, а ним лише присвоєний.»

Звичайно, тези Мальтуса не були абсолютно новими. Наприклад, йому часто приписують ідею про те[1], що населення має тенденцію до геометричного зростання, хоча в розділі 3 ми бачили, що ця ідея вже була знайома Ейлеру на півстоліття раніше. Однак Мальтус надав їй популярність, пов'язавши її полемічним шляхом із реальними законодавчими проблемами. За іронією долі саме в комуністичному Китаї пропозиція Мальтуса про обмеження народжуваності знайшла своє найбільш вражаюче застосування (див. розділ 25).

Додаткове читання

1. Condorcet: *Esquisse d'un tableau historique des progrès de l'esprit humain.* Agasse, Paris (1794). gallica.bnf.fr
2. Дарвін Ч. (пер.: В. Державін): «Походження видів через природний добір». Харків (1936).
3. Godwin, W.: *An Enquiry Concerning Political Justice.* Robinson, London (1793). archive.org
4. Малтус, Т.Р. (пер.: Шовкун В.): «Дослідження закону народонаселення». Київ (1998). econlib.org

[1] Р.А. Фішер (див. розділи 14 і 20) назвав «Мальтузіанським параметром» темп зростання популяції. Мальтус згадав трактат Зюсмільха у своїй книзі.

5. Маркс, К. (пер.: Рабіновича Д. , Трикова С.): «Капитал, том 1». Харків (1933). chtyvo.org.ua
6. Simpkins, D.M.: Malthus, Thomas Robert. In: Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 9, 67–71. Scribner, New York (1974)

Розділ 6

Ферхюльст і логістичне рівняння (1838)

У 1838 р. бельгійський математик Ферхюльст увів логістичне рівняння, яке є свого роду узагальненням рівняння для експоненціального зростання, але з максимальним значенням для населення. Він використовував дані з декількох країн, зокрема з Бельгії, для оцінки невідомих параметрів. Робота Ферхюльста була заново відкрита лише в 1920-х роках.

П’єр-Франсуа Ферхюльст (Verhulst) народився в 1804 р. в Брюсселі. Він отримав докторський ступінь із математики в гентському університеті в 1825 р. Він також цікавився політикою. Перебуваючи в Італії для стримування розвитку туберкульозу, він безуспішно виступав на користь Конституції для Папської держави. Після революції 1830 р. і незалежності Бельгії, він опублікував історичний нарис про патріота вісімнадцятого століття. У 1835 р. він став професором математики у новоствореному Вільному університеті в Брюсселі.

Рис. 6.1:
Ферхюльст (1804–1849)

У тому самому 1835 р. його співвітчизник Адольф Кетле, статистик і директор обсерваторії в Брюсселі, опублікував «Трактат про людину і розвиток її здібностей». Кетле припускав, що населення не може зростати геометрично протягом тривалого періоду часу, оскільки згадані Мальтусом перешкоди утворюють свого роду «опір», який, на його думку (за аналогією з механікою), був пропорційним квадрату швидкості зростання населення. Ця аналогія не мала під собою реальної основи, але надихала Ферхюльста.

Дійсно, Ферхюльст опублікував в 1838 р. «Примітку про закон зростання населення». Ось деякі витяги:

> «Ми знаємо, що знаменитий Мальтус показав принцип, що людське населення має тенденцію зростати в геометричній прогресії так, щоб подвоювати чисельність після певного періоду часу, наприклад, кожні двадцять п'ять років. Ця пропозиція не підлягає сумніву, якщо абстрагуватися від зростаючих труднощів у пошуках їжі [...]
>
> Таким чином, віртуальне збільшення населення обмежується розмірами і народжуваністю країни. В результаті населення все ближче і ближче наближається до стійкого стану.»

Ферхюльст, імовірно, зрозумів, що механічна аналогія Кетле недоцільна, і запропонував замість цього (все ще дещо довільне) диференціальне рівняння для чисельності населення $P(t)$ в момент часу t:

$$\frac{dP}{dt} = r\,P\,\left(1 - \frac{P}{K}\right). \tag{6.1}$$

Коли населення $P(t)$ невелике в порівнянні з параметром K, отримуємо наближене рівняння $dP/dt \approx r\,P$, чиїм розв'язком є $P(t) \approx P(0)\,e^{r\,t}$, тобто експоненціальне зростання[1]. Темп зростання знижується коли $P(t)$ наближається до K. Він навіть стане від'ємним, якщо $P(t)$ перевищить K. Для отримання точного виразу розв'язку рівняння (6.1), ми можемо використовувати підхід Даніеля Бернуллі для рівняння (4.5).

Розділивши рівняння (6.1) на P^2 і використовуючи заміну змінної $p = 1/P$, отримаємо $dp/dt = -r\,p + r/K$. Замінивши на $q = p - 1/K$, отримаємо $dq/dt = -r\,q$, та $q(t) = q(0)\,e^{-r\,t} = (1/P(0) - 1/K)\,e^{-r\,t}$. Звідси можна вивести $p(t)$ і $P(t)$.

[1]Зазвичай говорять про геометричне зростання в дискретно - часових моделях і про експоненціальне зростання в моделях із неперервним часом, але це, по суті, те саме.

Зрештою, отримуємо після підстановки:

$$P(t) = \frac{P(0)\, e^{rt}}{1 + P(0)\,(e^{rt} - 1)/K}\,. \tag{6.2}$$

Загальна чисельність населення поступово збільшується з $P(0)$ в момент часу $t = 0$ до границі K при $t \to +\infty$ (рисунок 6.2).

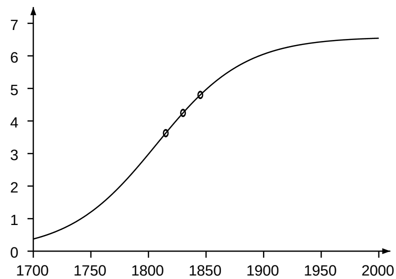


Рис. 6.2: Населення Бельгії (в мільйонах) і логістична крива. Точки даних відповідають 1815, 1830 і 1845 років. Значення параметрів відповідають значенням зі статті 1845 року.

Не наводячи значення невідомих параметрів r та K, Ферхюльст порівняв свій результат із даними про населення Франції в 1817-1831 рр., Бельгії в 1815-1833 рр., графства Ессекс в Англії в 1811-1831 рр. та Росії в 1796-1827 рр. точність підгонки виявилася досить непоганою.

У 1840 р. Ферхюльст став професором Королівського військового училища в Брюсселі. Наступного року він опублікував «Елементарний трактат про еліптичні функції» і був обраний до Королівської академії Бельгії. У 1845 р. він продовжив дослідження в галузі населення, написавши статтю під назвою «Математичні дослідження закону зростання населення». Спочатку він повернувся до зауваження Мальтуса, згідно з яким населення США подвоювалося кожні 25 років (таблиця 6.1).

Таблиця 6.1: Офіційні дані переписів населення США.

Рік	Населення	Рік	Населення
1790	3 929 827	1820	9 638 131
1800	5 305 925	1830	12 866 020
1810	7 239 814	1840	17 062 566

Якщо (за даними таблиці 6.1) обчислити співвідношення між чисельністю населення за рік $n + 10$ та за рік n, то вийде 1,350, 1,364, 1,331, 1,335 і 1,326, відповідно, що є досить постійним. Таким чином, населення множилося в середньому на 1,34 кожні 10 років і на $1{,}34^{25/10} \approx 2{,}08$ кожні 25 років. Так, із моменту написання твору Мальтуса, майже за півстоліття до роботи Ферхюльста, населення США продовжувало подвоюватися кожні 25 років. Однак Ферхюльст додав:

> «Ми не будемо наполягати на гіпотезі геометричної прогресії, враховуючи, що вона може протікати тільки в абсолютно особливих обставинах; наприклад, коли на родючій території майже необмеженого розміру мешкають люди з розвиненою цивілізацією, як це було у випадку перших американських колоній.»

У своїй статті Ферхюльст також повернувся до рівняння (6.1), яке він назвав «логістичним». Він помітив, що крива $P(t)$ збільшується з додатною кривизною (вона опукла вниз) до тих пір, поки $P(t) < K/2$, а потім продовжує збільшуватися в напрямку K, але з від'ємною кривизною (вона опукла вгору) при $P(t) > K/2$. Таким чином, крива має форму спотвореної літери S (рисунок 6.2).

Дійсно,

$$\frac{d^2P}{dt^2} = r\,(1 - 2\,P/K)\,\frac{dP}{dt}.$$

Так що $\frac{d^2P}{dt^2} > 0$, якщо $P < K/2$, та $\frac{d^2P}{dt^2} < 0$, якщо $P > K/2$.

Ферхюльст також пояснив, як параметри r і K можуть бути оцінені за населенням $P(t)$ за три різні, але однаково віддалені один від одного роки. Якщо P_0 - це населення в момент часу $t = 0$, P_1, що в момент часу $t = T$, і P_2, що в момент часу $t = 2T$, то виснажливі обчислення, що починаються з рівняння (6.2), показують, що

$$K = P_1\,\frac{P_0\,P_1 + P_1\,P_2 - 2\,P_0\,P_2}{{P_1}^2 - P_0\,P_2}\ , \quad r = \frac{1}{T}\,\log\left[\frac{1/P_0 - 1/K}{1/P_1 - 1/K}\right]\ .$$

Використовуючи оцінки чисельності населення Бельгії в 1815, 1830 і 1845 роках (відповідно 3,627, 4,247 і 4,801 млн.), він отримав $K =$ 6,584 млн. та $r = 2{,}6\,\%$ на рік. Потім він використав рівняння (6.2), щоб передбачити, що населення Бельгії складе 4,998 млн. на початку 1851 р. і 6,064 млн. на початку 1900 р. (рис. 6.2). Ферхюльст провів аналогічне дослідження для Франції. Він отримав $K = 39{,}685$

млн. та $r = 3{,}2\,\%$ на рік. Оскільки населення Бельгії та Франції значно перевищило величину K, ми бачимо, що логістичне рівняння може бути реалістичною моделлю лише для періодів часу в кілька десятиліть, як у статті Ферхюльста 1838 р., але не для більш тривалих періодів.

У 1847 р. з'явилося «Друге дослідження про закон зростання населення», в якому Ферхюльст відмовився від логістичного рівняння і вибрав замість нього диференціальне рівняння, яке можна написати у формі

$$\frac{dP}{dt} = r\,(1 - P/K)\,.$$

Він вважав, що це рівняння буде виконуватися, коли чисельність населення $P(t)$ перевищить деяке порогове значення. Розв'язком рівняння є:

$$P(t) = K + (P(0) - K)\,e^{-rt/K}\,.$$

Використовуючи ті самі демографічні дані по Бельгії, Ферхюльст заново оцінив параметри r і K. Цього разу він знайшов $K = 9{,}4$ мільйонів для максимальної чисельності населення. Ми бачимо, наскільки результат може залежати від вибору моделі!

Ферхюльст став президентом бельгійської Королівської академії в 1848 р., але на наступному році помер у Брюсселі, ймовірно, від туберкульозу. Незважаючи на вагання Ферхюльста між рівняннями моделі, логістичне рівняння було знову незалежно введено в обіг кілька десятиліть по тому різними людьми. Робертсон використовував його в 1908 р. для моделювання індивідуального росту тварин, рослин, людини і органів тіла. Маккендрік і Кесава Пай використовували його в 1911 р. для зростання популяцій мікроорганізмів. Пірл і Рід використовували його в 1920 р. для моделювання зростання чисельності населення США, яке почала сповільнюватися. У 1922 р. Пірл, нарешті, помітив роботу Ферхюльста. З тих пір логістичне рівняння надихало на багато робіт (див. розділи 13, 20 і 24). Максимальна популяція K зрештою стала відома як «ємність середовища».

Додаткове читання

1. Lloyd, P.J.: American, German and British antecedents to Pearl and Reed's logistic curve. *Pop. Stud.* 21, 99–108 (1967)

2. McKendrick, A.G., Kesava Pai, M.: The rate of multiplication of micro-organisms: A mathematical study. *Proc. R. Soc. Edinb.* 31, 649–655 (1911)
3. Pearl, R.: *The Biology of Death.* Lippincott (1922). archive.org
4. Pearl, R., Reed, L.J.: On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 6, 275–288 (1920). pnas.org
5. Quetelet, A.: *Sur l'homme et le développement de ses facultés.* Bachelier, Paris (1835). gallica.bnf.fr
6. Quetelet, A.: Pierre-François Verhulst. *Annu. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 16, 97–124 (1850). archive.org
7. Quetelet, A.: *Sciences mathématiques et physiques au commencement du* XIX*e siècle.* Mucquardt, Bruxelles (1867). gallica.bnf.fr
8. Robertson, T.B.: On the normal rate of growth of an individual and its biochemical significance. *Arch. Entwicklungsmechanik Org.* 25, 581–614 (1908)
9. Verhulst, P.-F.: Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement. *Corresp. Math. Phys.* 10, 113–121 (1838). archive.org
10. Verhulst, P.-F.: Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population. *Nouv. Mém. Acad. R. Sci. B.-lett. Brux.* 18, 1–45 (1845). uni-goettingen.de
11. Verhulst, P.-F.: Deuxième mémoire sur la loi d'accroissement de la population. *Mém. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 20 (1847). archive.org

Розділ 7

Б'янеме, Курно і зникнення прізвищ (1845–1847)

Французький статистик Б'янеме в 1845 р. зрозумів, як обчислити ймовірність зникнення прізвища, якщо у кожного чоловіка є кілька синів відповідно до заданого розподілом ймовірностей. Якщо середнє число синів менше або дорівнює одиниці, то прізвище вимре. Якщо середнє число синів більше одиниці, то ймовірність зникнення строго менше одиниці. Доказ його результату було опубліковано два роки по тому в книзі, написаній його другом Курно. Ці роботи були заново відкриті лише нещодавно.

Ірене-Жюль Б'янеме (Bienaymé) народився в 1796 р. в Парижі. Навчався в Політехнічній школі і зробив кар'єру в Міністерстві фінансів, досягнувши високого рівня генерального інспектора. Під впливом книги «Аналітична теорія ймовірностей», написаної Лапласом, Б'янеме також знайшов час для публікації статей про застосування теорії ймовірностей у багатьох галузях, таких як демографічна та медична статистика (дитяча смертність, кількість народжень, очікувана тривалість життя), ймовірність помилок у правосудді, теорія страхування та репрезентативність виборчих систем.

У 1845 р. Б'янеме написав невелику записку «Про закон множення і тривалості життя сімей», яка була опублікована в бюлетені Паризького Філоматичного товариства. Ще до того, низка авторів уже писали на цю тему. В другому виданні «Нарису про закон народонаселення» (1803), Мальтус включив розділ про населення Швейцарії і зауважив, що

> «... у місті Берні, з 1583 по 1654 роки, суверенна Рада прийняла в буржуазію 487 сімей, 379 з яких вимерли упродовж двох століть, а в 1783 році їх залишилося лише 108.»

У 1842 р. Томас Даблдей у більш загальному плані стверджував, що

Рис. 7.1:
Б'янеме (1796–1878)

дворянські або буржуазні сім'ї вищого класу мають більшу схильність до зникнення, ніж сім'ї нижчого класу. Аналогічні ідеї були висунуті у Франції Емілем Літтре в 1844 р. в тексті вступу до позитивістської філософії Огюста Конта і Бенуастоном де Шатонефом, другом Б'янеме, який в 1845 р. опублікував есе «Про тривалість життя дворянських родів у Франції».

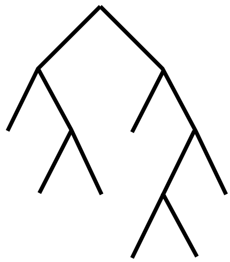
Саме в цьому контексті Б'янеме намагався пояснити, як може бути так, що населення країни має тенденцію до геометричного зростання, тоді як велика кількість сімей зникає. Для вирішення цієї проблеми, він розглянув спрощений випадок, коли всі чоловіки мають однакові шанси мати 0, 1, 2, 3,... синів, які досягають повноліття. Точніше, він задався питанням, яка ймовірність того, що у чоловіка буде потомство, яке носить його прізвище через n поколінь. Якщо середнє число синів менше одного, то зрозуміло, що ця ймовірність повинна прямувати до нуля, коли n прямує до нескінченності. Б'янеме зауважив, що той самий висновок залишиться вірним[1], якщо середнє число синів буде точно рівним одиниці, наприклад, якщо існує ймовірність 1/2 відсутності сина і ймовірність 1/2 народження двох синів (Рис. 7.2). Але в цьому випадку ймовірність мати нащадків у поколінні n повільніше прямує до нуля: у прикладі це все ще буде 5 % через 35 поколінь, тобто через одинадцять-дванадцять століть, якщо три покоління складають одне століття[2].

[1] За винятком того, випадку, коли у кожної людини є рівно один син.

[2] Як буде показано нижче, ця ймовірність дорівнює $1-x_{35}$ з $x_{n+1} = \frac{1}{2}+\frac{1}{2}\,x_n{}^2$ та $x_0 = 0$.

Нарешті, Б'янеме, зауважив, якщо середнє число синів більше одиниці, то вимирання лінії сімейства не гарантовано: цю ймовірність можна обчислити, розв'язавши деяке алгебраїчне рівняння.

Рис. 7.2: Штучний приклад сімейного дерева. Предок знаходиться на вершині дерева. У кожному поколінні чоловіки мають імовірність 1/2 відсутності сина та ймовірність 1/2 народження двох синів.



Стаття Б'янеме не містила інших пояснень. У 1847 р. його друг Антуан-Огюстен Курно (Cournot), математик і економіст, включив деякі подробиці до книги під назвою «Про походження і про межі подібності між алгеброю та геометрією». Він представив цю проблему у формі азартної гри, але визнав, що вона ідентична дослідженню Б'янеме, присвяченому зникненню прізвищ. Якщо зберегти інтерпретацію в термінах прізвищ, то Курно спочатку розглянув особливий випадок, коли у чоловіків максимум два сини, припускаючи p_0, p_1 та p_2, відповідно, як ймовірність мати 0, 1 або 2 сина. Очевидно, $p_0+p_1+p_2 = 1$. Починаючи з одного предка, ймовірність зникнення після лише одного покоління, позначимо її x_1, очевидно, дорівнює p_0. Ймовірність вимирання протягом двох поколінь становить $x_2 = p_0 + p_1\, x_1 + p_2\, {x_1}^2$: або прізвище вимирає в першому поколінні (ймовірність p_0), або в першому поколінні був лише один син, у якого не було потомства чоловічої статі (ймовірність $p_1\, x_1$), або в першому поколінні було два сини, і в обох не було потомства чоловічої статі (ймовірність $p_2\, {x_1}^2$). У загальному випадку, ймовірність зникнення протягом n поколінь становить

$$x_n = p_0 + p_1\, x_{n-1} + p_2\, (x_{n-1})^2.$$

Дійсно, якщо в першому поколінні, наприклад, два сини (ймовірність p_2), то прізвище вимре ще через $n-1$ поколінь (тобто в поколінні n) з імовірністю $(x_{n-1})^2$. Курно зауважив, що x_n - це зростаюча послідовність з $x_n \leqslant 1$ для всіх n. Таким чином, x_n має границю $x_\infty \leqslant 1$, яка є розв'язком рівняння

$$x = p_0 + p_1\, x + p_2\, x^2.$$

Після підстановки $p_1 = 1 - p_0 - p_2$, це рівняння еквівалентне

$$0 = p_2(x-1)(x - p_0/p_2).$$

Таким чином, є два корені: $x = 1$ та $x = p_0/p_2$. Залежно від середньої кількості синів $p_1 + 2p_2$, яка також дорівнює $1 - p_0 + p_2$ і яку ми позначимо $\mathscr{R}_0$, можна виділити три випадки. Якщо $\mathscr{R}_0 < 1$, то $p_0/p_2 > 1$. Таким чином, $x = 1$ - єдине можливе значення для границі x_∞. Прізвище гарантовано зникне. Якщо $\mathscr{R}_0 = 1$, то обидва кореня будуть дорівнювати 1, і висновок буде той самий. Якщо ж $\mathscr{R}_0 > 1$, то Курно стверджував, що x_∞ повинен дорівнювати другому кореню p_0/p_2, оскільки ймовірність зникнення, очевидно, має дорівнювати 0 в особливому випадку, коли $p_0 = 0$.

Курно коротко згадав більш загальний випадок, коли чоловіки можуть мати максимум m синів з імовірністю p_0, p_1,..., p_m. Аналогічно попередньому випадку, висновок залежить від значення

$$\mathscr{R}_0 = p_1 + 2\,p_2 + \cdots + m\,p_m$$

середньої кількості синів у порівнянні з 1. Рівняння для x_∞, яке має вигляд

$$x = p_0 + p_1\, x + \cdots + p_m\, x^m,$$

завжди має корінь $x = 1$. Якщо $\mathscr{R}_0 > 1$, то воно має ще один додатний корінь, який є ймовірністю зникнення x_∞.

На жаль, стаття Б'янеме та кілька сторінок книги Курно свого часу залишилися абсолютно непоміченими. Стаття була помічена лише в 1970-х роках, а сторінки книги - ще двадцять років по тому! Тим часом проблема та її розв'язок були заново відкриті іншими, і тема значно розвинулася. Ми повернемося до цього в розділах 9, 17 та 18.

Після революції 1848 р. Б'янеме був змушений піти з роботи в Міністерстві фінансів. Кафедра теорії ймовірностей в Паризькому університеті, для якої він, безумовно, був найкращим кандидатом, була також передана комусь іншому. Тим не менш, Б'янеме зміг знову працювати в Міністерстві фінансів після 1850 р., але пішов у відставку в 1852 р. Пізніше в тому самому році, він був обраний до Академії наук, де був фахівцем у галузі статистики. В 1853 р.

він довів нерівність, відому в сучасних підручниках як нерівність Чебишева (рідше - Б'янеме-Чебишева). У 1875 р. він став президентом новоствореного математичного товариства Франції. Він помер у Парижі в 1878 р.

Додаткове читання

1. Bienaymé, I.J.: De la loi de multiplication et de la durée des familles. *Extr. p. v. séances - Soc. Philomat. Paris*, 37–39 (1845) biodiversitylibrary.org
2. Bru, B.: À la recherche de la démonstration perdue de Bienaymé. *Math. Sci. Hum.* 114, 5–17 (1991). archive.numdam.org
3. Bru, B., Jongmans, F., Seneta, E.: I.J. Bienaymé: Family information and proof of the criticality theorem. *Int. Stat. Rev.* 60, 177–183 (1992)
4. Cournot, A.-A.: *De l'origine et des limites de la correspondance entre l'algèbre et la géométrie.* Hachette, Paris (1847). archive.org
5. Doubleday, T.: *The True Law of Population* (1842). archive.org
6. Heyde, C.C., Seneta, E.: *I.J. Bienaymé.* Springer (1977)
7. Kendall, D.G.: The genealogy of genealogy: branching processes before (and after) 1873. *Bull. Lond. Math. Soc.* 7, 225–253 (1975)
8. Littré, É.: *Conservation, révolution et positivisme* (1852). gallica.bnf.fr
9. Malthus, T.R.: *An Essay on the Principle of Population* (1803). archive.org
10. Martin, T.: Antoine Augustin Cournot. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 152–156. Springer (2001)
11. Seneta, E.: Irenée-Jules Bienaymé. In: Ibid., 132–136.

Розділ 8

Мендель і спадковість (1865)

У 1865 р. Мендель опублікував результати своїх новаторських експериментів із гібридизації гороху. У своєму аналізі він використовував деякі елементи теорії ймовірності. Він також розглянув динамічну модель популяції самозапильних рослин. Його робота, яка була заново відкрита лише в 1900 р., є важливою віхою в історії генетики.

Йоганн Мендель (Mendel) народився в 1822 р. в Моравії, яка на той час була частиною Австрійської імперії, а нині Чехії. Друга дитина в бідній селянській родині, з хорошими результатами в середній школі, але слабким здоров'ям, Мендель вважав за краще продовжувати навчання, а не працювати на сімейній фермі. Але він не мав коштів для навчання в університеті. Тому в 1843 р. він вступив до Абатства Святого Фоми в Брюні (нині Брно), де прийняв ім'я Грегора. Він вивчав теологію, а також відвідував деякі курси з сільського господарства. У 1847 р. був висвячений на священика. Протягом декількох років він викладав у гімназії, але не витримав іспити на отримання звання професора. З 1851 р., завдяки підтримці його ієрархії, він таки зміг продовжити своє навчання у Віденському університеті, де відвідував лекції Крістіана Допплера з фізики, а також курси з математики, хімії та природничих наук. У 1853 р. він повернувся в Брюн і викладав фізику в технічній школі.

У період з 1856 по 1863 р. Мендель провів серію експериментів на великій кількості рослин в саду свого абатства. У 1865 р. він представив результати експериментів на двох засіданнях Товариства природничих наук Брюна, членом якого він був. Наступного року його робота, «Експерименти із рослинними гібридами» німецькою мовою була опублікована в матеріалах товариства. Мендель пояснив, як він прийшов до вивчення варіації гороху, рослин, які природним чином розмножуються шляхом самозапилення і насіння яких може набувати різних форм, які легко визначити: гладенькі або зморшкуваті, жовті або зелені тощо. Схрещуючи рослину з родоводу з гладким насінням і рослину з родоводу зі зморшкуватим

Рис. 8.1:
Мендель (1822–1884)

насінням, він зауважив, що завжди отримував гібриди, що дають гладке насіння. Він назвав домінантною ознакою «гладке насіння», а ознаку «зморшкувате насіння» - рецесивною. Він також показав у той самий спосіб, що ознака «жовте насіння» була домінантною, а ознака «зелене насіння» - рецесивною.

Мендель потім помітив, що самозапилення рослин, вирощених із гібридного насіння, дало в першому поколінні нове насіння, яке мало або домінантний, або рецесивний характер у, здавалося б, випадкових пропорціях. Крім того, він зауважив, що, багаторазово повторюючи експеримент, він отримав у середньому насіння з домінантною ознакою втричі більше, ніж насіння з рецесивною ознакою. Наприклад, у першому експерименті він отримав у цілому 5 474 гладких насінин і 1 850 зморшкуватих насінин, що дає співвідношення 2,96 до 1. Другий експеримент дав 6 022 жовтих і 2 001 зелених насінин, що співвідноситься як 3,01 до 1 [1].

Мендель також зауважив, що серед рослин, вирощених із насіння першого покоління з домінантною ознакою, тих, які в результаті самозапилення дали насіння з домінантною або рецесивною ознакою, було приблизно вдвічі більше, ніж тих, які дали насіння лише з домінантною ознакою. Наприклад, серед 565 рослин, вирощених із гладкого насіння першого покоління, 372 дали як гладке,

[1] Як пізніше зауважив Р.А. Фішер (див. розділ 14), ймовірність отримання експериментальних результатів, настільки близьких до теоретичної величини, вельми мала. Ймовірно, Мендель «упорядкував» свої дані. Наприклад, у другому експерименті щодо $n = 6\,022 + 2\,001 = 8\,023$ ймовірність того, що отримане в результаті співвідношення буде відрізнятися від 3 менше ніж на 0,01, становить лише близько 10 %.

так і зморшкувате насіння, тоді як 193 дали лише гладке насіння; співвідношення дорівнює 1,93. Аналогічно, з 519 рослин, вирощених із жовтого насіння першого покоління, 353 дали і жовте, і зелене насіння, в той час як 166 дали тільки жовте насіння; співвідношення дорівнює 2,13.

Щоб пояснити ці результати, Мендель запропонував блискучу ідею розглянути очевидну ознаку насіння як результат поєднання двох прихованих факторів, кожен із яких є або домінантним (позначається A) або рецесивним (позначається a). Таким чином, існує три можливі комбінації: AA, Aa і aa. Насіння з факторами AA або Aa мають той самий домінантний символ A. Насіння з факторами aa мають рецесивний символ a. Крім того, Мендель припустив, що під час запилення пилок і яйцеклітина (гамета) передають лише один із двох факторів, кожен із яких з імовірністю $1/2$.

Таким чином, перетин чистих ліній AA та aa дає лише гібриди Aa з домінантною ознакою a. Гамети гібрида Aa передають фактор A з імовірністю $1/2$ та фактор a з імовірністю $1/2$. Тому самозапилення рослини, вирощеного з гібридного насіння Aa, дає AA з імовірністю $1/4$, Aa з імовірністю $1/2$ та aa з імовірністю $1/4$, як показано в таблиці 8.1.

Таблиця 8.1: Можливі результати самозапилення гібрида AA та їх імовірності як функції факторів, що передаються чоловічими гаметами (в рядках) і жіночими гаметами (в стовпчиках).

Фактор Ймовірність	A $1/2$	a $1/2$
A $1/2$	AA $1/4$	Aa $1/4$
a $1/2$	Aa $1/4$	aa $1/4$

Мендель зауважив, що пропорції $AA : Aa : aa$, що становлять $1 : 2 : 1$, також можуть бути отримані формальним обчисленням $(A+a)^2 = AA + 2\,Aa + aa$. Оскільки насіння AA та Aa має видиму ознаку A, тоді як лише насіння aa має видиму ознаку a, то, дійсно, насіння з ознакою A втричі більше, ніж насіння з ознакою a. Крім того, в середньому, насіння Aa вдвічі більше, ніж насіння AA. Самозапилення рослин, вирощених із гібридів Aa, дає насіння або з домінантною ознакою (AA або Aa) або рецесивною ознакою (aa). Що стосується самозапилення рослин, вирощених із насіння AA, то вони завжди дають насіння AA з домінантною ознакою. Таким чином, всі спостереження пояснюються.

Мендель також розглянув наступні покоління. Починаючи з n гібридних насінин Aa і припускаючи для простоти, що кожна рослина дає самозапиленням лише чотири нових насінин, він обчислив, що середня кількість насіння $(AA)_n$, $(Aa)_n$ і $(aa)_n$ в поколінні n буде дана таблицею 8.2, де для наочності результати були розділені на N.

Таблиця 8.2: Наступні покоління.

n	0	1	2	3	4	5
$(AA)_n$	0	1	6	28	120	496
$(Aa)_n$	1	2	4	8	16	32
$(aa)_n$	0	1	6	28	120	496
Всього	1	4	16	64	256	1 024

Ці числа просто виходять з формул

$$(AA)_{n+1} = (Aa)_n + 4\,(AA)_n\ , \tag{8.1}$$

$$(Aa)_{n+1} = 2\,(Aa)_n\ , \tag{8.2}$$

$$(aa)_{n+1} = (Aa)_n + 4\,(aa)_n\ , \tag{8.3}$$

які показують, що AA дає після самозапилення чотири насінини AA, що aa дає чотири насінини aa і що Aa дає в середньому одну насінину AA, дві насінини Aa і одну насінину aa. Мендель також зауважив, що

$$(AA)_n = (aa)_n = 2^{n-1}(2^n - 1), \quad (Aa)_n = 2^n.$$

Дійсно, це випливає з рівняння (8.2) і з початкової умови $(Aa)_0 = 1$, що $(Aa)_n = 2^n$. Замінивши це в рівнянні (8.1), ми отримаємо, що $(AA)_{n+1} = 4\,(AA)_n + 2^n$. Легко зрозуміти, що $(AA)_n = c\,2^n$ є особливим розв'язком, коли $c = -1/2$. Загальним розв'язком рівняння «гомогенності» $(AA)_{n+1} = 4\,(AA)_n$ є $(AA)_n = C\,4^n$. Нарешті, додаючи ці два розв'язки, ми бачимо, що $(AA)_n = C\,4^n - 2^{n-1}$ задовольняє початковій умові $(AA)_0 = 0$, якщо $C = 1/2$. Стосовно послідовності $(aa)_n$, то вона задовольняє тому самому рекурентному співвідношенню і тій самій початковій умові, що й $(AA)_n$. Таким чином, $(aa)_n = (AA)_n$.

На закінчення, частка гібридів Aa в загальній популяції, яка становить $2^n/4^n = 1/2^n$, в кожному поколінні ділиться на два шляхом самозапилення.

Роботи Менделя залишалися абсолютно невідомими протягом його життя. Кілька років по тому Мендель також пробував подібні експерименти з іншими видами рослин, опублікував кілька статей із метеорології та досліджував спадковість бджіл. Ставши абатом в 1868 р., він більшу частину часу займався вирішенням адміністративних проблем. Він помер у 1884 р.

Лише в 1900 р. робота Менделя була нарешті відкрита заново незалежно і майже одночасно Гуго де Фрізом в Амстердамі, Карлом Корренсом у Тюбінгені й Еріхом фон Чермаком у Відні. Це поклало початок новій ері в тому, що ми зараз називаємо генетикою.

Додаткове читання

1. Bateson, W.: *Mendel's Principles of Heredity* (1913). archive.org
2. Mendel, J.G.: Versuche über Pflanzenhybriden (1866). www.esp.org
3. Fisher, R.A.: Has Mendel's work been rediscovered? *Ann. Sci.* 1, 115–137 (1936). library.adelaide.edu.au

Розділ 9

Гальтон, Ватсон і проблема вимирання (1873)

У 1873 р. британський статистик Гальтон і його співвітчизник математик Ватсон розглянули проблему зникнення прізвищ, не знаючи роботи Б'янеме. Ватсон зауважив, що твірна функція, пов'язана з імовірнісним розподілом числа чоловіків у кожному поколінні, може обчислюватися рекурсивно. Але він неправильно проаналізував імовірність зникнення.

Френсіс Гальтон (Galton) народився в 1822 р., в тому самому році, що і Мендель, неподалік від Бірмінгема в Англії. Він був молодшим із семи дітей. Його батько був багатим банкіром. Через свою матір він був двоюрідним братом Чарльза Дарвіна. Гальтон почав вивчати медицину в 1838 р., спочатку в лікарні в Бірмінгемі, а потім у Лондоні. Влітку 1840 р. він здійснив свою першу тривалу подорож Європою до Стамбула. Потім протягом чотирьох років він навчався в Трініті-коледжі Кембриджського університету. Але його батько помер у 1844 р., залишивши чималі статки. Гальтон відмовився від ідеї стати лікарем. Він подорожував до Єгипту, Судану та Сирії. Протягом наступних кількох років він вів дозвільний спосіб життя, проводячи час на полюванні, подорожуючи на повітряних кулях і човнах або намагаючись удосконалити електричний телеграф. У 1850 р. він організував дослідницьку експедицію в Південно-Західну Африку (нині Намібія). Після повернення до Англії в 1852 р. він був обраний до Королівського географічного товариства. Там він міг стежити за новинами експедицій до Східної Африки в пошуках витоку Нілу. Він оселився в Лондоні та написав путівник для мандрівників, який став бестселером. У 1856 р. він був обраний до Лондонського королівського товариства. Потім він зацікавився метеорологією та винайшов слово «антициклон». Після публікації в 1859 р. його двоюрідним братом Дарвіном книги «Походження видів», Гальтон звернувся до вивчення спадковості. Він опублікував роботу «Спадковий геній» в 1869 р., в якій стверджував, що інтелектуальні здібності можуть передаватися у спадок.

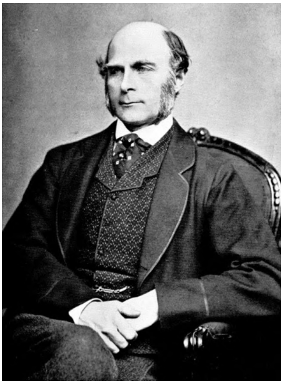
 

Рис. 9.1: Гальтон (ліворуч) і Ватсон (праворуч)

У 1873 р. швейцарський ботанік Альфонс Декандоль опублікував книгу під назвою «Історія науки та вчених в останні два століття», в якій містилося також есе «Вплив спадковості, мінливості та відбору на розвиток людського виду та на ймовірне майбутнє цього виду». Там він зробив такі зауваження:

> «Серед точної інформації та дуже розсудливих думок пана Бенуастона де Шатонефа, Гальтона й інших статистиків я не побачив того важливого зауваження, яке вони повинні були зробити щодо неминучого зникнення прізвищ. Звичайно, кожне прізвище має зникнути [...] Математик міг би обчислити, як відбудеться зменшення прізвищ або титулів, знаючи про ймовірність народження дітей жіночої або чоловічої статі та про ймовірність того, що у будь-якої даної пари не буде дітей.»

Це та сама проблема, яку Б'янеме вивчав у 1845 р. Але Декандоль, який не знав про роботу Б'янеме, вважав, що всі сім'ї приречені на вимирання. Гальтон помітив вищезгаданий параграф у книзі Декандоля. Оскільки він також не знав про роботу Б'янеме, Гальтон поставив її як відкриту проблему для читачів «*Educational Times*»:

> «Проблема 4 001: велика нація, в якій ми зосередимо увагу лише на дорослих чоловіках, у кількості N, кожен із яких носить окреме прізвище, населяє округ. Їхній закон

> населення такий, що в кожному поколінні a_0 % дорослих чоловіків не мають дітей чоловічої статі, які досягають дорослого життя; a_1 мають одну таку дитину чоловічої статі; a_2 мають двох; і так далі до a_5, які мають п'ять.
>
> Знайти: 1) яка частка прізвищ зникне через r поколінь; та 2) скільки буде випадків, коли носіями прізвища буде m осіб.»

Зауважте, що друга частина проблеми не була розв'язана Б'янеме. Гальтон не отримав задовільної відповіді від читачів журналу і, вочевидь, не зміг знайти розв'язок проблеми самостійно. Тому він попросив свого друга, математика Генрі Вільяма Ватсона, спробувати розв'язати її.

Ватсон (Watson) народився в Лондоні в 1827 р. Його батько був офіцером британського флоту. Спочатку він навчався в Королівському коледжі в Лондоні, а потім звернувся до математики в Трініті-коледжі Кембриджського університету, з 1846 до 1850 року, лише за кілька років після Гальтона. Він став послідовно: студентом Трініті-коледжу, помічником магістра в школі Лондонського Сіті, лектором із математики в Королівському коледжі і професором математики в школі Герроу між 1857 та 1865 роками. Любитель альпінізму, він брав участь в експедиції, яка досягла вершини Монте-Роза в Швейцарії в 1855 р. У 1856 р. він був висвячений в сан диякона, а два роки по тому - в сан англіканського священика. З 1865 р. до виходу на пенсію він був парафіяльним священиком Берксвелла і Бартона біля Ковентрі, - посада, яка залишала достатньо часу для досліджень.

Гальтон і Ватсон разом написали статтю під назвою «Про ймовірність зникнення сімей», яка була опублікована в 1875 р. в журналі Королівського антропологічного інституту. Гальтон представив проблему, а Ватсон пояснив свої обчислення і висновки, яких він дійшов. Вони припустили, що чоловіки мають максимум q синів, p_k - це ймовірність мати k синів ($k = 0, 1, 2, \ldots, q$). Іншими словами, $p_k = a_k/100$, якщо ми використовуємо позначення Гальтона. Так

$$p_0 + p_1 + \cdots + p_q = 1.$$

Розглянемо ситуацію, коли покоління 0 складається з однієї людини. Покоління 1 складається з s чоловіків з імовірністю p_s. Використовуючи добре відомий свого часу трюк, який задовго до Ватсона був представлений Абрахамом де Муавром, Ватсон розглядав твірну функцію

$$f(x) = p_0 + p_1\, x + p_2\, x^2 + \cdots + p_q\, x^q, \tag{9.1}$$

пов'язану з ймовірностями $p_0,\ldots,p_q$. Аналогічно, нехай $f_n(x)$ буде поліномом, для якого коефіцієнтом при x^s є ймовірність наявності s чоловіків у поколінні n, починаючи з однієї людини в поколінні 0. Тоді

$$f_1(x) = f(x).$$

Ватсон зауважив, що

$$f_n(x) = f_{n-1}(f(x))\,, \tag{9.2}$$

формула, яка дає змогу обчислити $f_n(x)$ рекурсивно.

Дійсно, покладемо

$$f_n(x) = p_{0,n} + p_{1,n}\, x + p_{2,n}\, x^2 + \cdots + p_{q^n,n}\, x^{(q^n)}.$$

Зверніть увагу, що в поколінні n є максимум q^n чоловіків. Якщо в поколінні $n-1$ є s чоловіків, пронумерованих від 1 до s, позначимо $t_1, \ldots, t_s$ кількість їхнього чоловічого потомства. У такому випадку в поколінні n буде t чоловіків із імовірністю, що дорівнює

$$\sum_{t_1+\cdots+t_s=t} p_{t_1} \times \cdots \times p_{t_s}\ .$$

Коли $s = 0$, слід розуміти, що ця ймовірність дорівнює 1, якщо $t = 0$, та 0, якщо $t \geqslant 1$. Тому

$$p_{t,n} = \sum_{s\geqslant 0} p_{s,n-1} \times \sum_{t_1+\cdots+t_s=t} p_{t_1} \times \cdots \times p_{t_s}\ .$$

З цього випливає, що

$$\begin{aligned} f_n(x) &= \sum_{t\geqslant 0} p_{t,n}\, x^t \\ &= \sum_{s\geqslant 0} p_{s,n-1} \sum_{t\geqslant 0} \sum_{t_1+\cdots+t_s=t} (p_{t_1}\, x^{t_1}) \times \cdots \times (p_{t_s}\, x^{t_s}), \end{aligned}$$

$$f_n(x) = \sum_{s\geqslant 0} p_{s,n-1}\left[p_0\,x^0 + p_1\,x^1 + p_2\,x^2 + \cdots\right]^s$$
$$= \sum_{s\geqslant 0} p_{s,n-1}[f(x)]^s = f_{n-1}(f(x))\ .$$

Зокрема, ймовірність x_n вимирання прізвища в межах n поколінь дорівнює $p_{0,n}$, що рівнозначно $f_n(0)$. Для першого прикладу Ватсон узяв

$$f(x) = (1 + x + x^2)/3,$$

тобто $q = 3$ і $p_0 = p_1 = p_2 = 1/3$. Він обчислив поліноми $f_n(x)$ для $n = 1, \ldots, 4$ за допомогою рівняння (9.2). Він отримав, наприклад,

$$f_2(x) = \frac{1}{3}\left[1 + \frac{1 + x + x^2}{3} + \left(\frac{1 + x + x^2}{3}\right)^2\right]$$
$$= \frac{13 + 5x + 6x^2 + 2x^3 + x^4}{27}$$

та $f_2(0) = 13/27 \approx 0{,}481$. Обчислення $f_n(x)$ для $n \geqslant 3$ стає дуже виснажливим, настільки виснажливим, що Ватсон зробив помилку вже для $n = 4$. Оскільки $x_5 = f_5(0) = f_4(f(0))$ може бути отримане без обчислення $f_5(x)$, він отримав такий список імовірностей зникнення $x_n = f_n(0)$:

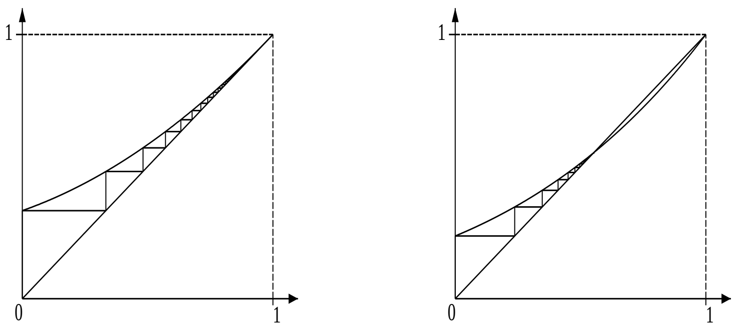
$$x_1 \approx 0{,}333\,, \quad x_2 \approx 0{,}481\,, \quad x_3 \approx 0{,}571\,, \quad x_4 \approx 0{,}641\,, \quad x_5 \approx 0{,}675\,.$$

Коректні значення $x_4 \approx 0{,}632$ і $x_5 \approx 0{,}677$, що можна перевірити за простою формулою $x_n = f(x_{n-1})$, отриманою Б'янеме. Як ми побачимо в розділі 17, останню формулу також можна вивести з рівняння (9.2).

Ватсон зауважив, що у кожного чоловіка в середньому

$$\mathscr{R}_0 = p_1 + 2\,p_2 + \cdots + q\,p_q$$

синів і що $\mathscr{R}_0 = 1$ в його першому прикладі. Таким чином, можна було подумати, що якщо вихідна кількість членів сім'ї чоловічої статі буде досить великою, то розмір сім'ї залишиться приблизно постійним. Тим не менш, Ватсон стверджував, що ймовірність вимирання x_n збігається до 1, коли $n \to +\infty$, хоча і досить повільно. Іншими словами, прізвище досягне зникнення, як і передбачав Декандоль. Рисунок 9.2a, який не ввійшов до оригінальної статті, та



(a) (b)

Рис. 9.2: Графік функцій $y = f(x)$ та $y = x$. Ймовірність зникнення $x_n = f(x_{n-1})$ в межах n - це висота n-го «кроку сходів». (a): $f(x) = (1 + x + x^2)/3$. (b): $f(x) = (3 + x)^5/4^5$.

результати Б'янеме підтверджують, що цей висновок для першого прикладу вірний.

Як другий приклад, Ватсон розглянув біноміальний розподіл імовірностей

$$p_k = \binom{q}{k} \frac{a^{q-k}\, b^k}{(a+b)^q} \ , \tag{9.3}$$

для якого твірна функція (9.1) дорівнює

$$f(x) = (a + bx)^q/(a + b)^q.$$

Він обчислив $f_2(x)$ та $x_2 = f_2(0)$. У цей момент він зрозумів, що $x_2 = f(x_1)$, і що $x_n = f(x_{n-1})$ для всіх n. Але він думав, що ця формула вірна лише для окремого біноміального випадку (9.3). Застосувавши її до випадку де $q = 5$, $a = 3$ і $b = 1$, він отримав

$$x_1 \approx 0{,}237, \quad x_2 \approx 0{,}347, \quad x_3 \approx 0{,}410, \quad \ldots$$

$$x_9 \approx 0{,}527, \quad x_{10} \approx 0{,}533, \quad \ldots$$

Ватсон зрозумів, що послідовність x_n повинна збігатися до границі x_∞ при $n \to +\infty$, яка задовольняє умові

$$x_\infty = f(x_\infty) = (a + bx_\infty)^q/(a + b).$$

Він зауважив, що $x = 1$ є розв'язком цього рівняння, але не зрозумів, що можуть бути й інші розв'язки, коли $\mathscr{R}_0 > 1$. Тому він помилково зробив висновок, введений в оману Декандолем, що в кожному випадку відбувається вимирання ($x_\infty = 1$), в тому числі й у щойно розглянутому числовому прикладі. Рисунок 9.2b показує, що це не так!

Ватсон звернув увагу, що середнє число синів у цьому чисельному прикладі було більше 1 (можна показати, що $\mathscr{R}_0 = qb/(a+b) = 5/4$), тобто населення має тенденцію до експоненціального зростання. Але це не допомогло йому виявити його помилку. Він навіть припустив, що зникнення прізвища є безсумнівним для будь-якого розподілу ймовірностей (p_k), тобто не лише для біноміального випадку. До цієї проблеми ми повернемося в розділах 17 та 18.

Гальтон продовжив своє статистичне дослідження сімей книгою під назвою «Англійські люди науки, їхня природа та виховання», в якій увага була зосереджена на генеалогії членів Лондонського королівського товариства. Він також зацікавився антропометрією-вимірами людського тіла. Він скористався міжнародною виставкою в 1884 р. в Лондоні для збору даних про велику кількість людей. Його результати були опубліковані в 1889 р. в книзі під назвою «Природна спадковість», у додатку до якої була відтворена стаття, написана у співпраці з Ватсоном. У цій книзі також були введені деякі нові статистичні терміни, такі як «перцентиль» і «квартиль», а також слово «євгеніка», тобто поліпшення людського виду з погляду спадкових ознак. Після 1888 р. Гальтон розробив методику розпізнавання відбитків пальців, яка за кілька років була використана британською поліцією. Він також продовжував вивчати роль спадковості (природа) та середовища (виховання) у фізичних та інтелектуальних характеристиках близнюків, у розмірах гороху, вирощеного протягом декількох поколінь, або в кольорі мишей, вирощених у лабораторії. Це привело його до поняття «коефіцієнта кореляції» між двома змінними. У 1904 р. при Університетському коледжі в Лондоні була заснована лабораторія Гальтона. Гальтон був посвячений у лицарі в 1909 р. і помер у 1911 р.

Ватсон опублікував кілька книг, зокрема трактат із кінетичної теорії газів у 1876 р. і трактат із математичної теорії електрики та магнетизму в двох томах (1885 та 1889 рр.). Він був обраний до королівського товариства в 1881 р. й помер у Брайтоні в 1903 р.

У 1924 р., у другому томі біографії Гальтона, Карл Пірсон коротко виклав основні моменти статті про зникнення прізвищ, не помітивши помилки. Зрештою, ця помилка була помічена в 1930 р. (див. розділ 18).

Додаткове читання

1. De Candolle, A.: *Histoire des sciences et des savants depuis deux siècles.* Georg, Genève (1873). archive.org
2. Galton, F.: *Natural Inheritance.* Macmillan, London (1889). galton.org
3. Galton, F.: *Memories of my Life.* Methuen & Co., London (1908). galton.org
4. Kendall, D.G.: Branching processes since 1873. *J. Lond. Math. Soc.* 41, 385–406 (1966)
5. Pearson, K.: *The Life, Letters and Labours of Francis Galton*, vol. 1/2. Cambridge University Press (1914/1924). galton.org
6. S.H.B.: Henry William Watson, 1827-1903. *Proc. R. Soc. Lond.* 75, 266–269 (1905). gallica.bnf.fr
7. Watson, H.W., Galton, F.: On the probability of the extinction of families. *J. Anthropol. Inst.* 4, 138–144 (1875). galton.org

Розділ 10

Лотка і теорія стабільного населення (1907)

У 1907 р. американський хімік Альфред Лотка почав вивчати зв'язок між народжуваністю, віковою смертністю і темпом зростання чисельності населення в моделі з неперервним часом. У 1911 р. він опублікував ще одну статтю на ту саму тему спільно з Ф. Р. Шарпом, у якій також розглядалися вікові коефіцієнти народжуваності. Неявне рівняння, що дає темпи зростання населення, часто називають «рівнянням Лотки».

Альфред Джеймс Лотка (Lotka) народився від американських батьків у 1880 році в Лемберзі, який входив до складу Австро-Угорської імперії (нині Львів в Україні). Спочатку він навчався у Франції та Німеччині, а в 1901 р. отримав ступінь бакалавра фізики та хімії в Бірмінгемському університеті в Англії. Потім він провів один рік у Лейпцигу, де роль термодинаміки в хімії та біології підкреслив Вільгельм Оствальд, Нобелівський лауреат із хімії в 1909 р. Лотка оселився в Нью-Йорку в 1902 р. і почав працювати на Генеральну хімічну компанію.

Рис. 10.1:
Лотка (1880–1949)

У 1907 і 1911[1] роках Лотка взявся за вивчення динаміки віково-структурованих популяцій, не знаючи про роботу Ейлера з цієї са-

[1]Друга стаття була написана у співпраці з Ф. Р. Шарпом, математиком із Корнелльського університету.

мої теми (див. розділ 3). На відміну від Ейлера, він припускав, що час і вік є неперервними змінними. Нехай $b(t)$ - інтенсивність народжень хлопчиків (число народжень хлопчиків за одиницю часу) в момент часу t, $p(x)$ - ймовірність бути ще живим у віці x (функція дожиття) і $h(x)$ - народжуваність у віці x: $h(x)\,dx$ - ймовірність для чоловіка мати одного новонародженого сина у віці від x до $x + dx$, якщо dx нескінченно малий. Тоді

$$\int_0^{+\infty} p(x)\,dx$$

це очікувана тривалість життя при народженні. Крім того, $B(t - x)\,p(x)\,dx$ - це кількість чоловіків, що народилися між часом $t - x$ і $t - x + dx$, які ще живі в час t. У цих чоловіків є $B(t-x)\,p(x)\,h(x)\,dx$ синів за одиницю часу в момент часу t. Таким чином, інтенсивність народження хлопчиків у час t дорівнює

$$B(t) = \int_0^{+\infty} B(t - x)\,p(x)\,h(x)\,dx.$$

Шукаючи експоненціальний розв'язок для цього інтегрального рівняння у формі $B(t) = b\,e^{r\,t}$, Лотка отримав діленням обох сторін на $B(t)$ рівняння

$$1 = \int_0^{+\infty} e^{-r\,x}\,p(x)\,h(x)\,dx\,, \tag{10.1}$$

яке демографи тепер називають «рівнянням Лотки»[2]. Ейлер отримав аналогічне неявне рівняння (3.1) для швидкості зростання, коли час і вік є дискретними змінними. Права частина (10.1) - це монотонна функція r, яка прямує до $+\infty$ при $r \to -\infty$ та до 0 при $r \to +\infty$. Таким чином, існує єдиний розв'язок рівняння (10.1) r, позначимо його r^*. Крім того, $r^* > 0$ тоді й лише тоді, коли

$$\mathscr{R}_0 = \int_0^{+\infty} p(x)\,h(x)\,dx > 1\ . \tag{10.2}$$

Параметр $\mathscr{R}_0$ (позначення було введене Дабліном і Лоткою в 1925 р.) - це очікувана кількість синів, яка народиться в одного чоловіка протягом усього його життя.

[2] До цього самого рівняння Р. А. Фішер дійшов самостійно в 1927 р. і пізніше інтерпретував корінь r^* як міру «дарвінівської пристосованості» в теорії еволюції шляхом природного добору.

Лотка припустив[3], що, незалежно від початкової вікової структури населення, інтенсивність народжень хлопчиків така, що $B(t) \sim b\, e^{r^* t}$ при $t \to +\infty$, де b є константою. Загальна чисельність населення дається співвідношенням

$$P(t) = \int_0^{+\infty} B(t-x)\, p(x)\, dx\,.$$

З цього випливає, що $P(t)$ також збільшується або зменшується як $e^{r^* t}$, при $t \to +\infty$, тобто асипмтотично темп зростання чисельності населення дорівнює r^*. Більш того, вікова структура населення, виражена як $B(t-x)\, p(x)/P(t)$, прямує до

$$\frac{e^{-r^* x}\, p(x)}{\int_0^{+\infty} e^{-r^* y}\, p(y)\, dy}\,.$$

Це те, що Лотка назвав «стабільним населенням»: вікова піраміда зберігає ту саму форму в часі, але загальна чисельність населення збільшується або зменшується в геометричній прогресії. Таким чином, висновок такий самий, як і в моделі дискретного часу Ейлера. Але дослідження Лотки враховує вікову залежність народжуваності. Тому вона в певному сенсі є більш загальною, ніж у Ейлера.

Лотка продовжував працювати над цією темою протягом усього свого життя. У 1908-1909 роках він відновив навчання в Корнельському університеті щоб отримати ступінь магістра. Він працював у Національному бюро стандартів з 1909 до 1911 року та редактором журналу «*Scientific American Supplement*» з 1911 до 1914 року. В 1912 р. він отримав докторський ступінь в університеті Бірмінгема за сукупність статей, які він опублікував із 1907 р. про динаміку населення і демографію. Під час Першої світової війни він знову працював на Генеральну хімічну компанію над проблемою отримання азоту з атмосфери. У 1920 р. одна з його статей про біологічні коливання (див. розділ 13) справила глибоке враження на Реймонда Пірла, професора біометрії Університету Джонса Хопкінса, який саме «відкрив» логістичне рівняння (див. розділ 6). Сподіваючись знайти роботу в Інституті медичних досліджень Рокфеллера в Нью-Йорку, Лотка працював над математичними моделями, розробленими Россом щодо малярії (див. розділ 12). Нарешті, він отримав

[3]Це було строго доведено в 1941 р. Вільямом Феллером, який у той час був професором математики в Браунівському університеті в США. Ймовірнісний підхід був розроблений в 1968 р. Крампом, Модом і Джейгерсом.

дворічну стипендію від Університету Джонса Хопкінса, що дало йому змогу написати книгу під назвою «Елементи фізичної біології», опубліковану в 1925 р. Потім він став керівником дослідницького відділу компанії зі страхування життя Метрополітан у Нью-Йорку. Він зосередився на математичному аналізі демографічних питань і опублікував кілька книг у співпраці з колегою, фахівцем зі статистики та віце-президентом компанії Луї Ісраелем Дабліном: «Грошова вартість людини» (1930), «Тривалість життя» (1936) і «Двадцять п'ять років прогресу в галузі охорони здоров'я» (1937). Його було обрано президентом Асоціації населення Америки в 1938-1939 рр. Одна з безлічі його статистичних моделей, «Закон Лотки» (що сходить до 1926 р.) стверджує, що число авторів, які написали n статей в даній науковій області, зменшується приблизно як $1/n^2$ зі збільшенням n.

Лотка також опублікував книгу французькою мовою під назвою «Аналітична теорія біологічних асоціацій». Перша частина, більш філософська, з'явилася в 1934 р. Друга, більш технічна, частина, опублікована в 1939 р., узагальнила всі його дослідження в галузі демографії людини, починаючи з 1907 р. У своїй книзі Лотка також представив свій внесок у проблему зникнення прізвищ. Після публікації в 1930 р. першої статті Штеффенсена на цю тему (див. розділ 18), він застосував теорію до даних, що містяться в переписі білого населення США 1920 р. Він зауважив, що емпіричний розподіл $(p_k)_{k\geqslant 0}$ числа синів добре апроксимується спадним геометричним законом для всіх $k \geqslant 1$:

$$p_0 = a, \quad p_k = b\, c^{k-1}\ (k \geqslant 1),$$

із $a = 0{,}4825$, $b = 0{,}2126$ і $c = 1 - b/(1-a)$. Таким чином, $\sum_{k\geqslant 0} p_k = 1$. Пов'язана з цим твірна функція має вигляд

$$f(x) = a + b \sum_{k=1}^{+\infty} c^{k-1}\, x^k = a + \frac{b\, x}{1 - c\, x}.$$

Два розв'язки рівняння $x = f(x)$ це $x = 1$ та $x = a/c$. Ймовірність зникнення x_∞ є найменшим із цих двох розв'язків (див. розділ 7). При чисельних значеннях для США, він знайшов $x_\infty \approx 0{,}819$, тоді як середня кількість синів склала $\mathscr{R}_0 = f'(1) = (1-a)^2/b \approx 1{,}260$. Незважаючи на те, що середнє число дітей (включаючи синів і дочок) близько до 2,5, ймовірність зникнення прізвища вище 80 %.

Лотка був обраний президентом Американської статистичної асоціації в 1942 р. Він пішов на пенсію в 1947 р. та помер у 1949 р. в Нью-Джерсі. У 1956 р. вийшло нове видання його книги 1925 р. під дещо іншою назвою «Елементи математичної біології».

Додаткове читання

1. Crump, K.S., Mode, C.J.: A general age-dependent branching process. *J. Math. Anal. Appl.* 24, 494–508 (1968)
2. Dublin, L.I., Lotka, A.J.: On the true rate of natural increase. *J. Amer. Stat. Assoc.* 20, 305–339 (1925)
3. Feller, W.: On the integral equation of renewal theory. *Ann. Math. Stat.* 12, 243–267 (1941). projecteuclid.org
4. Fisher, R.A.: The actuarial treatment of official birth records. *Eugen. Rev.* 19, 103–108 (1927). digital.library.adelaide.edu.au
5. Gridgeman, N.T.: Lotka, Afred James. In Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 8, 512. Scribner, New York (1981)
6. Lotka, A.J.: Relation between birth rates and death rates. *Science* 26, 21–22 (1907) → Smith & Keyfitz (1977).
7. Lotka, A.J.: *Théorie analytique des associations biologiques*, 2^{e} partie. Hermann, Paris (1939) gallica.bnf.fr
8. Sharpe, F.R., Lotka, A.J.: A problem in age-distribution. *Philos. Mag. Ser.* 6, 21, 435–438 (1911) → Smith & Keyfitz (1977).
9. Smith, D.P., Keyfitz, N.: *Mathematical Demography.* Springer (1977)
10. Tanner, A.: *Von Molekülen, Parasiten und Menschen – A. J. Lotka und die Mathematisierung des Lebens.* ETH Zürich (2014) doi:10.3929/ethz-a-010209129

Розділ 11

Закон Гарді-Вайнберга (1908)

У 1908 р. британський математик Гарді та німецький лікар Вайнберг незалежно виявили, що в нескінченно великій популяції, яка розмножується випадковим чином за законами Менделя, частоти генотипів, отриманих з двох алелів, залишаються постійними протягом поколінь. Їхня математична модель була однією з відправних точок для популяційної генетики.

Ґодфрі Гарольд Гарді (Hardy) народився в 1877 р. в Сурреї в Англії. Його батьки були вчителями. Він вивчав математику в Трініті-коледжі в Кембриджському університеті з 1896 р., став науковим співробітником свого коледжу в 1900 р. і викладачем математики в 1906 р. Після першої книги «Інтегрування функцій однієї змінної» (1905 р.), він опублікував у 1908 р. «Курс чистої математики», який був багато разів перевиданий і перекладений багатьма іноземними мовами.

Рис. 11.1:
Гарді (1877–1947)

У той час повторне відкриття праць Менделя викликало певні сумніви. Деякі біологи цікавилися, чому домінантні особини не з'являлися частіше з покоління в покоління. Реджинальд Паннетт, який написав в 1905 р. книгу під назвою «Менделізм», поставив це питання Гарді, з яким він грав у крикет в Кембриджі. Гарді навів свій розв'язок у статті «Менделеві пропорції в змішаному населенні», яка була опублікована в 1908 р. Щоб спростити аналіз, він розглянув велику популяцію, в якій вибір сексуального партнера буде випадковим. Більше того, він обмежив свою увагу лише двома факторами (або «алелями») A і a, A є домінантним і a рецесивним. Для покоління n нехай p_n буде частотою «генотипу» AA, $2\,q_n$ - частотою Aa і r_n - частотою aa. Звісно, $p_n + 2\,q_n + r_n = 1$. Гарді також припустив, що жоден із цих генотипів не призводить до надмірної смертності або зниження фертильності в порівнянні з двома іншими генотипами. Частоти в поколінні $n+1$ можна легко обчислити, помітивши, що один випадково обраний індивідуум у поколінні n передає алель A з імовірністю $p_n + q_n$: або генотип дорівнює AA й алель A передається з імовірністю 1, або генотип дорівнює Aa й алель A передається з імовірністю 50 %. Аналогічно, алель a передається з імовірністю $q_n + r_n$. Таким чином, можна побудувати таблицю 11.1 так само, як і таблицю 8.1.

Таблиця 11.1: Обчислення частот генотипів у поколінні $n+1$ в залежності від частот алелів батьків (рядки для матері, стовпчики для батька).

Аллель Частота	A $p_n + q_n$	a $q_n + r_n$
A $p_n + q_n$	AA $(p_n + q_n)^2$	Aa $(p_n + q_n)(q_n + r_n)$
a $q_n + r_n$	Aa $(p_n + q_n)(q_n + r_n)$	aa $(q_n + r_n)^2$

Частоти генотипів AA, Aa і aa в поколінні $n + 1$ становлять, відповідно, p_{n+1}, $2q_{n+1}$ і r_{n+1}. Отже, Гарді знайшов, що

$$p_{n+1} = (p_n + q_n)^2 \tag{11.1}$$

$$2q_{n+1} = 2(p_n + q_n)(q_n + r_n) \tag{11.2}$$

$$r_{n+1} = (q_n + r_n)^2\,. \tag{11.3}$$

Потім він досліджував, за яких умов частоти генотипів можуть залишатися постійними через покоління, дорівнюючи p, $2q$ і r. Оскільки за визначенням $p + 2q + r = 1$, то ми бачимо, що всі рівняння (11.1)-(11.3) дають ту саму умову $q^2 = p\,r$.

> Наприклад, перше рівняння дає $p = (p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$, що еквівалентно $p(1 - p - 2q) = q^2$ та, нарешті, $p\,r = q^2$.

Починаючи з довільних початкових умов $(p_0, 2q_0, r_0)$ з $p_0 + 2q_0 + r_0 = 1$, Гарді зауважив, що ${q_1}^2 = (p_0 + q_0)^2(q_0 + r_0)^2 = p_1\,r_1$. Тому стан $(p_1, 2q_1, r_1)$ вже є рівновагою. Тому $(p_n, 2q_n, r_n)$ залишається тотожним $(p_1, 2q_1, r_1)$ для всіх $n \geqslant 1$. Якщо для частоти алеля A в поколінні 0 встановити $x = p_0 + q_0$, то $1 - x = q_0 + r_0$ - це частота алеля a. Використовуючи систему (11.1)–(11.3) ще раз отримуємо

$$p_n = x^2, \quad 2\,q_n = 2\,x\,(1-x), \quad r_n = (1-x)^2$$

для всіх $n \geqslant 1$ (рис. 11.2).

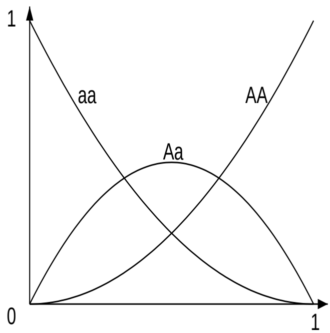


Рис. 11.2: Графіки функцій x^2, $2\,x\,(1-x)$ і $(1-x)^2$, що відповідають рівноважним частотам генотипів AA, Aa й aa.

На закінчення, наведені вище гіпотези призводять до закону, згідно з яким частоти генотипів AA, Aa й aa залишаються незмінними протягом поколінь. Теорія Менделя не призводить до поступового збільшення частоти домінантної ознаки, як вважалося спочатку.

Кілька років по тому Фішер покаже на важливий наслідок цього закону: у першому наближенні (тобто за припущення, що гіпотези моделі реалістичні) популяція зберігає постійну генетичну дисперсію. Це спостереження вирішує одну з проблем, піднятих дарвінівською теорією еволюції шляхом природного добору. Дійсно, Дарвін, як і його сучасники, вважав, що в кожному поколінні фізіологічні характеристики дітей є своєрідними усередненими характеристиками двох батьків, кожен із яких робить свій внесок. Пізніше ця ідея була ретельно вивчена за допомогою статистичних даних Френсіса Галтьона та його наступника в лабораторії біометрії Карла Пірсона. Якби це було так, то дисперсія цих характеристик у популяції повинна була б ділитися на два в кожному поколінні, і незабаром була б настільки однорідна, що природний добір, що мав пояснити еволюцію, був би неможливий. Проте, для того, щоб цей механізм усереднення був відкинутий, знадобилося ще кілька років, оскільки біологи, які захищали погляди Дарвіна, не бажали визнавати, що закони Менделя неминучі для розуміння еволюції.

Після цієї роботи в 1908 р. Гарді повернувся до чистої математики. У своїй автобіографії («Апологія математика») він навіть із гордістю стверджував, що уникав відкриттів, які мають практичне значення. У 1910 р. він був обраний до Лондонського королівського товариства. У 1913 р. він виявив індійського вундеркінда Рамануджана та запросив його працювати в Кембриджі. Після Першої світової війни він став професором Оксфордського університету та продовжив плідну співпрацю зі своїм співвітчизником Літтлвудом. У 1931-1942 рр. він знову став професором у Кембриджі. Він опублікував багато книг, часто у співпраці: «Порядки нескінченності» (1910), «Загальна теорія рядів Діріхле» з Марселем Рісом (1915), «Нерівності» з Літтлвудом і Поя (1934), «Вступ до теорії чисел» з Е. М. Райтом (1938), «Рамануджан» (1940), «Ряд Фур'є» з Рогосинським (1944) і «Розбіжні ряди». (1949). Гарді помер у Кембриджі в 1947 р.

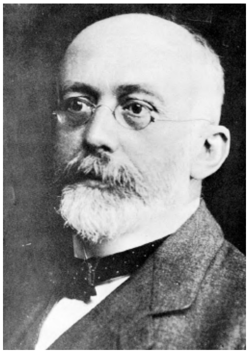


Рис. 11.3:
Вайнберг (1862–1937)

Кілька десятиліть по тому було виявлено, що закон Гарді про частоту генів був також відкритий у тому самому 1908 р. німецьким лікарем Вільгельмом Вайнбергом. Вайнберг (Weinberg) народився в Штутгарті в 1862 р. Після навчання в Тюбінгені і Мюнхені до отримання докторського ступеня з медицини він пропрацював кілька років в лікарнях Берліна, Відня і Франкфурта. У 1889 р. він оселився в Штутгарті як терапевт і акушер. Незважаючи на те, що він був дуже зайнятий своєю роботою, він знайшов час, щоб написати багато статей в німецьких наукових журналах. У 1901 р. він вивчав зі статистичної точки зору частоту появи близнюків однієї статі. Стаття 1908 р., в якій він пояснював той самий закон, який знайшов Гарді, була опублікована в місцевому науковому журналі та не була помічена. Але на відміну від Гарді, він продовжив це дослідження в наступні роки, відкривши, наприклад, узагальнення, в якому є більше двох алелей. Він також зробив свій внесок у галузь медичної статистики. Вайнберг помер у 1937 р. Після відкриття заново його статті 1908 року генетики назвали закон стабільності частот генотипу «законом Гарді-Вайнберга».

У наш час цей закон часто використовується таким чином. Якщо рідкісний рецесивний алель a не впливає на виживання або фертильність, і якщо ми знаємо частоту x^2 генотипу aa, тому що aa виробляє певний фенотип, то ми можемо обчислити x і оцінити частоту $2x(1-x) \approx 2x$ генотипу Aa. Як приклад, якщо частота aa становить $1/20\,000$, то ми отримаємо $x \approx 1/140$. Так що $2x \approx 1/70$ - це частота генотипу Aa. Рецесивний алель a, який може здатися дуже рідкісним при огляді фенотипів, насправді не такий уже й рідкісний.

Додаткове читання

1. Hardy, G.H.: Mendelian proportions in a mixed population. *Science* 28, 49–50 (1908). esp.org
2. Hardy, G.H.: *A Mathematician's Apology.* Cambridge (1940). archive.org
3. Punnett, R.C.: *Mendelism*, 2nd edn. Cambridge (1907). archive.org
4. Stern, C.: The Hardy–Weinberg law. *Science* 97, 137–138 (1943)
5. Stern, C.: Wilhelm Weinberg 1862–1937. *Genetics* 47, 1–5 (1962)
6. Titchmarsh, E.C.: Godfrey Harold Hardy, 1877–1947. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 6, 446–461 (1949)
7. Weinberg, W.: Über den Nachweis der Vererbung beim Menschen. *Jahresh. Wuertt. Ver. vaterl. Natkd.* 64, 369–382 (1908). biodiversitylibrary.org

Розділ 12

Росс і малярія (1911)

У 1911 р. британський лікар Рональд Росс, який уже отримав у 1902 р. Нобелівську премію за свою роботу з малярії, вивчив систему диференціальних рівнянь, що моделюють поширення цієї хвороби. Він показав, що малярія може зберігатися лише в тому випадку, якщо кількість комарів перевищує певний поріг. Тому для викорінення малярії не обов'язково вбивати всіх комарів - досить убити лише певну частину. Подібні моделі епідемії згодом були розроблені Кермаком і Маккендріком.

Рональд Росс (Ross) народився в 1857 р. на півночі Індії, де його батько був офіцером британської армії. Він вивчав медицину в Лондоні, але вважав за краще писати вірші та драми. Пропрацювавши рік на кораблі хірургом, в 1881 р. він зміг вступив до індійської медичної служби. Його медична робота в Індії залишала йому багато вільного часу, під час якого він писав літературні твори та вивчав математику. У 1888 р. у відпустці до Англії він отримав диплом у галузі охорони громадського здоров'я та вивчав бактеріологію - нову науку, створену кількома роками раніше Пастером і Кохом. Після повернення до Індії, Росс почав вивчати малярію. Під час другої відпустки в 1894 р. він зустрівся в Лондоні з Патріком Менсоном, фахівцем із тропічної медицини, який показав йому під мікроскопом те, що помітив у 1880 р. французький військовий лікар Альфонс Лаверан: у крові хворих на малярію містяться паразити. Менсон припустив, що паразити можуть з'являтися від комарів, оскільки він виявив у Китаї паразита іншої тропічної хвороби (філяріятозу) у цих комах. Однак він вважав, що люди заражаються паразитами коли п'ють воду, заражену комарами. З 1895 до 1898 р. Росс продовжував свої дослідження в Індії та перевіряв ідею Менсона. У 1897 р. він виявив у шлунку деяких видів комарів, яких він не вивчав до цього (*Anopheles*), деякі паразити, схожі на тих, що спостерігав Лаверан. Коли начальство відправило його до Калькутти під час сезону, коли випадки захворювання малярією були рідкісними, він вирішив досліджувати малярію у птахів у клітках. Він виявив цього паразита в слинних залозах комарів-анофелів і зумів заразити експериментально здорових птахів, дозволивши комарам вкусити їх: це довело, що малярія передається під час укусів комарів, а не з надходженням до організму забрудненої води. У 1899 р. Росс залишив індійську медичну службу щоб викладати в Ліверпульській школі тропічної медицини, яка була створена за рік до цього. Він був обраний до Лондонського королівського товариства в 1901 р. й отримав у 1902 р. Нобелівську премію з фізіології або медицини за дослідження малярії. Він їздив до Африки, на Маврикій і в Середземномор'я, щоб популяризувати боротьбу з комарами. Метод був успішно застосований у Єгипті вздовж Суецького каналу, уздовж споруджуваного Панамського каналу, на Кубі та в Малайзії. У деяких інших галузях він був менш успішним. Росс опублікував «Доповідь про запобігання малярії на Маврикії» в 1908 р. та «Запобігання малярії» в 1910 р.

Рис. 12.1:
Росс (1857–1932)

Незважаючи на свої докази ролі певних комарів у передачі малярії, Росс зустрів скептицизм, коли заявив, що малярію можна викорінити, просто скоротивши число комарів. У другому виданні своєї книги «Запобігання малярії», опублікованому в 1911 р., він спробував побудувати математичні моделі передачі малярії на підтримку своєї заяви. Одна з його моделей складалася з системи двох диференціальних рівнянь. Введемо такі позначення:

- N: загальна кількість населення в даній місцевості;
- $I(t)$: число людей, заражених малярією за час t;
- n: загальна чисельність комарів (передбачувана постійною);
- $i(t)$: кількість комарів, заражених малярією;
- b: частота укусів комарів;

- p (відповідно p'): ймовірність передачі малярії від людини до комара (відповідно від комара до людини) при одному укусі;
- a: швидкість одужання людини від малярії;
- m: смертність комарів.

Протягом малого проміжку часу dt кожен заражений комар кусає $b\,dt$ людей, серед яких частка, рівна $\frac{N-I}{N}$ ще не заражена. Враховуючи ймовірність передачі p', становить $b\,p'\,i\,\frac{N-I}{N}\,dt$ нових інфікованих людей. За той самий проміжок часу кількість людей, які одужують, становить $a\,I\,dt$. Отже,

$$\frac{dI}{dt} = b\,p'\,i\,\frac{N-I}{N} - a\,I.$$

Точно так само, кожен незаражений комар кусає $b\,dt$ людей, серед яких частка, що дорівнює I/N, вже інфікована. З урахуванням імовірності передачі p, становить $b\,p\,(n-i)\,\frac{I}{N}\,dt$ нових заражених комарів. Тим часом, якщо припустити, що інфекція не впливає на смертність, то кількість комарів, що вмирають, становить $m\,i\,dt$. Отже,

$$\frac{di}{dt} = b\,p\,(n-i)\,\frac{I}{N} - m\,i\,.$$

Оскільки в більшості інфікованих країн малярія існує постійно, Росс розглядав лише стійкі стани своєї системи з двох рівнянь: число інфікованих людей $I(t)$ і число інфікованих комарів $i(t)$ залишаються постійними в часі ($dI/dt = 0$ і $di/dt = 0$). По-перше, завжди є стійкий стан з $I = 0$ та $i = 0$, що відповідає відсутності малярії. По-друге, Росс шукав стійкий стан із $I > 0$ та $i > 0$ та виявив, що

$$I = N\,\frac{1 - a\,m\,N/(b^2\,p\,p'\,n)}{1 + a\,N/(b\,p'\,n)}\,, \quad i = n\,\frac{1 - a\,m\,N/(b^2\,p\,p'\,n)}{1 + m/(b\,p)}\,. \qquad (12.1)$$

Розділивши рівняння стійкого стану на добуток $I \times i$, отримаємо лінійну систему двох рівнянь із двома невідомими $1/I$ і $1/i$,

$$\frac{b\,p'}{I} - \frac{a}{i} = \frac{b\,p'}{N}\,, \quad -\frac{m}{I} + \frac{b\,p\,n}{N\,i} = \frac{b\,p}{N}\,.$$

Її розв'язок легко отримати.

Можна помітити, що $I > 0$ та $i > 0$, якщо кількість комарів перевищує критичний поріг:

$$n > n^* = \frac{a\,m\,N}{b^2\,p\,p'}\,.$$

У цьому випадку стійкий стан відповідає ситуації, коли хвороба є ендемічною, тобто постійно присутня. Росс дійшов висновку, що якщо кількість комарів n знижується нижче критичного порогу n^*, то єдиним стійким станом, що залишився є $I = 0$ та $i = 0$, тому малярія повинна зникнути. Зокрема, для викорінення малярії не обов'язково знищувати всіх комарів. Саме цей момент Росс хотів підкреслити своєю моделлю.

Для ілюстрації своєї теорії Росс шукав розумні числові значення параметрів моделі. Він припускав, що

- смертність комарів така, що лише третина з них жива через десять днів; тому $e^{-10\,m} = \frac{1}{3}$ та $m = (\log 3)/10$ на день;
- половина людей усе ще інфікована через три місяці; так що $e^{-90\,a} = 1/2$ та $a = (\log 2)/90$ на день;
- один із восьми комарів кусають за день; так що $e^{-b} = 1 - 1/8$ та $b = \log(8/7)$ на день.
- заражені комарі зазвичай не заразні протягом перших десяти днів після зараження, тому що паразити мають пройти через кілька стадій трансформації. Оскільки третина комарів може вижити десять днів, Росс припустив, що є також близько третини всіх заражених комарів, які є заразними: $p' = 1/3$;
- $p = 1/4$.

Потім Росс зміг обчислити за формулою (12.1) заражену частку I/N в людській популяції в залежності від співвідношення n/N між комарами та людською популяцією. Він показав свої результати в таблиці, еквівалентній рисунку 12.2.

Форма кривої показує, що частка інфікованих людей уже вище, ніж 50 %, якщо співвідношення n/N трохи вище критичного значення n^*/N. Але ця частка не сильно змінюється, коли співвідношення n/N ще більше зростає. Це пояснює, чому кореляція між кількістю комарів і наявністю малярії ніколи раніше не була помічена. Росс, однак, зауважив, що числове значення порогу n^*/N дуже чутливе до невеликих змін коефіцієнта частоти укусів b, але це не змінило загальну форму кривої на рисунку 12.2. Його якісне

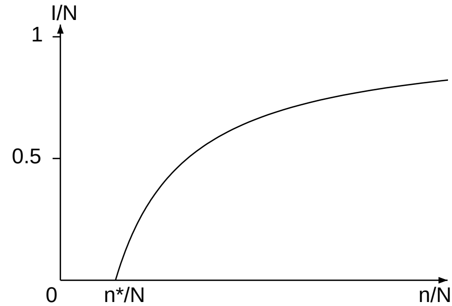


Рис. 12.2: Частка I/N інфікованих людей в залежності від співвідношення n/N між комарами та людською популяцією.

пояснення важливіше, ніж кількісні результати, які страждають від невизначеності числових значень параметрів.

Для інтерпретації критичного порогу n^*, виявленого Россом[1], розглянемо одну інфіковану людину, введену в популяцію, тоді як інші люди та комарі не заражені. Ця людина залишається інфікованою в середньому протягом періоду часу, що дорівнює $1/a$. Вона отримує $b\,n/N$ укусів за одиницю часу, так що в середньому $b\,n/(a\,N)$ укусів загалом протягом періоду часу, коли вона є інфікованою. Таким чином, вона заражає в середньому $b\,p\,n/(a\,N)$ комарів. Кожен із цих заражених комарів живе в середньому період часу, що дорівнює $1/m$, кусає b/m людей і заражає $b\,p'/m$ людей. В цілому, після передачі захворювання від першої інфікованої людини до комарів і від цих комарів до інших людей, середнє число щойно інфікованих людей є добутком двох попередніх формул, тобто:

$$\mathscr{R}_0 = \frac{b^2\,p\,p'\,n}{a\,m\,N}\,. \tag{12.2}$$

Тут $\mathscr{R}_0$ - кількість вторинних випадків зараження людини, викликаних первинним зараженням. Таким чином, процес зараження, що відбувається неперервно в часі, може розглядатися і через наступні покоління. Малярія може «заразити» населення тільки в тому випадку, якщо $\mathscr{R}_0 > 1$. Ця умова точно еквівалентна $N > n^*$.

На закінчення Росс у більш загальному плані висловився на користь математичного моделювання в епідеміології:

[1]Ця інтерпретація була підкреслена лише через довгий час після роботи Росса.

> «По суті, вся епідеміологія, яка цікавиться розвитком захворювань у залежності від часу і від місця, повинна розглядатися математично, незалежно від того, скільки змінних задіяно, для того, щоб вважатися наукою. Сказати, що хвороба залежить від певних факторів, буде не дуже корисно до тих пір, поки ми не зможемо оцінити, наскільки сильно кожен фактор впливає на весь результат. А математичний метод, насправді, є нічим іншим, як застосуванням ретельної аргументації до розглянутих проблем.»

Росс був посвячений у лицарі в 1911 р. Він переїхав до Лондона і став консультантом британської армії під час Першої світової війни. У 1923 р. він опублікував свою автобіографію «Мемуари з повним звітом про велику проблему малярії та її вирішення». У 1926 р. було відкрито Інститут тропічних хвороб Росса (в даний час входить до складу Лондонської школи гігієни та тропічної медицини), директором якого він став. Росс помер у Лондоні в 1932 р.

Додаткове читання

1. G.H.F.N.: Sir Ronald Ross, 1857-1932. *Obit. Not. Fellows Roy. Soc.* 1, 108–115 (1933)
2. Ross, R.: *The Prevention of Malaria*, 2nd edn., John Murray, London (1911) archive.org
3. Ross, R.: *Memoirs.* John Murray, London (1923) archive.org
4. Rowland, J.: *The Mosquito Man.* Roy Publishers (1958)

Розділ 13

Лотка, Вольтерра і система хижак-жертва (1920–1926)

У 1920 р. Альфред Лотка вивчив модель «хижак-жертва» і показав, що чисельність популяцій може постійно коливатися. Він розробив це дослідження у своїй книзі 1925 р. *Основи фізичної біології*. У 1926 р. італійський математик Віто Вольтерра випадково зацікавився тією самою моделлю, щоб відповісти на питання біолога Умберто д'Анкона: чому під час Першої світової війни, коли промисловий вилов був низьким, в Адріатичному морі рибалки зловили більше хижаків?

У 1920 р. Лотка опублікував статтю під назвою «Аналітична записка про певні ритмічні відносини в органічних системах». На той час уже протягом кількох років його цікавили деякі хімічні реакції, що демонстрували в лабораторних експериментах незвичайні перехідні коливання. Мета його статті полягала в тому, щоб показати, що система, яка складається з двох біологічних видів, може коливатися постійно. Як приклад він розглянув популяцію травоїдних, що харчуються рослинами. За аналогією з рівняннями, що використовуються в хімічній кінетиці, нехай $x(t)$ - сумарна маса рослин і $y(t)$ - сумарна маса травоїдних в момент часу t. Як модель Лотка використовував таку систему диференціальних рівнянь

$$\frac{dx}{dt} = a\,x - b\,x\,y\,, \tag{13.1}$$

$$\frac{dy}{dt} = -c\,y + d\,x\,y\,, \tag{13.2}$$

де a, b, c та d - додатні параметри. Параметр a - це швидкість росту рослин за відсутності травоїдних, c - це швидкість зменшення популяції травоїдних за відсутності рослин. Вирази $-b\,x\,y$ і $d\,x\,y$ означають, що чим більше тварин і рослин, тим вище перенесення маси від рослин до тварин (перенесення включає в себе деяку втрату маси, $d \leqslant b$). Поклавши $dx/dt = 0$ та $dy/dt = 0$, Лотка помітив, що існують два стійких стани:

- $(x = 0,\ y = 0)$, популяція травоїдних вимерла, і рослин більше немає;
- $(x = c/d,\ y = a/b)$, співіснують травоїдні та рослини.

Він також написав без доказів, що якщо в момент часу $t = 0$, $(x(0), y(0))$ не є одним з цих двох стійких станів, то функції $x(t)$ і $y(t)$ періодично коливаються: існує число $T > 0$ таке, що $x(t+T) = x(t)$ та $y(t+T) = y(t)$ для всіх $T > 0$ (рисунок 13.1)[1]. Якщо, наприклад, рослин дуже багато, то популяція травоїдних збільшиться, що призведе до зменшення загальної маси рослин. Коли цієї маси стає недостатньо для того, щоб нагодувати травоїдних, деякі тварини вмирають від голоду, і загальна маса рослин знову почне збільшуватися, поки не досягне значення, рівного їхній початковій величині. Цей процес повторюється.

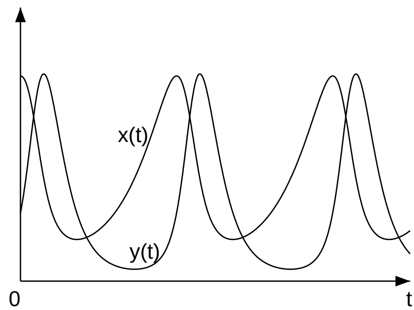


Рис. 13.1: Коливання загальної маси рослин $x(t)$ і загальної маси травоїдних $y(t)$ як функції часу.

Лотка більш детально вивчив цю модель у другій статті, опублікованій в 1920 р. під назвою «Незатухаючі коливання, що випливають із закону діючих мас». Він пояснив, чому система може періодично коливатися. Це випливає з того, що точка $(x(t), y(t))$ повинна залишатися на замкнутій траєкторії в площині з x на горизонтальній осі та y на вертикальній осі; точніше, у квадранті, де $x \geqslant 0$ та $y \geqslant 0$ (рисунок 13.2).

Дійсно, ділячи рівняння (13.1) на рівняння (13.2), ми отримує-

[1]Період T залежить від вихідних умов, але Лотка усвідомив цей факт лише в 1925 році.

мо після деяких перетворень:

$$\left(-\frac{c}{x}+d\right)\frac{dx}{dt}=\left(\frac{a}{y}-b\right)\frac{dy}{dt}\,.$$

В результаті інтегрування отримуємо

$$d\,x(t)-c\,\log x(t)=a\,\log y(t)-b\,y(t)+K\,,$$

де K - константа, яка залежить лише від початкового стану. Отже, точка $(x(t),y(t))$ залишається на замкнутій кривій $d\,x - c\,\log x = a\,\log y - b\,y + K$ (рисунок 13.2).

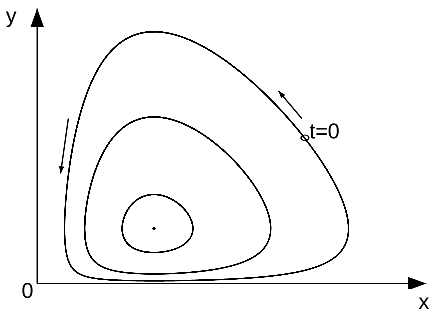


Рис. 13.2: Діаграма з загальною масою рослин $x(t)$ по горизонтальній осі та загальною масою травоїдних $y(t)$ по вертикальній осі. Три замкнуті криві навколо стійкого стану відповідають різним початковим умовам.

Траєкторія $(x(t),y(t))$ обертається навколо стійкого стану $(c/d,a/b)$ проти годинникової стрілки, що легко видно за знаком dx/dt та dy/dt. Поблизу стійкого стану система демонструє невеликі коливання з періодом рівним $2\pi/\sqrt{a\,c}$.

Дійсно, покладемо $x=\frac{c}{d}+x^*$ і $y=\frac{a}{b}+y^*$ де $|x^*|\ll\frac{c}{d}$ і $|y^*|\ll\frac{a}{b}$. Тоді

$$\frac{dx^*}{dt}=-b\,y^*\left(\frac{c}{d}+x^*\right)\approx-\frac{b\,c}{d}\,y^*\,,$$
$$\frac{dy^*}{dt}=d\,x^*\left(\frac{a}{b}+y^*\right)\approx\frac{a\,d}{b}\,x^*\,.$$

З цих двох рівнянь ми отримуємо

$$\frac{d^2x^*}{dt^2} \approx -a\,c\,x^*, \quad \frac{d^2y^*}{dt^2} \approx -a\,c\,y^*\,.$$

Ці рівняння є такими самими, як і для коливань простого маятника у фізиці. Період дорівнює $2\pi/\sqrt{a\,c}$.

Реймонд Пірл, який передав першу статтю 1920 р. в журнал «*Proceedings of the National Academy of Sciences*», допоміг Лотці отримати дворічну стипендію від Університету Джона Хопкінса для написання книги під назвою «Основи фізичної біології». Книга була опублікована в 1925 р. У розділі, що підбиває підсумки роботи 1920 р., згадувалося, що системи двох видів, господар-паразит і хижак-жертва можуть бути описані тією самою моделлю (13.1)–(13.2). На жаль, книга Лотки не привернула до себе особливої уваги, коли вона була опублікована. Однак відомий математик Вольтерра незабаром після цього незалежно відкрив цю саму модель під час вивчення проблеми рибальства.

Віто Вольтерра (Volterra) народився в єврейському гетто Анкони в 1860 р. незадовго до об'єднання Італії, коли місто ще належало Папській державі. Він був єдиною дитиною. Його батько, торговець тканинами, помер, коли Віто було два роки, і залишив сім'ю без грошей. Хороший учень середньої школи, Вольтерра зумів продовжити навчання, незважаючи на бідність, спочатку в університеті Флоренції, а потім в *Scuola Normale Superiore* в Пізі. У 1882 р. він отримав докторський ступінь з фізики, а наступного року став професором механіки в Пізанському університеті. Він приєднався до університету Турина в 1892 р. та переїхав на кафедру математичної фізики в університеті *La Sapienza* в Римі в 1900 р. Він став сенатором у 1905 р. Багато з лекцій, які він дав у Римі або в зарубіжних університетах були опубліковані у вигляді книги: «Три уроки про деякі останні досягнення в математичній фізиці» (Університет Кларка, 1909), «Уроки інтегральних та інтегрально-диференціальних рівнянь» (Рим, 1910), «Уроки лінійних функцій» (Париж, 1912), «Теорія перестановочних функцій» (Прінстон, 1912). Під час Першої світової війни він служив офіцером в італійській армії та очолював бюро військових винаходів. Після війни брав активну участь у створенні Італійського математичного союзу (1922 р.) та Італійської національної дослідницької ради (1923 р.), ставши її першим головою. Він також став президентом Міжнародної комісії з наукових досліджень Середземного моря (1923 р.) і президентом академії деї Лінчеї (1924 р.). Інша монографія, написана у співпраці з Ж. Пересом, «Уроки композиції та перестановочних функцій», була опублікована в 1924 р.

Рис. 13.3: Вольтерра (1860–1940) отримав почесний докторський ступінь в Кембриджському університеті в 1900 р.

У 1925 р., у віці 65 років Вольтерра зацікавився дослідженням зоолога Умберто д'Анкони, який згодом став його зятем, про частку хрящових риб (таких як акули і скати), що доставлялися рибними господарствами протягом 1905-1923 років у три гавані Адріатичного моря: Трієст, Фіуме[2] і Венеція. Д'Анкона зауважив, що частка цих риб збільшилася під час Першої світової війни, коли промисел риби скоротився (таблиця 13.1).

Хрящова риба є хижачкою дрібних риб, і зниження промислу риби сприяє хижакам. Вольтерра, який не знав про роботу Лотки, пояснив це спостереження використанням тієї самої моделі:

$$\frac{dx}{dt} = a\,x - b\,x\,y\ , \quad \frac{dy}{dt} = -c\,y + d\,x\,y\,,$$

де $x(t)$ позначає кількість жертв, а $y(t)$ - кількість хижаків. Він зауважив, як і Лотка, що ця система може періодично коливатися з періодом T, який залежить від початкової умови (x_0, y_0). Він також зауважив, що

$$\frac{d}{dt}\log x = a - b\,y, \quad \frac{d}{dt}\log y = -c + d\,x.$$

[2]Тепер Рієка в Хорватії.

Таблиця 13.1: Відсоток хрящової риби в рибному промислі в Трієсті, Фіумі і Венеції до, під час і після Першої світової війни.

року	1910	1911	1912	1913	1914	1915	1916
Трієст	5,7	8,8	9,5	15,7	14,6	7,6	16,2
Фіуме	-	-	-	-	11,9	21,4	22,1
Венеція	21,8	-	-	-	-	-	-

року	1917	1918	1919	1920	1921	1922	1923
Трієст	15,4	-	19,9	15,8	13,3	10,7	10,2
Фіуме	21,2	36,4	27,3	16,0	15,9	14,8	10,7
Венеція	-	-	30,9	25,3	25,9	25,8	26,6

Інтегруючи за один період T (так що $x(0) = x(T)$ та $y(0) = y(T)$), він отримав

$$\frac{1}{T}\int_0^T y(t)\,dt = \frac{a}{b}\,, \quad \frac{1}{T}\int_0^T x(t)\,dt = \frac{c}{d}\,.$$

Таким чином, середнє значення за один період як кількості жертв, так і кількості хижаків не залежить від початкових умов. Більш того, якщо рибний вилов знижується, то темп приросту жертв a збільшується, тоді як темп вимирання хижаків c зменшується. Тому середнє значення $x(t)$ зменшується, а середнє значення $y(t)$ збільшується: збільшується частка хижаків. Саме це спостерігалося щодо статистики рибальства в Адріатичному морі.

Вольтерра вперше опублікував свою статтю італійською мовою в 1926 р. Англійське резюме з'явилося кілька місяців по тому в «*Nature*». Лотка поінформував Вольтерра та інших учених про свої роботи з вивчення систем хижак-жертва, але його стаття 1920 р. і книга 1925 р. не завжди цитувалися. Тоді Лотка вже працював у страховій компанії, тому його робота була присвячена демографії. Вольтерра продовжував працювати над варіантами системи «хижак-жертва» протягом десятиліття. У 1928-1929 роках він читав серію лекцій у нещодавно створеному Інституті Анрі Пуанкаре в Парижі. Конспекти цих лекцій були опубліковані в 1931 р. під назвою «Уроки математичної теорії боротьби за життя». У 1935 р. Вольтерра спільно з Умберто д'Анконою опублікував іще одну книгу під назвою «Біологічні асоціації з математичної точки зору».

Хоча модель «хижак-жертва» правильно пояснює дані про рибальство, дебати про реалізм спрощених моделей в екології тільки починаються і досі є предметом наукового спору. В даний час модель «хижак-жертва» також відома як модель Лотки-Вольтерри та є однією з найбільш часто згадуваних в екології.

У 1931 р. Вольтерра відмовився підтримувати владу Муссоліні. Він втратив професуру в університеті в Римі та був виключений із італійських наукових академій, одним із найвідоміших членів яких він був. Відтоді він залишався в переважно за межами Італії, подорожував Європою та читав лекції. Спільно з Ж. Пересом він опублікував перший том книги «Загальна теорія функцій» (1936) і книгу з Б. Хостінскім «Нескінченно малі лінійні операції» (1938). Він помер у Римі в 1940 р.

Додаткове читання

1. Goodstein, J.R.: *The Volterra Chronicles.* American Mathematical Society (2007)
2. Guerraggio, A., Nastasi, P.: *Italian Mathematics between the Two World Wars.* Birkhäuser, Basel (2005)
3. Israel, G., Gasca, A.M.: *The Biology of Numbers – The Correspondence of Vito Volterra on Mathematical Biology.* Birkhäuser, Basel (2002)
4. Kingsland, S.E.: *Modeling Nature, Episodes in the History of Population Ecology*, 2nd edn. University of Chicago Press (1995)
5. Lotka, A.J.: Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 6, 410–415 (1920) pnas.org
6. Lotka, A.J.: Undamped oscillations derived from the law of mass action. *J. Amer. Chem. Soc.* 42, 1595–1599 (1920) archive.org
7. Lotka, A.J.: *Elements of Physical Biology.* Baltimore (1925) archive.org
8. Volterra, V.: Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. Accad. Lincei* 6, 31–113 (1926) → *Opere matematiche*, vol. 5, Roma (1962) liberliber.it
9. Volterra, V.: Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118, 558–560 (1926). → L.A. Real, J.H. Brown (eds.) *Foundations of Ecology*, 283–285. Chicago (1991)
10. Volterra, V.: *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie.* Gauthier-Villars, Paris (1931)
11. Volterra, V., D'Ancona, U.: *Les Associations biologiques au point de vue mathématique.* Hermann, Paris (1935)
12. Whittaker, E.T.: Vito Volterra 1860–1940. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 3, 690–729 (1941)

Розділ 14

Фішер і природний добір (1922)

У 1922 р. британський математичний біолог Рональд Фішер опублікував істотну роботу про генетику популяції. У цьому розділі розглядається лише один розділ статті, який присвячений варіанту моделі Гарді-Вайнберга, включаючи природний добір. Фішер показав, що якщо перевага віддається гетерозиготі, то можуть співіснувати обидва алелі. Якщо перевага віддається одній з двох гомозигот, то другий алель зникає. Основною проблемою є пояснення того, чому деякі гени можуть мати кілька алелів.

Рональд Ейлмер Фішер (Fisher) народився в Лондоні в 1890 р. останнім із шести дітей. Його батько був аукціоністом, але пізніше оголосив про банкрутство. Фішер вивчав математику і фізику в Гонвіл-енд-Кіз коледжі Кембридзького університету між 1909 та 1913 роками. Генетика саме тоді швидко розвивалася. Починаючи з 1911 р. Фішер брав участь у засіданнях Товариства євгеніки, ініційованих Гальтоном. Він почав зосереджуватися на статистичних проблемах, пов'язаних із роботою Гальтона та Менделя. Після закінчення навчання в університеті він провів одне літо, працюючи на фермі в Канаді, а потім працював у компанії *Mercantile and General Investment Company* в лондонському Сіті. Через свою сильну короткозорість він не зміг взяти участь у Першій світовій війні, незважаючи на те, що був добровольцем. Він провів ці роки, викладаючи в середніх школах. У вільний час він опікувався фермою та продовжував свої дослідження. Він отримав нові важливі результати, що пов'язують коефіцієнти кореляції з генетикою Менделя. У 1919 р. він почав працювати як статистик на експериментальній станції Ротамстед, яка зосереджувалася на сільському господарстві.

У 1922 р. Фішер опублікував статтю під назвою «Про коефіцієнт домінування». Серед низки інших важливих нових ідей у цій статті була розглянута математична модель, що поєднує закони Менделя та ідею природного добору, підкреслену Дарвіном для теорії еволюції. Фішер розглядав ту саму ситуацію, що і Гарді з двома алелями A та a і з випадковою гіпотезою спарювання. Але він припускав,

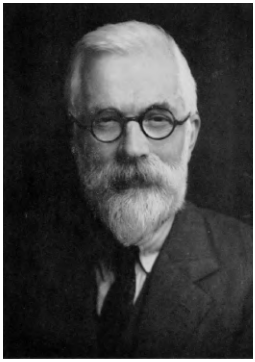


Рис. 14.1:
Фішер (1890–1962)

що індивідууми з генотипами AA, Aa і aa мають різну смертність до досягнення повноліття, імітуючи тим самим природний добір. Позначаючи p_n, $2q_n$ і r_n частоти трьох генотипів серед дорослих індивідуумів у поколінні n, отримаємо $(p_n+q_n)^2$, $2(p_n+q_n)(q_n+r_n)$ і $(q_n+r_n)^2$ новонароджених в поколінні $n+1$, що мають ці генотипи, відповідно. Нехай u, v та w будуть відповідними ймовірностями виживання від народження до дорослого віку. Тоді частоти генотипів серед дорослих індивідуумів у поколінні $n+1$, p_{n+1}, $2q_{n+1}$ і r_{n+1}, можуть бути знайдені за формулами

$$p_{n+1} = \frac{u(p_n+q_n)^2}{d_n} \tag{14.1}$$

$$q_{n+1} = \frac{v(p_n+q_n)(q_n+r_n)}{d_n} \tag{14.2}$$

$$r_{n+1} = \frac{w(q_n+r_n)^2}{d_n}, \tag{14.3}$$

де ми для зручності вважаємо $d_n = u(p_n+q_n)^2 + 2v(p_n+q_n)(q_n+r_n) + w(q_n+r_n)^2$. Беручи до уваги, що $p_n+2q_n+r_n = 1$, ми бачимо, що коли $u = v = w$ (тобто коли немає природного добору), система (14.1)-(14.3) зводиться до системи (11.1)-(11.3), що була розглянута Гарді.

Нехай $x_n = p_n+q_n$ буде частотою алеля A серед дорослих людей у поколінні n. Тоді $q_n+r_n = 1-x_n$ - це частота алеля a. Складаючи (14.1) та (14.2), ми отримаємо

$$x_{n+1} = \frac{u\,{x_n}^2 + v\,x_n(1-x_n)}{u\,{x_n}^2 + 2\,v\,x_n(1-x_n) + w(1-x_n)^2}\,.$$

Це рівняння може бути переписане у вигляді

$$x_{n+1} - x_n = x_n\,(1-x_n)\,\frac{(v-w)(1-x_n)+(u-v)x_n}{u\,{x_n}^2+2\,v\,x_n(1-x_n)+w(1-x_n)^2}\ . \quad (14.4)$$

Завжди існує принаймні два стійких стани, в яких частота x_n залишається постійною: $x = 0$ (популяція повністю складається з гомозиготних aa) і $x = 1$ (популяція повністю складається з гомозиготних AA).

Використовуючи рівняння (14.4), можна показати, що якщо гомозиготні AA мають більше шансів на виживання, ніж два інших генотипи ($u > v$ і $u > w$), то алель a поступово зникне з популяції. Цей випадок не повинен бути дуже поширеним у природі, якщо ми знаємо, що обидва алелі співіснують. Проте, якщо гетерозиготний Aa має еволюційну перевагу перед гомозиготними AA й aa ($v > u$ та $v > w$), то в популяції можуть співіснувати три генотипи. Це найпоширеніший випадок, який може пояснити виживання гібридів, що спостерігається в природі.

Дійсно, стаціонарний стан $x = 1$ стійкий, коли $u > v$, тому що $x_{n+1} - x_n \approx (1-x_n)\,(u-v)/u$, коли x_n близько до 1. Популяція прямує до цього стаціонарного стану. Стаціонарний стан $x = 1$ нестійкий, коли $u < v$, у цьому випадку існує третій стаціонарний стан

$$x^* = \frac{v-w}{2\,v-u-w}$$

з $0 < x^* < 1$. Більш того, ми можемо перевірити, що він стійкий. Стаціонарний стан x^* відповідає суміші між трьома генотипами.

Таким чином, поєднуючи закони Менделя та гіпотезу природного добору (тут - різні ймовірності виживання для трьох генотипів), ми можемо пояснити дві ситуації співіснування або зникнення генотипів. Після Фішера ця модель була також вивчена Голдейном (див. розділ 17) і Райтом (див. розділ 19).

В очікуванні розділу 20, відзначимо, що якщо A повністю домінує і гомозиготний генотип aa знаходиться в невигідному становищі порівняно з двома іншими генотипами, то числа $u : v : w$ знаходяться в співвідношенні $1 : 1 : 1-\varepsilon$, то рівняння (14.4) має вигляд

$$x_{n+1} - x_n = \frac{\varepsilon\,x_n\,(1-x_n)^2}{1-\varepsilon(1-x_n)^2} \approx \varepsilon\,x_n\,(1-x_n)^2 \qquad (14.5)$$

для $\varepsilon \ll 1$. Якщо виживання гетерозиготних Aa дорівнює напівсумі виживання гомозиготних генотипів, то числа $u : v : w$ знаходяться в співвідношенні $1 : 1 - \varepsilon/2 : 1 - \varepsilon$ та

$$x_{n+1} - x_n = \frac{\frac{\varepsilon}{2}\, x_n(1 - x_n)}{1 - \varepsilon(1 - x_n)} \approx \frac{\varepsilon}{2}\, x_n(1 - x_n) \qquad (14.6)$$

коли $\varepsilon \ll 1$.

У компанії Rothamsted Фішером були проаналізовані довгострокові дані з урожайності та метеорології. Але він також зробив великий внесок у методологію статистики. У 1925 р. він опублікував книгу «Статистичні методи для науковців», яка користувалася великим успіхом і була багаторазово перевидана. У 1929 р. він став членом Лондонського королівського товариства. У 1930 р. Фішер опублікував книгу «Генетична теорія природного добору», яка стала важливою віхою в історії генетики популяції. Він став професором євгеніки в Університетському коледжі Лондона в 1933 р., наступником Карла Пірсона в лабораторії Гальтона. У 1943 р. він перейшов на кафедру генетики в Кембридзькому університеті, цього разу змінивши на цій посаді Р.К. Паннета (див. розділ 11). Він також опублікував кілька книг: «Планування експериментів» (1935), «Теорія інбридингу» (1949) і «Статистичні методи і наукові висновки» (1956). Ставши лицарем в 1952 р., він оселився в Австралії після виходу на пенсію в 1959 р. та помер в Аделаїді в 1962 р. До іншої частини його роботи ми повернемося в розділі 20.

Додаткове читання

1. Fisher Box, J.: R.A. Fisher, *The Life of a Scientist.* Wiley (1978)
2. Fisher, R.A.: On the dominance ratio. *Proc. R. Soc. Edinb.* 42, 321–341 (1922) library.adelaide.edu.au
3. Fisher, R.A.: *The Genetical Theory of Natural Selection.* Clarendon Press, Oxford (1930) archive.org
4. Yates, F., Mather, K.: *Ronald Aylmer Fisher 1890–1962. Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 9, 91–120 (1963)

Розділ 15

Юл і еволюція (1924)

У 1924 р. британський статистик Юл вивчав модель еволюції, в якій види можуть продукувати нові види шляхом малих мутацій, а роди можуть продукувати нові роди шляхом великих мутацій. Його метою було пояснити розподіл кількості видів всередині родів: більшість родів містить тільки один вид і кілька родів містить велику кількість видів. Стохастичний «процес народження», який Юл увів у свою модель, досі є основним інструментом у вивченні філогенетичних дерев і багатьох інших галузей.

Джордж Удні Юл (Yule) народився в Шотландії в 1871 р., його батько займав високий пост в Британській адміністрації в Індії. У віці 16 років Юл почав учитися в Університетському коледжі Лондона, щоб стати інженером. У 1892 р. він змінив свою спеціалізацію та протягом року проводив дослідження в Бонні під керівництвом фізика Генріха Герца, який кілька років тому продемонстрував існування електромагнітних хвиль. Коли Юл повернувся до Англії, Карл Пірсон запропонував йому посаду доцента з прикладної математики в Університетському коледжі. Юл, слідом за Пірсоном, почав фокусуватися на статистиці. У 1911 р. він опублікував «Вступ до теорії статистики», який було передруковано 14 разів. Наступного року він переїхав до Кембриджського університету. Його дослідницька робота була присвячена теоретичним аспектам статистики, а також прикладним аспектам сільського господарства й епідеміології. У 1922 р. він став членом Лондонського королівського товариства.

У 1924 р. Юлом була опублікована стаття «Математична теорія еволюції, що грунтується на висновках доктора Дж.К. Вілліса». Вілліс був його колегою по Лондонському королівському товариству, який опублікував у 1922 р. книгу під назвою «Вік і ареал, дослідження географічного розподілу та походження видів». Він вивчав розподіл видів між різними родами при класифікації рослин і тварин. Зібрані ним дані свідчать про те, що більшість родів

Рис. 15.1:
Джордж Юл (1871-1951)

містять тільки один вид, що все менше і менше родів містять більшу кількість видів і що все ще існує кілька родів, що містять велику кількість видів. У таблиці 15.1 наведені дані по зміях, ящірках і двох сімействах жуків (*Chrysomelidae* та *Cerambycinae*). Відомі на той час 1580 видів ящірок були віднесені до 259 родів, 105 родів містили лише один вид, 44 - лише два види, 23 - лише три види тощо, а два роди - більше ста видів. Для інших родин тварин і рослин розподіл родів за кількістю включених до них видів мав дуже схожу форму.

Юл запропонував Віллісу спробувати побудувати графік із логарифмічними шкалами. Це дало вражаючий результат (рисунок 15.2): логарифм числа Q_n родів, що містять n видів, зменшується більш-менш лінійно з $\log(n)$. Іншими словами, існують константи $\alpha > 0$ та $\beta > 0$, такі, що $Q_n \approx \alpha\, n^{-\beta}$: функція розподілу має «степеневе спадання». У своїй статті 1924 р. Юл шукав математичну модель еволюції, яка могла би пояснити такий статистичний розподіл.

Для цього він спочатку уявив собі неперервну в часі стохастичну модель [1] зростання числа видів в межах одного роду (рис. 15.3). Починаючи лише з одного виду в момент часу $t = 0$, він припускав, що ймовірність для виду народити новий вид того самого роду шляхом мутацій протягом «малого» часового інтервалу dt (на шкалі часу еволюції) дорівнює $r\, dt$ з $r > 0$.

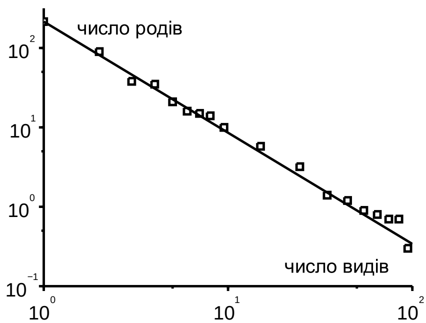
Нехай $p_n(t)$ - це ймовірність того, що в момент часу t існує вид

[1]Маккендрік (див. розділ 16) уже почав досліджувати такі моделі в динаміці населення в статті, опублікованій в 1914 р.

Таблиця 15.1: Дані зібрані Віллісом. (1) *Chrysomelidae*, (2) *Cerambycinae*, (3) Змії, (4) Ящірки.

Кількість видів	Кількість родів (1)	(2)	(3)	(4)
1	215	469	131	105
2	90	152	35	44
3	38	82	28	23
4	35	61	17	14
5	21	33	16	12
6	16	36	9	7
7	15	18	8	6
8	14	17	8	4
9	5	14	9	5
10	15	11	4	5
11-20	58	74	10	17
21-30	32	21	12	9
31-40	13	15	3	3
41-50	14	8	1	2
51-60	5	4	0	0
61-70	8	3	0	1
71-80	7	0	1	0
81-90	7	1	0	0
91-100	3	1	1	0
101-	16	4	0	2
всього	627	1 024	293	259

Рис. 15.2: Кількість родів у залежності від кількості включених до них видів, з десятковою логарифмічною шкалою. Дані для *Chrysomelidae*. Для згладжування коливань, коли n (кількість видів) велика, число родів було пораховане для діапазонів n-значень, як показано в таблиці 15.1. Таким чином, середнє число родів для одного значення n може бути менше 1.



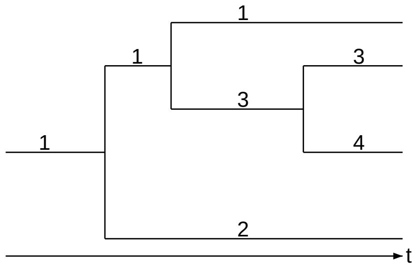


Рис. 15.3: Моделювання еволюції числа видів у рамках одного роду. Вид 1 генерує види 2 та 3. Вид 3 генерує вид 4.

n (n - ціле число, але t - дійсне число). Для обчислення $p_n(t + dt)$ Юл розглянув кілька випадків:

- якщо в момент часу t існує $n - 1$ вид, то кожен вид має ймовірність $r\,dt$ генерації одного нового виду між t і $t + dt$; в границі $dt \to 0$, в момент часу $t + dt$ буде n видів із імовірністю $(n - 1)\,r\,dt$;
- якщо в момент часу t буде n видів, то в момент часу $t + dt$ видів буде $n + 1$ з імовірністю $n\,r\,dt$.

Таким чином, $p_n(t)$ задається такою системою диференціальних рівнянь

$$\frac{dp_1}{dt} = -r\,p_1\,, \tag{15.1}$$

$$\frac{dp_n}{dt} = (n-1)\,r\,p_{n-1} - n\,r\,p_n \tag{15.2}$$

для всіх $n \geqslant 2$. З першого рівняння ми отримуємо $p_1(t) = e^{-r\,t}$, тому що $p_1(0) = 1$. Можна показати, що розв'язок другого рівняння, що задовольняє початковій умові $p_n(0) = 0$, дорівнює

$$p_n(t) = e^{-r\,t}\,(1 - e^{-r\,t})^{n-1} \tag{15.3}$$

для всіх $n \geqslant 2$ (рисунок 15.4). Таким чином, у деякий фіксований час t розподіл ймовірностей $(p_n(t))_{n\geqslant 1}$ є «геометричним» зі співвідношенням між двома послідовними членами, що дорівнює $1 - e^{-r\,t}$.

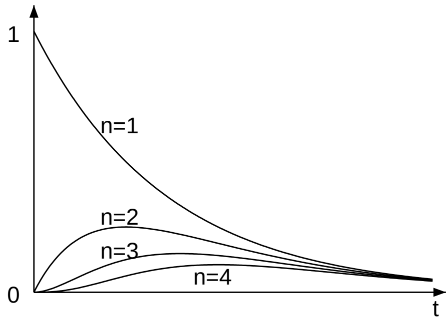


Рис. 15.4: Ймовірність $p_n(t)$ того, що існують види одного і того самого роду для $1 \leqslant n \leqslant 4$.

Дійсно, спочатку зауважимо, що рівняння (15.2) еквівалентне рівнянню

$$\frac{d}{dt}\left[p_n\, e^{n\,r\,t}\right] = (n-1)\, r\, p_{n-1}\, e^{n\,r\,t}\,, \tag{15.4}$$

з яких можна послідовно обчислити $p_2(t)$, $p_3(t)$... Ми отримуємо $p_2(t) = e^{-r\,t}\,(1 - e^{-r\,t})$, потім $p_3(t) = e^{-r\,t}\,(1 - e^{-r\,t})^2$, що передбачає формулу (15.3) для загального розв'язку. Нарешті, можна перевірити, що ця формула є розв'язком рівняння (15.4).

З формули (15.3) Юл також вивів, що очікувана кількість видів із часом зростає експоненціально:

$$\sum_{n=1}^{+\infty} n\, p_n(t) = e^{r\,t}\,.$$

Дійсно, спочатку ми зауважимо, що для $|x| < 1$,

$$\sum_{n=1}^{+\infty} n\, x^{n-1} = \frac{d}{dx}\sum_{n=0}^{+\infty} x^n = \frac{d}{dx}\left(\frac{1}{1-x}\right) = \frac{1}{(1-x)^2}\,.$$

Тоді

$$\sum_{n=1}^{+\infty} n\, p_n(t) = e^{-r\,t} \sum_{n=1}^{+\infty} n \left(1 - e^{-r\,t}\right)^{n-1} = e^{r\,t} .$$

Зокрема, якщо T - це час подвоєння, що визначається співвідношенням $e^{rT} = 2$, то розподіл ймовірності $(p_n(t))_{n\geqslant 1}$ числа видів у момент часу $t = T$ є геометричним із коефіцієнтом $1/2$:

$$\frac{1}{2}\,,\quad \frac{1}{4}\,,\quad \frac{1}{8}\,,\quad \frac{1}{16}\quad \cdots$$

У момент часу $t = kT$, він геометричний із коефіцієнтом $1 - 1/2^k$ і $p_1(kT) = 1/2^k$.

Далі Юл розглядав паралельно зі зростанням числа видів, що належать до того самого роду, подібний процес, викликаний більшими мутаціями, що призводять до появи нових родів. Нехай $s\,dt$ буде ймовірність того, що наявний рід згенерує новий рід за малий проміжок часу dt. Як і раніше, якщо припустити, що в момент часу $t = 0$ існує тільки один рід, то очікувана кількість родів у момент часу t становитиме $e^{s\,t}$. Середнє число родів, створених за одиницю часу в момент часу t, є похідною $s\,e^{s\,t}$. В границі[2], де $t \to +\infty$, середнє число родів, які в момент часу t існували між x і $x + dx$, дорівнює $s\,e^{s\,(t-x)}\,dx$. Ймовірність того, що випадково вибраний рід у момент часу t має тривалість існування в проміжку між x і $x+dx$ становить $s\,e^{-s\,x}\,dx$.

Якщо рід, обраний випадковим чином у момент часу t, мав тривалість існування між x та $x + dx$, то ймовірність того, що цей рід містить n видів, за формулою (15.3), дорівнює $e^{-r\,x}\,(1 - e^{-r\,x})^{n-1}$ для всіх $n \geqslant 1$. Таким чином, імовірність q_n що випадково обраний рід в момент часу t має n видів, дорівнює

$$q_n = \int_0^{+\infty} s\,e^{-s\,x}\, e^{-r\,x}\,(1 - e^{-r\,x})^{n-1}\, dx\,.$$

Покладемо $u = r/s$. Легко обчислити, що $q_1 = 1/(1 + u)$ і що

$$q_n = \frac{1}{1+u}\;\frac{u}{1+2u}\;\frac{2u}{1+3u}\;\cdots\;\frac{(n-1)u}{1+nu} \tag{15.5}$$

для всіх $n \geqslant 2$.

[2] Юл також розглядав випадок, коли t не можна вважати дуже великим порівняно з часом подвоєння $e^{s\,t}$. Обчислення трохи складніші, але кінцеві результати не сильно відрізняються.

Дійсно, маємо $(1-e^{-r\,x})^{n-1} = (1-e^{-r\,x})^{n-2}\,(1-e^{-r\,x})$. Отже,

$$q_n = q_{n-1} - s\int_0^{+\infty} e^{-(r+s)\,x}\,(1-e^{-r\,x})^{n-2}\,e^{-r\,x}\,dx\,.$$

Інтегруючи частинами, отримуємо

$$q_n = q_{n-1} - \frac{r+s}{(n-1)\,r}\,q_n, \quad q_n = \frac{(n-1)\,r/s}{1+n\,r/s}\,q_{n-1}\,.$$

Формула (15.5) показує, що послідовність імовірностей $(q_n)_{n\geqslant 1}$ спадає. Таким чином, максимум досягається при $n=1$: більшість родів включають тільки один вид. Саме це показали дані. До того ж, зменшення q_n до 0, коли n прямує до нескінченності, відбувається відносно повільно, оскільки $q_n/q_{n-1}\to 1$. Це може пояснити, чому деякі роди містять велику кількість видів. Точніше, Юл показав, що $\log q_n$ зменшується лінійно з $\log(n)$.

Введемо гамма-функцію Ейлера $\Gamma(z) = \int_0^{+\infty} t^{z-1}\,e^{-t}\,dt$. Тоді $\Gamma(n+1) = n! = n\times(n-1)\times\cdots\times 2\times 1$, якщо n - ціле число, і $\Gamma(z+1) = z\,\Gamma(z)$. Отже, (15.5) набуває форми

$$q_n = \frac{(n-1)!}{u(1+\frac{1}{u})(2+\frac{1}{u})\cdots(n+\frac{1}{u})} = \frac{\Gamma(n)\,\Gamma(1+\frac{1}{u})}{u\;\Gamma(n+1+\frac{1}{u})}\,.$$

Але наближення Стерлінга дає $\log\Gamma(n)\approx n\log n - n - \frac{1}{2}\log n + C$, де C константа. Так само, $\log\Gamma(n+1+1/u)\approx n\log n - n + \left(\frac{1}{u}+\frac{1}{2}\right)\log n + C$. Таким чином, $\log q_n \approx -(1+\frac{1}{u})\log n + C'$.

Розглянемо, наприклад, випадок ящірок. Параметр u можна оцінити з пропорції $q_1 = 1/(1+u)$ родів, які містять тільки один вид. Згідно таблиці 15.1, ми маємо $q_1 = 105/259$, тому $u\approx 1{,}467$. Потім ми можемо обчислити теоретичну ймовірність q_n і очікуване число Q_n родів, що включають n видів, помноживши q_n на загальне число видів, що дорівнює 259 (таблиця 15.2). Юл зауважив, що узгодженість між спостереженнями та розрахунками відносно добра[3],

[3] Для кількості родів, що містять більше 100 видів, результати виходять краще, ніж у таблиці 15.2, враховуючи, що t не велике порівняно з часом подвоєння e^{st}.

зважаючи простоту моделі, яка не враховує, наприклад, катаклізми, які види пережили за мільйони років еволюції.

Таблиця 15.2: Порівняння даних і теорії у випадку ящірок (1 580 видів, класифікованих у 259 родів).

Кількість видів на рід	Спостережувана кількість родів	Розрахункова кількість родів
1	105	105,0
2	44	39,2
3	23	21,3
4	14	13,6
5	12	9,6
6	7	7,2
7	6	5,6
8	4	4,5
9	5	3,7
10	5	3,1
11-20	17	16,6
21-30	9	6,9
31-40	3	3,9
41-50	2	2,6
51-60	0	1,9
61-70	1	1,4
71-80	0	1,1
81-90	0	0,9
91-100	0	0,7
101-	2	10,1
всього	259	259

Після 1931 р. Юл поступово пішов на пенсію з Кембриджського університету. Він зацікавився статистичним розподілом довжини речень для виявлення авторів книг. Він застосував це, зокрема, до книги, опублікованої Джоном Граунтом (див. розділ 2), але, можливо, написаної Вільямом Петті. У 1944 р. він опублікував книгу «Статистичне дослідження літературної лексики». Він помер у 1951 р.

На даний час модель Юла досі використовується для аналізу філогенетичних дерев (генеалогічних дерев видів). Ці дерева, схожі на ті, що показані на рисунку 15.3, більш відомі завдяки новим даним, що отримані з молекулярної біології. Але застосування стохастичного процесу, що визначається рівняннями (15.1)-(15.2), не обмежується теорією еволюції. Цей процес є складовим блоком багатьох моделей в динаміці популяцій, починаючи з мікроскопічного рівня (наприклад, для моделювання колоній бактерій) і закінчуючи макроскопічним рівнем (для моделювання початку епідемії). Він називається «процесом чистого народження» або «процесом Юла». Простий варіант цього процесу містить імовірність $m\,dt$ смерті протягом будь-якого невеликого проміжку часу dt: очікуваний розмір популяції в момент часу t для цього «процесу народження і смерті» становить тоді $e^{(r-m)t}$. Стосовно розподілу ймовірності (15.5), то його іноді називають розподілом Юла. Розподіли з хвостами, що задовольняють степеневому закону, привернули велику увагу в різних галузях науки. Вивчення епідемій у випадкових мережах із розподілом за степеневим законом є лише одним із прикладів.

Додаткове читання

1. Aldous, D.J.: Stochastic models and descriptive statistics for phylogenetic trees, from Yule to today. *Stat. Sci.* 16, 23–34 (2001) projecteuclid.org
2. Edwards, A.W.F.: George Udny Yule. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 292–294. Springer (2001)
3. McKendrick, A.G.: Studies on the theory of continuous probabilities with special reference to its bearing on natural phenomena of a progressive nature. *Proc. Lond. Math. Soc.* 13, 401–416 (1914)
4. Simon, H.A.: On a class of skew distribution functions. *Biometrika* 42, 425–440 (1955)
5. Willis, J.C.: *Age and Area.* Cambridge (1922) archive.org
6. Yates, F.: George Udny Yule. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 8, 308–323 (1952)
7. Yule, G.U.: A mathematical theory of evolution, based on the conclusions of Dr. J. C. Willis, *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B* 213, 21–87 (1925) gallica.bnf.fr

Розділ 16

Маккендрік і Кермак про моделювання епідемії (1926–1927)

У 1926 р. Маккендрік вивчив стохастичну модель епідемії і знайшов метод розрахунку ймовірності того, що епідемія досягне певного кінцевого розміру. Він також вивів диференціальне рівняння з частинними похідними, що описує популяції з віковою структурою в рамках неперервного часу. У 1927 р. Кермак і Маккендрік досліджували детерміновану (невипадкову) модель епідемії та отримали рівняння для кінцевого розміру епідемії, яке підкреслює певний поріг для щільності населення. Великі епідемії можуть відбуватися вище, але не нижче цього порогу. Ці роботи досі широко використовуються в сучасній епідеміології.

Андерсон Грей Маккендрік (McKendrick) народився в 1876 р. в Единбурзі останнім з п'яти дітей. Він вивчав медицину в Університеті Глазго, де його батько був професором фізіології. У 1900 р. він вступив до Індійської медичної служби. Перед тим, як відправитися до Індії, він супроводжував Рональда Росса в місії з боротьби проти малярії в Сьєрра-Леоне. Потім він служив в армії 18 місяців в Судані. Після прибуття до Індії його було призначено лікарем до в'язниці в Бенгалії, де він намагався контролювати дизентерію. У 1905 р. він вступив на роботу до нового Центрального інституту медичних досліджень в Касаулі (на півночі Індії). Він працював над дослідженням сказу, але також вивчав математику. У 1920 р., заражений тропічною хворобою, він повернувся до Единбургу і став суперінтендантом лабораторії Королівського коледжу лікарів.

У 1926 р. Маккендрік опублікував статтю «Застосування математики до медичних проблем», в якій містилося кілька нових ідей. Він представив, зокрема, математичну модель для епідемій із урахуванням стохастичного аспекту інфекції та одужання.

Розглянемо популяцію розміром в N зі, спочатку, лише однією зараженою людиною. Люди можуть послідовно проходити через

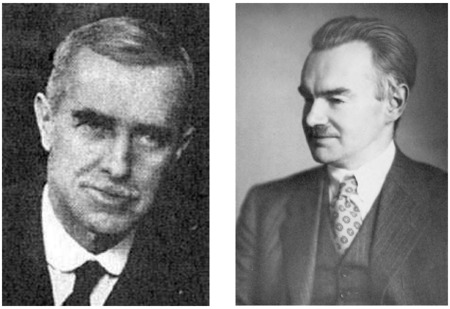


Рис. 16.1: Маккендрік (1876-1943) і Кермак (1898-1970).

три стани: сприйнятливий S, інфікований I і відновлений R (рисунок 16.2)[1].

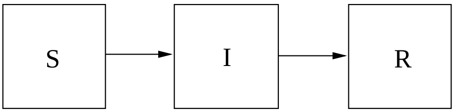


Рис. 16.2: Можливі стани: сприйнятливий (S), інфікований (I), що одужав (R).

Нехай $p_{i,r}(t)$ - це ймовірність того, що населення містить в момент часу t рівно i людей в стані I та r людей в стані R, де i та r є цілими числами, такими, що $1 \leqslant i+r \leqslant N$. У цьому випадку будемо говорити, що населення знаходиться в стані (i, r). Кількість сприйнятливих людей дорівнює $s = N-i-r$. Слідом за роботами Росса з малярії (див. розділ 12), Маккендрік припустив, що протягом невеликого проміжку часу dt ймовірність виникнення нового випадку зараження дорівнює $a\,s\,i\;dt$ (тобто пропорційна як кількості сприйнятливих людей, так і кількості інфікованих). Ймовірність одного нового одужання дорівнює $b\,i\;dt$ (тобто пропорційна як кількості сприйнятливих людей, так і кількості інфікованих). Як a, так і b є додатними параметрами. Для обчислення $p_{i,r}(t+dt)$ слід розрізняти кілька випадків:

- населення перебуває в стані $(i-1, r)$ в момент часу t й одна

[1]Модель Даніеля Бернуллі (див. розділ 4) включала стани S і R, але не I, при цьому тривалість зараження була значно меншою за середню тривалість життя.

нова інфекція переводить населення в стан (i, r) між t та $t+dt$; ймовірність цієї події становить $a\, s\,(i-1)\, dt$ із $s = N(i-1) - r$;

- населення перебуває в стані (i, r) в момент часу t й одна нова інфекція переводить населення в стан $(i+1, r)$ між t та $t+dt$; ймовірність цієї події становить $a\, s\, i\, dt$ із $s = N - i - r$;

- населення перебуває в стані $(i+1, r-1)$ в момент часу t й одне нове одужання переміщує населення в стан (i, r) між t та $t+dt$; ймовірність цієї події становить $b\,(i+1)\, dt$;

- населення перебуває в стані (i, r) в момент часу t й одне нове одужання переміщує населення в стан $(i-1, r+1)$ між t та $t+dt$; ймовірність цієї події становить $b\, i\ dt$.

Отже, Маккендрік отримав рівняння

$$\frac{dp_{i,r}}{dt} = a\,(N-i-r+1)\,(i-1)\,p_{i-1,r} - a\,(N-i-r)\,i\,p_{i,r} \\ + b\,(i+1)\,p_{i+1,r-1} - b\,i\,p_{i,r} \tag{16.1}$$

для $1 \leqslant i + r \leqslant N$. Перший член у правій частині рівняння відсутній, якщо $i = 0$, а третій відсутній, якщо $r = 0$. Початкові умови $p_{i,r}(0) = 0$ для всіх (i, r), окрім $p_{1,0}(0) = 1$.

За допомогою цієї моделі Маккендрік зумів обчислити ймовірність того, що епідемія закінчиться із зараженням n, що є границею $p_{0,n}(t)$ при $t \to +\infty$. Дійсно, немає необхідності розв'язувати систему (16.1). Досить зауважити, що поки є заражені i та ті, хто одужав r, ймовірність нового зараження протягом невеликого проміжку часу dt становить $a\,(N-i-r)\,i\,dt$, а ймовірність нового одужання $b\,i\ dt$. Таким чином, імовірності переходу (як їх зазвичай називають у теорії ланцюгів Маркова) зі стану (i, r) в стан $(i+1, r)$ або стан $(i-1, r+1)$ відповідно дорівнюють

$$\mathscr{P}_{(i,r)\to(i+1,r)} = \frac{a\,(N-i-r)}{a\,(N-i-r)+b}\ ,$$

$$\mathscr{P}_{(i,r)\to(i-1,r+1)} = \frac{b}{a\,(N-i-r)+b}\,,$$

для всіх $i \geqslant 1$ (рисунок 16.3).

Нехай $q_{i,r}$ - це ймовірність того, що під час епідемії населення пройде через стан (i, r). Оскільки $i = 1$ та $r = 0$, коли $t = 0$, ми

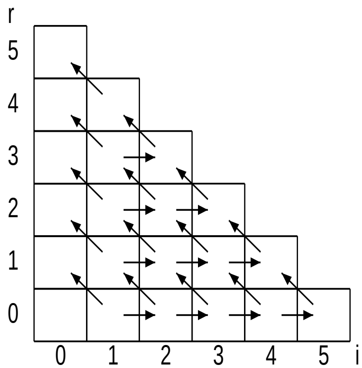


Рис. 16.3: Діаграма, що показує можливі стани популяції з $N = 5$ (i по горизонтальній осі, r по вертикальній осі) і можливі переходи в результаті інфікування (горизонтальні стрілки) або одужання (інші стрілки).

маємо $q_{1,0} = 1$. Решта станів досягаються або після зараження, або після одужання:

$$q_{i,r} = q_{i-1,r}\ \mathscr{P}_{(i-1,r)\to(i,r)} + q_{i+1,r-1}\ \mathscr{P}_{(i+1,r-1)\to(i,r)}\,.$$

Перший член виразу в правій частині пропущений, якщо $i = 0$ або $i = 1$. Друга умова відсутня, якщо $r = 0$. З цієї формули можна обчислити спочатку $(q_{i,0})_{2\leqslant i\leqslant N}$, потім $(q_{i,1})_{0\leqslant i\leqslant N-1}$, потім $(q_{i,2})_{0\leqslant i\leqslant N-2}$ тощо. Ймовірність того, що епідемія остаточно заразить N людей, становить $q_{0,n}$. У 1926 р. такі обчислення були досить трудомісткими. Тому Маккендрік обмежився прикладами, що стосуються дуже маленьких популяцій, наприклад, сім'ї. При $N = 5$ осіб та $b/a = 2$ він отримав таблицю 16.1. Найбільші ймовірності відповідають випадку, коли заражена лише одна особа в сім'ї, та випадку, коли заражена вся сім'я.

Таблиця 16.1: Ймовірність епідемії в сім'ї з п'яти осіб заразити n, якщо $b/a = 2$.

n	1	2	3	4	5
$q_{0,n}$	0,33	0,11	0,09	0,13	0,34

У тій самій статті 1926 р. міститься і нове формулювання демографічних проблем, коли час розглядається як неперервна змінна. Для dx нескінченно малого, нехай $P(x,t)\,dx$ - це населення з віком від x до $x+dx$ в момент часу t. Нехай $m(x)$ буде смертність у віці x. Тоді

$$P(x+h,t+h) \approx P(x,t) - m(x)\,P(x,t)\,h$$

для h нескінченно малого. Вводимо частинні похідні функції $P(x,t)$:

$$\frac{\partial P}{\partial x}(x,t) = \lim_{h\to 0} \frac{P(x+h,t)-P(x,t)}{h} \ ,$$

$$\frac{\partial P}{\partial t}(x,t) = \lim_{h\to 0} \frac{P(x,t+h)-P(x,t)}{h} \ .$$

Використовуючи це

$$P(x+h,t+h) \approx P(t,x) + h\ \frac{\partial P}{\partial x}(x,t) + h\ \frac{\partial P}{\partial t}(x,t)\ ,$$

Маккендрік отримав таке диференціальне рівняння з частинними похідними:

$$\frac{\partial P}{\partial t}(x,t) + \frac{\partial P}{\partial x}(x,t) + m(x)\,P(x,t) = 0\ .$$

Це рівняння природним чином з'являється в демографічних завданнях, структурованих неперервною змінною, такою як вік у демографії (див. розділ 25) або час, що минув із моменту зараження в епідеміології.

У 1921 р. Вільям Огілві Кермак (Kermack) був призначений відповідальним за хімічну секцію лабораторії Королівського коледжу лікарів в Единбурзі. Кермак народився в 1898 р. в маленькому місті в Шотландії. Він навчався в Абердинському університеті та почав дослідження в галузі органічної хімії в промисловій лабораторії в Оксфорді. Незважаючи на те, що після вибуху в своїй Единбурзькій лабораторії в 1924 р. він повністю осліп, він продовжив свою хімічну роботу за допомогою колег і студентів. Крім того, Кермак почав співпрацювати з Маккендріком в галузі математичного моделювання епідемій. Починаючи з 1927 р., вони разом опублікували серію «Внесок у математичну теорію епідемій», в якій вивчали детерміністичні моделі епідемій. Нехай N буде розмір популяції з N досить велике. Припустимо, як у статті 1926 р., що люди можуть бути або сприйнятливими, або інфікованими, або такими, що одужали. Якщо хвороба смертельна, то третім станом насправді є смерть. Нехай $S(t)$, $I(t)$ і $R(t)$ будуть числом людей у кожному з трьох станів. Модель є (у спрощеному вигляді) системою трьох диференціальних рівнянь:

$$\frac{dS}{dt} = -a\,S\,I, \tag{16.2}$$

$$\frac{dI}{dt} = a\,S\,I - b\,I, \tag{16.3}$$

$$\frac{dR}{dt} = b\,I. \tag{16.4}$$

Таким чином, кількість нових випадків інфікування за одиницю часу, як і в стохастичній моделі 1926 р., пропорційна як кількості сприйнятливих людей, так і кількості інфікованих. На початку епідемії, в момент часу $t = 0$, заражено певну кількість людей: $S(0) = N - I_0$, $I(0) = I_0$ та $R(0) = 0$, припускаючи $0 < I_0 < N$.

Хоча система (16.2)-(16.4) не має явного розв'язку, деякі її властивості можуть бути доведені:

- Загальна чисельність населення $S(t)+I(t)+R(t)$ залишається постійною і дорівнює N;
- $S(t)$, $I(t)$ і $R(t)$ залишаються невід'ємними (як і повинно бути, оскільки мова йде про популяції);
- коли $t \to +\infty$, $S(t)$ зменшується до границі $S_\infty > 0$, $I(t)$ прямує до 0, а $R(t)$ зростає до границі $R_\infty < N$;
- більше того, формула

  $$-\log \frac{S_\infty}{S(0)} = \frac{a}{b}(N - S_\infty)\,, \tag{16.5}$$

  опосередковано дає S_∞ й, отже, також остаточний розмір епідемії $R_\infty = N - S_\infty$.

Дійсно, спочатку ми бачимо, що $\frac{d}{dt}(S+I+R) = 0$. Таким чином, $S(t) + I(t) + R(t) = S(0) + I(0) + R(0) = N$. Рівняння (16.2) і (16.3) можуть бути переписані як

$$\frac{d}{dt}\Big[S(t)\,e^{a\int_0^t I(\tau)\,d\tau}\Big] = 0\,, \quad \frac{d}{dt}\Big[I(t)\,e^{b\,t - a\int_0^t S(\tau)\,d\tau}\Big] = 0\,.$$

З одного боку випливає, що

$$S(t) = S(0)\, e^{-a\int_0^t I(\tau)\, d\tau} > 0$$

а з іншого боку, що

$$I(t) = I(0)\, e^{a\int_0^t S(\tau)\, d\tau - b\, t} > 0.$$

Рівняння (16.2) і (16.4) показують, що функція $S(t)$ зменшується, а функція $R(t)$ збільшується (зокрема, $R(t) \geqslant 0$). Оскільки $S(t) \geqslant 0$ і $R(t) \leqslant N$, функції $S(t)$ і $R(t)$ мають обмеження при $t \to +\infty$. Починаючи з $I(t) = N - S(t) - R(t)$, $I(t)$ також має границю, коли $t \to +\infty$, який може бути лише нулем, як може бути видно інтегруванням (16.4). Рівняння (16.2) також показує, що

$$-\frac{d}{dt}[\log S] = a\, I.$$

Інтегруючи від $t = 0$ до $t = +\infty$, ми знаходимо :

$$\log S(0) - \log S_\infty = a \int_0^{+\infty} I(t)\, dt.$$

Рівняння (16.3) можна переписати як

$$\frac{dI}{dt} = -\frac{dS}{dt} - b\, I.$$

Інтегруючи від $t = 0$ до $t = +\infty$, ми отримуємо

$$-I(0) = S(0) - S_\infty - b \int_0^{+\infty} I(t)\, dt.$$

Комбінуючи два результати, ми отримуємо формулу (16.5), яка показує, що $S_\infty > 0$.

Коли початкова кількість інфікованих I_0 мала порівняно з чисельністю населення N, що часто буває на початку епідемії в місті, формулу (16.5) можна переписати, використовуючи $S_\infty = N - R_\infty$ як

$$-\log\left(1 - \frac{R_\infty}{N}\right) \approx \mathscr{R}_0\, \frac{R_\infty}{N}, \tag{16.6}$$

де за визначенням

$$\mathscr{R}_0 = \frac{a\,N}{b}\,.$$

Рівняння (16.6) має додатний розв'язок, тільки якщо $\mathscr{R}_0 > 1$. Таким чином, Кермак і Маккендрік дійшли такого висновку: епідемія зачепить суттєву частку населення лише в тому випадку, якщо $\mathscr{R}_0 > 1$. Існує поріг щільності населення $N^* = b/a$, нижче якого епідемія не може виникнути.

Коли розмір популяції N трохи вище цього порогу ($N = N^* + \varepsilon$), відбувається епідемія малої амплітуди. З (16.6) випливає, що $R_\infty \approx 2\,\varepsilon$. Так що $S_\infty \approx N^* - \varepsilon$: епідемія призводить до того, що сприйнятливе населення опускається нижче порогового значення N^* у тій самій мірі, в якій спочатку було вище.

Дійсно, використовуючи наближення $-\log(1-x) \approx x + \frac{x^2}{2}$, рівняння (16.6) стає

$$\frac{R_\infty}{N} + \frac{1}{2}\left(\frac{R_\infty}{N}\right)^2 \approx \mathscr{R}_0\,\frac{R_\infty}{N}\,.$$

Отже, $R_\infty \approx 2(\mathscr{R}_0 - 1)N = 2\,\frac{\varepsilon}{N^*}\,(N^* + \varepsilon) \approx 2\varepsilon$.

Як і в малярійній моделі Росса (розділ 12), умова $\mathscr{R}_0 > 1$ має просту інтерпретацію. Оскільки $a\,N$ - це кількість людей, яку одна заражена людина заражає за одиницю часу на початку епідемії, а $1/b$ - це середній інфекційний період, то $\mathscr{R}_0 = a\,N/b$ - це середня кількість вторинних випадків захворювання, зумовлена однією зараженою людиною на початку епідемії.

Для смертельних хвороб $R(t)$ - це сукупне число смертей з початку епідемії, а dR/dt - число смертей за одиницю часу. Кермак і Маккендрік помітили, що графік функції dR/dt в їхній математичній моделі справді має форму дзвона, яку можна очікувати від кривої епідемії (рисунок 16.4).

Для отримання dR/dt вони розділили (16.2) на (16.4), щоб отримати $dS/dR = -a\,S/b$. Так

$$S(t) = S(0)\,\exp(-a\,R(t)/b).$$

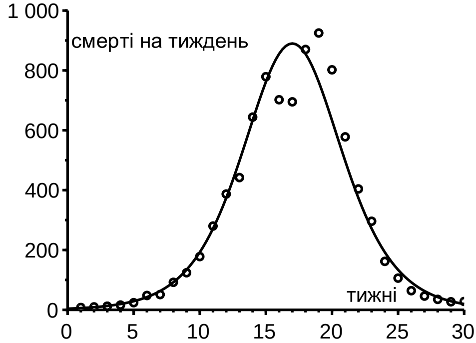


Рис. 16.4: Крива dR/dt в залежності від часу і даних про кількість смертей на тиждень під час епідемії чуми в Бомбеї в 1905-1906 рр.

Замінивши це на рівняння (16.4) і використовуючи

$$S(t) + I(t) + R(t) = N,$$

вони отримали рівняння

$$\frac{dR}{dt} = b\left[N - R - S(0)\,\exp\left(-\frac{a}{b}\,R\right)\right]\,, \tag{16.7}$$

яке досі не може бути розв'язане однозначно. Проте, якщо $\frac{a}{b}\,R(t)$ залишиться невеликим протягом всієї епідемії, то апроксимація $\exp(-u) \approx 1 - u + u^2/2$ дає

$$\frac{dR}{dt} \approx b\left[N - R - S(0) + S(0)\,\frac{a}{b}\,R - S(0)\,\frac{a^2}{2\,b^2}\,R^2\right]\,. \tag{16.8}$$

Це так зване рівняння Ріккаті з двома постійними розв'язками, одним додатним R_+ і одним від'ємним R_-, задане коренями полінома другого порядку в R у правій частині рівняння (16.8). Нехай $\tilde{R}(t)$ буде точним розв'язком (16.8), а $Q(t) = \tilde{R}(t) - R_+$. Тоді $Q(t)$ задовольняє диференціальному рівнянню Бернуллі, аналогічному рівнянню Данієля Бернуллі та Ферхюльста (див. (4.5) і (6.1)). Таким чином, можна безпосередньо адаптувати формулу (6.2), щоб отримати $Q(t)$. Легкий, але нудний розрахунок показує, що dQ/dt має форму

$$\frac{\alpha}{\cosh^2(\beta t - \gamma)},$$

де α, β і γ є константами, які складним чином залежать від параметрів моделі. Оскільки $dR/dt \approx d\tilde{R}/dt = dQ/dt$, Кермак і Маккендрік могли вибрати (α, β, γ) відповідно до своїх даних. Звичайно, сучасні комп'ютери та програми можуть легко розв'язати чисельно диференціальне рівняння (16.7) без проходження через ці наближення.

Таким чином, крива для dR/dt добре підігнана під дані про кількість смертей на тиждень під час епідемії чуми в Бомбеї в період із грудня 1905 р. до липня 1906 р. (рис. 16.4).

Кермак і Маккендрік також розглянули більш загальну модель, де заразність $a(x)$ залежить від часу x з моменту зараження, і де показник одужання $b(x)$ також залежить від x. Рівняння, що дає остаточну величину епідемії (коли початкове число інфікованих випадків мале), все ще (16.6), але з

$$\mathscr{R}_0 = N \int_0^{+\infty} a(x)\, e^{-\int_0^x b(y)\, dy}\, dx. \tag{16.9}$$

Параметр $\mathscr{R}_0$ має ту саму інтерпретацію, що й у попередньому випадку: це середнє число вторинних випадків, викликаних одним інфікованим на початку епідемії. Зверніть увагу на подібність (16.9) і формули Лотки (10.2) для $\mathscr{R}_0$ в демографії: вік замінюється часом із моменту інфікування, виживання - ймовірністю $e^{-\int_0^x b(y)\, dy}$ бути все ще інфікованим, фертильність - показником контакту $N\, a(x)$.

Кермак і Маккендрік розробили кілька інших математичних моделей епідемій протягом 1930-х років. Вони досі є будівельними блоками для більшості складніших моделей, що використовуються в даний час в епідеміології. Параметр $\mathscr{R}_0$, як і раніше, відіграє центральну роль в аналізі моделі.

Маккендрік пішов у відставку в 1941 р. й помер у 1943 р. Між 1930 р. та 1933 р. Кермак був співавтором декількох статей з математичної фізики з Вільямом Мак-Крі і Едмундом Віттекером, обидва з математичного факультету Единбурзького університету. У 1930-х і 1940-х роках команда хіміків Кермака намагалася синтезувати нові молекули з протималярійною активністю, але з обмеженим успіхом. У 1938 р. Кермак разом з Філіпом Егглтоном виступив співавтором популярної книги з елементарної біохімії, «Речі, з яких ми зроблені». У 1944 р. його було обрано членом Лондонського королівського товариства, а в 1949 р. він зайняв кафедру біохімії в Абердинському університеті. Пізніше він працював деканом факультету природничих наук. У 1968 р. він пішов на пенсію і помер у 1970 р.

Додаткове читання

1. Advisory Committee appointed by the Secretary of State for India, the Royal Society and the Lister Institute: Reports on plague investigations in India, XXII. *J. Hyg.* 7, 724–798 (1907) ncbi.nlm.nih.gov
2. Davidson, J.N., Yates, F., McCrea, W.H.: William Ogilvy Kermack 1898–1970. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 17, 399–429 (1971)
3. Gani, J.: A.G. McKendrick. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 323–327. Springer (2001)
4. Harvey, W.F.: A.G. McKendrick 1876–1943. *Edinb. Med. J.* 50, 500–506 (1943)
5. McKendrick, A.G.: Applications of mathematics to medical problems. *Proc. Edinb. Math. Soc.* 13, 98–130 (1926)
6. Kermack, W.O., McKendrick, A.G.: A contribution to the mathematical theory of epidemics. *Proc. R. Soc. Lond. A* 115, 700–721 (1927) gallica.bnf.fr

Розділ 17

Голдейн і мутації (1927)

В іншому розділі своєї статті 1922 р. Фішер розглянув проблему мутантного гена, який може бути переданий випадковому числу нащадків із заданим розподілом імовірностей. Формально проблема була такою самою, як і проблема зникнення сімей, але в генетичному контексті. Фішер показав, якщо розподіл імовірностей був розподілом Пуассона, і якщо мутантний ген не мав селективної переваги, то мутантний ген міг би зникнути з популяції дуже повільно. У 1927 р. британський біолог Голдейн продовжив дослідження цієї моделі та показав, що ймовірність того, що мутантний вигідний ген збереже себе, вдвічі вище його селективної переваги. Він також дав більш ретельне трактування проблеми зникнення.

Джон Бердон Сандерсон Голдейн (Haldane) народився в 1892 р. в Оксфорді, де його батько був професором фізіології в університеті. Голдейн навчався в Ітонському коледжі та після 1911 р. в Нью коледжі Оксфордського університету. Зосередившись на математиці на першому курсі, пізніше він звернувся до гуманітарних наук. Його навчання було перервано Першою світовою війною, під час якої він служив у Франції та Іраку. Будучи пораненим, він був відправлений у якості військового інструктора в Індію. У 1915 р. він опублікував першу статтю про генетичні експерименти на мишах, які він почав до війни. У 1919 р. він став стипендіатом Нью коледжу, викладаючи фізіологію і вивчаючи дихання, як і його батько. У 1923 р. він приєднався до лабораторії біохімії Ф.Г. Гопкінса[1] у Кембриджському університеті, де він зосередився на кінетиці ферментів. Він також опублікував науково-фантастичний роман «Дедал або наука і майбутнє» (1923 р.) та есе під назвою «Каллінік, захист хімічної війни» (1925 р.). У період з 1924 р. до 1934 р. він написав серію з десяти статей під назвою «Математична теорія природного і штучного добору».

[1] Фредерик Гоуленд Гопкінс, який отримав Нобелівську премію з фізіології та медицини в 1929 р. за роботу з вітамінів.

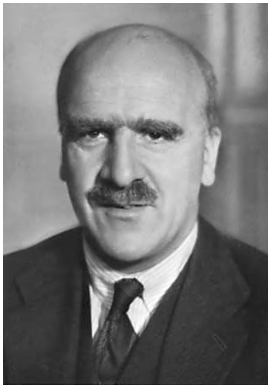


Рис. 17.1:
Голдейн (1892–1964)

У п'ятій статті цієї серії, опублікованій у 1927 р., Голдейн переглянув іншу генетичну модель, вивчену Фішером у 1922 р., модель, яка зосереджується на мутаціях. Фішер вивчив імовірність того, що мутантний ген вторгнеться в популяцію або зникне. Ця проблема формально така сама, як і у Б'янеме, Гальтона і Ватсона, щодо зникнення сімей. Але Фішер не робив жодних посилань на ці роботи, хоча, можливо, він читав статтю Гальтона і Ватсона, відтворену в додатку до книги Гальтона 1889 р. «Природна спадщина». Як і в розділі 9, позначимо p_k ймовірність передачі гена потомству k в першому поколінні ($k \geqslant 0$). Фішер розглянув також твірну функцію

$$f(x) = p_0 + p_1\, x + p_2\, x^2 + \cdots + p_k\, x^k + \cdots\ ,$$

за винятком того, що він не зафіксував верхню границю для k: сума може включати в себе нескінченну кількість елементів. Він зрозумів, що починаючи з однієї особини з мутантним геном у поколінні 0, ймовірність знаходження цього гена в k особинах є коефіцієнтом x^k в $f_1(x) = f(x)$ для покоління 1, в $f_2(x) = f(f(x))$ для покоління 2, в $f_3(x) = f(f(f(x))$ для покоління 3 тощо. Таким чином, стає зрозуміло, що це рівняння виконується:

$$f_n(x) = f(f_{n-1}(x)) \tag{17.1}$$

Це рівняння набагато практичніше, ніж рівняння $f_n(x) = f_{n-1}(f(x))$, отримане Ватсоном. Зокрема, з (17.1) випливає, що ймовірність зникнення в межах n поколінь $x_n = f_n(0)$ задовольняє ітераційній формулі $x_n = f(x_{n-1})$, як уже зауважив Б'янеме.

Як приклад, Фішер розглянув випадок рослини з мутантним геном, яка може виробляти N насінин, кожна насінина має ймовірність q вижити, щоб виробити нову рослину. Ймовірність p_k отримання k потомства з мутантним геном є біноміальною:

$$p_k = \binom{N}{k} q^k (1-q)^{N-k}$$

для всіх $0 \leqslant k \leqslant N$ і $p_k = 0$ для $k > N$. Таким чином, твірна функція записується так: $f(x) = (1 - q + q\,x)^n$. Нехай $\mathscr{R}_0 = Nq$ буде середньою кількістю насінин, які виживуть, щоб виробити нову рослину. Якщо N велике, а q маленьке, то

$$f(x) = \left(1 + \frac{\mathscr{R}_0}{N}(x-1)\right)^N \approx e^{\mathscr{R}_0(x-1)} = e^{-\mathscr{R}_0} \sum_{k=0}^{+\infty} \frac{(\mathscr{R}_0 x)^k}{k!} \ .$$

Ймовірнісний розподіл (p_k) прямує до $e^{-\mathscr{R}_0}\,(\mathscr{R}_0)^k/k!$, який називається пуассонівським розподілом. Потім Фішер обчислив імовірність зникнення мутантного гена в межах поколінь n, використовуючи $x_0 = 0$, $x_n \approx e^{\mathscr{R}_0(x_{n-1}-1)}$ і числові значення $N = 80$ та $q = 1/80$. В цьому випадку $\mathscr{R}_0 = Nq = 1$. Громіздкі обчислення показують, що $x_{100} \approx 0{,}98$: мутантний ген без селективної переваги ($\mathscr{R}_0 = 1$) зникає дуже повільно. Існує ще 2 % шанс, що цей ген буде присутній у популяції через 100 поколінь. У 1922 р. Фішер зупинив подальші дослідження цієї моделі.

Продовжуючи роботу Фішера, Голдейн вперше помітив у своїй статті 1927 р., що за будь-якого ймовірнісного розподілу (p_k) такого, що $p_0 > 0$, рівняння $x = f(x)$ має рівно два корені в інтервалі $(0, 1]$, коли середнє число потомства, що несе мутантний ген $\mathscr{R}_0$ строго більше 1, тобто коли у мутантного гена є селективна перевага. Більше того, ймовірність зникнення x_∞, яка є границею x_n коли $n \to +\infty$, є найменшим із двох коренів $x = f(x)$: ген має ненульову ймовірність осідання в популяції. На відміну від Б'янеме і Курно, Голдейн навів доказ цього висновку.

Дійсно, $f'(x) \geqslant 0$ і $f''(x) \geqslant 0$ на інтервалі $[0, 1]$. Іншими словами, функція $f(x)$ є зростаючою і опуклою. Припущення $f(0) = p_0 > 0$ і

$$f'(1) = \mathscr{R}_0 = p_1 + 2\,p_2 + 3\,p_3 + \cdots > 1$$

мають на увазі, що рівняння $f(x) = x$ має рівно два розв'язки на інтервалі $(0, 1]$: $x = 1$ та x^* таким чином, що $0 < x^* < 1$. Потім Голдейн послався на статтю Габріеля Кенігса 1883 р., в якій показано, що якщо $x_n = f(x_{n-1})$ і $x_n \to x_\infty$, то $x_\infty = f(x_\infty)$ і $|f'(x_\infty)| \leqslant 1$. Коли $f'(1) > 1$, єдиною можливістю є $x_\infty = x^*$.

Для випадку пуассонського розподілу з $f(x) = e^{\mathscr{R}_0(x-1)}$ та $\mathscr{R}_0$ трохи більше 1, ймовірність зникнення x_∞ дуже близька до 1. Рівняння $f(x_\infty) = x_\infty$ тоді еквівалентно

$$\mathscr{R}_0(x_\infty - 1) = \log x_\infty \approx (x_\infty - 1) - \frac{(x_\infty - 1)^2}{2}\,.$$

З цього випливає, що

$$1 - x_\infty \approx 2(\mathscr{R}_0 - 1).$$

Голдейн зробив висновок, що ймовірність того, що мутантний ген не вимре, вдвічі перевищує його селективну перевагу $\mathscr{R}_0 - 1$. Не цитуючи Голдейна, Фішер взяв як приклад у своїй книзі 1930 р. випадок, коли $\mathscr{R}_0 = 1{,}01$, що дає 2 % ймовірність того, що мутантний ген не вимре.

Голдейн став членом Лондонського королівського товариства в 1932 р. Він покинув Кембридж, щоб стати професором генетики, а потім біометрії в Університетському коледжі Лондона. Тоді його особливо цікавила генетика людини: оцінка частоти мутацій, генетичні карти хромосом тощо. Крім його наукових книг («Біологія тварин» в 1927 р. з Джуліаном Гакслі, «Ензими» в 1930 р. і «Причини еволюції» в 1932 р., «Біохімія генетики» в 1954 р.), він опублікував велику кількість статей із науки у пресі (наприклад, про походження життя) і деякі есе («Нерівність людини» в 1932 р., «Філософія біолога» в 1935 р., «Марксистська філософія і наука» в 1938 р., «Спадковість і політика» в 1938 р. і «Наукові досягнення» в 1947 р.). Після кількох візитів до Іспанії під час громадянської війни він намагався переконати свою країну побудувати укриття від повітряних бомбардувань. Під час Другої світової війни він працював над проблемами дихання на підводних човнах. Член Комуністичної партії з 1942 р., він пішов у відставку в 1950 р. через офіційну відмову від менделевської генетики з ідеологічних причин в СРСР під впливом Лисенка. У 1957 році він оселився в Індії, де продовжив свої дослідження, спочатку в Індійському статистичному інституті в Калькутті, а потім в Бхубанешварі. Ставши громадянином Індії, він помер в 1964 році.

Додаткове читання

1. Clark, R.: *J.B.S., The Life and Work of J.B.S. Haldane*. London (1968)
2. Haldane, J.B.S.: A mathematical theory of natural and artificial selection, Part V, Selection and mutation. *Proc. Camb. Philos. Soc.* 23, 838–844 (1927)
3. Haldane, J.B.S.: *The Causes of Evolution*. Longmans (1932) archive.org
4. Pirie, N.W.: John Burdon Sanderson Haldane 1892-1964. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 12, 218–249 (1966)

Розділ 18

Ерланг і Штеффенсен про проблему вимирання (1929–1933)

У 1929 р. данський телефонний інженер Ерланг в черговий раз розглянув проблему зникнення прізвищ. Його співвітчизник статистик Штеффенсен розробив повний розв'язок цієї проблеми. Він показав, зокрема, що математичне сподівання кількості нащадків у кожному поколінні зростає в геометричній прогресії, тим самим перетворюючись на міст між стохастичною і детерміністичною моделями населення.

Агнер Краруп Ерланг (Erlang) народився в 1878 р. в Лонборзі, Данія. Його батько був шкільним учителем. Між 1896 і 1901 роками молодий Ерланг вивчав математику, фізику і хімію в Копенгагенському університеті. Потім він викладав кілька років у середніх школах, зберігаючи при цьому інтерес до математики, особливо до теорії ймовірностей. Він познайомився з Йенсеном, головним інженером копенгагенської телефонної компанії та математикомлюбителем, який переконав його в 1908 р. приєднатися до нової науково-дослідної лабораторії компанії. Ерланг почав публікувати статті про застосування теорії ймовірностей для управління телефонними дзвінками. У 1917 р. він відкрив формулу часу очікування, яка швидко стала використовуватися телефонними компаніями по всьому світу. Його статті, вперше опубліковані данською мовою, були потім перекладені кількома іншими мовами.

У 1929 р. Ерланг зацікавився тією самою проблемою вимирання, яку Б'янеме, Гальтон і Ватсон вивчали до нього стосовно прізвищ, а Фішер і Голдейн - стосовно мутантних генів. Як і його попередники, він не знав про всі опубліковані роботи. Знову назвавши p_k ймовірністю для однієї людини мати потомство k, він зауважив, що ймовірність x_n вимирання в межах n поколінь задовольняє рівняння

$$x_n = p_0 + p_1\, x_{n-1} + p_2\, (x_{n-1})^2 + \cdots = f(x_{n-1})$$

з $x_0 = 0$. Він також зауважив, що загальна ймовірність вимирання x_∞, яка є границею x_n при $n \to +\infty$, є розв'язком рівняння

Рис. 18.1:
Ерланг (1878–1929)

$x_\infty = f(x_\infty)$. Він зрозумів, що $x = 1$ завжди є розв'язком, і що існує інший розв'язок між 0 та 1, коли середня кількість потомства $\mathscr{R}_0 = f'(1)$ більше 1. Але, схоже, він не зміг зрозуміти, який із цих двох розв'язків є правильним. Як і Гальтон, він представив цю проблему в 1929 р. в данському математичному журналі «*Matematisk Tidsskrift*»:

> «Питання 15. Коли ймовірність того, що людина має k дітей, дорівнює p_k, де $p_0 + p_1 + p_2 + \cdots = 1$, Знайдіть імовірність того, що його сім'я вимре.»

На жаль, Ерланг помер у тому самому 1929 р. у віці 51 рік. Власне кажучи, він помер бездітним[1].

Професор актуарної математики Копенгагенського університету Йохан Фредерік Штеффенсен (Steffensen) відповів на запитання Ерланга. Він опублікував у 1930 р. свій розв'язок у тому самому данському журналі: ймовірність зникнення x_∞ завжди найменший корінь рівняння $x = f(x)$ в замкнутому інтервалі $[0, 1]$, як уже помітили Б'янеме та Голдейн. Доведення Штеффенсена можна знайти в сучасних підручниках.

Дійсно, ми бачили, що ймовірність зникнення x_∞ - це розв'язок $x = f(x)$ на замкненому інтервалі $[0, 1]$. Нехай x^* буде найменшим таким розв'язком. За визначенням $x^* \leqslant x_\infty$. Спочатку

[1] В пам'ять про нього Міжнародний телефонний консультативний комітет у 1946 р. вирішив назвати «ерланг» одиницею вимірювання інтенсивності телефонного трафіку. «Ерланг» - це також назва мови програмування, дана компанією *Ericsson*.

Штеффенсен помітив, що $x^* = f(x^*) \geqslant p_0 = x_1$. Припустимо шляхом індукції, що $x^* \geqslant x_n$. Тоді $x^* = f(x^*) \geqslant f(x_n) = x_{n+1}$, оскільки функція $f(x)$ зростає. Так що $x^* \geqslant x_n$ для всіх n. Взявши границю, маємо $x^* \geqslant x_\infty$. Так що $x_\infty = x^*$.

Штеффенсен також дав більш формальне пояснення, чому $x = 1$ є єдиним коренем $x = f(x)$, коли середнє число потомства $\mathscr{R}_0 = f'(1)$ менше або дорівнює 1 (рисунок 18.2a), і чому є лише один корінь, відмінний від $x = 1$, у випадку, коли $\mathscr{R}_0 > 1$ (рисунок 18.2b). Зверніть увагу, що $\mathscr{R}_0 = f'(1)$ - це нахил функції $f(x)$ при $x = 1$.

Він помітив, що для будь-якого кореня $x = f(x)$,

$$1 - x = 1 - f(x) = 1 - p_0 - \sum_{k=1}^{+\infty} p_k\, x^k = \sum_{k=1}^{+\infty} p_k (1 - x^k)\ .$$

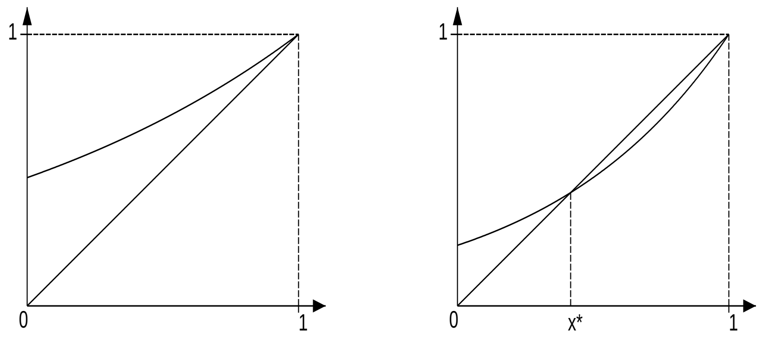
Припустивши $x \neq 1$ та розділивши на $1 - x$, ми отримаємо

$$1 = p_1 + p_2(1 + x) + p_3(1 + x + x^2) + \cdots\ . \tag{18.1}$$

Коли x збільшується з 0 до 1, права частина рівняння (18.1) збільшується з $1 - p_0$ до $\mathscr{R}_0 = f'(1)$. Якщо $\mathscr{R}_0 < 1$, то рівняння (18.1) не має розв'язку. Якщо $\mathscr{R}_0 \geqslant 1$ і якщо ми виключимо тривіальний випадок $p_1 = 1$, то права частина рівняння (18.1) є строго зростаючою функцією x. Інакше не було б $k \geqslant 2$, такого, що $p_k \neq 0$, і $\mathscr{R}_0$ дорівнювало б $p_1 < 1$. Як наслідок, коли $\mathscr{R}_0 \geqslant 1$, рівняння (18.1) в інтервалі $[0, 1]$ має один і лише один розв'язок.

Штеффенсен, який також був президентом Данського актуарного товариства та Данського математичного товариства, був запрошений до Лондонського університету в 1930 р. Його Британський колега В Елдертон розповів йому про роботу Гальтона і Ватсона. У 1933 р. Штеффенсен опублікував нову статтю в анналах Інституту ім. Анрі Пуанкаре, де в 1931 р. він провів конференцію. Він підсумував результати своєї статті данською мовою і порівняв їх із результатами Ватсона. Він також показав, що математичне сподівання числа нащадків у поколінні n дорівнює $(\mathscr{R}_0)^n$.

Дійсно, нехай $p_{k,n}$ - це ймовірність того, що існує k нащадків у поколінні n, починаючи з однієї людини в поколінні 0. У своїй



(a) (b)

Рис. 18.2: Графік функцій $y = x$ та $y = f(x)$ в прикладі Розділу 17, $f(x) = e^{\mathscr{R}_0(x-1)}$, з $\mathscr{R}_0 = 0{,}75 < 1$ (a) або $\mathscr{R}_0 = 1{,}5 > 1$ (b).

статті 1930 р. Штеффенсен, як і його попередники, зауважив, що твірна функція

$$f_n(x) = \sum_{k=0}^{+\infty} p_{k,n}\, x^k$$

для покоління n задовольняє $f_1(x) = f(x)$ та

$$f_n(x) = f(f_{n-1}(x)). \tag{18.2}$$

Нехай M_n буде математичним сподіванням кількості нащадків у поколінні n. Тоді

$$M_n = \sum_{k=1}^{+\infty} k\, p_{k,n} = f_n'(1)\,.$$

Диференціюючи (18.2), ми отримуємо $f_n'(x) = f'(f_{n-1}(x)) \times f_{n-1}'(x)$. Отже,

$$M_n = f_n'(1) = f'(f_{n-1}(1)) \times f_{n-1}'(1) = f'(1) \times M_{n-1} = \mathscr{R}_0 \times M_{n-1}.$$

Оскільки $M_1 = f_1'(1) = f'(1) = \mathscr{R}_0$, з цього випливає, що $M_n = (\mathscr{R}_0)^n$ для всіх n.

Отже, очікувана кількість потомства збільшується або зменшується в геометричній прогресії в залежності від того, чи $\mathscr{R}_0$ є більшим або меншим за 1. Очікувана кількість потомства поводиться як в детерміністичних моделях зростання населення, розглянутих Ейлером, Мальтусом та ін. Однак, навіть коли $\mathscr{R}_0 > 1$, існує ненульова ймовірність x_∞, що сім'я вимре. У детерміністичних моделях така ймовірність не виникає.

Вивчений Штеффенсеном і його попередниками стохастичний процес досі є основним елементом багатьох інших реалістичних моделей динаміки населення. Ми ще раз згадаємо про цю проблему в розділі 20. Щодо Штеффенсена, то він залишався професором Копенгагенського університету до 1943 р. і помер у 1961 р.

Додаткове читання

1. Brockmeyer, E., Halstrøm, H.L., Jensen, A.: The life and works of A.K. Erlang. *Trans. Dan. Acad. Techn. Sci.* 2 (1948)
2. Erlang, A.K.: Opgave Nr. 15. *Mat. Tidsskr. B*, 36 (1929) → Guttorp (1995)
3. Guttorp, P.: Three papers on the history of branching processes. *Int. Stat. Rev.* 63, 233–245 (1995) www.stat.washington.edu/research/reports/1992/tr242.pdf
4. Heyde, C.C.: Agner Krarup Erlang. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 328–330. Springer (2001)
5. Ogborn, M.E.: Johan Frederik Steffensen, 1873–1961. *J. R. Stat. Soc. Ser. A* 125, 672–673 (1962)
6. Steffensen, J.F.: Om Sandssynligheden for at Afkommet uddør. *Mat. Tidsskr. B*, 19–23 (1930) → Guttorp (1995)
7. Steffensen, J.F.: Deux problèmes du calcul des probabilités. *Ann. Inst. Henri Poincaré* 3, 319–344 (1933) archive.numdam.org

Розділ 19

Райт і випадковий генетичний дрейф (1931)

> У 1931 р. американський біолог Сьюал Райт розробив дослідження стохастичної моделі в популяційній генетиці, яке засноване на тих самих припущеннях, що і в законі Гарді-Вайнберга, за винятком того, що популяція не вважається нескінченно великою. Частоти генотипів перестали бути постійними. Один із двох алелів насправді зникне, але, можливо, після дуже довгого часу. Тлумачення цієї моделі залишалося предметом суперечки між Райтом і Фішером, який вважав, що природний добір відіграє в еволюції більш важливу роль, ніж стохастичність.

Сьюалл Райт (Wright) народився в Массачусетсі в 1889 р. Він навчався в невеликому коледжі в Іллінойсі, де його батько викладав економіку. Після отримання ступеня магістра біології в Університеті Іллінойсу в Урбані та літньої школи в лабораторії Cold Spring Harbor, Райт отримав ступінь доктора філософії в Гарвардському університеті з питання про успадкування кольору шерсті у морських свинок. З 1915 до 1925 р. він продовжував працювати над експериментами зі схрещування морських свинок у відділі тваринництва Міністерства сільського господарства США у Вашингтоні. Для аналізу цих експериментів він розробив «метод коефіцієнтів шляху». Потім він вступив на факультет зоології Чиказького університету.

Під впливом статті Фішера 1922 р. про генетику популяції (див. розділ 14) Райт написав в 1925 р. довгу статтю під назвою «Еволюція в популяціях Менделя», яка була остаточно опублікована в 1931 р. Зокрема, він вивчав математичну модель, яка також побічно з'явилася в книзі Фішера в 1930 р. «Генетична теорія природного відбору». Як і в законі Гарді-Вайнберга, ця модель розглядає випадок, коли існує лише два можливі алеля A й a для одного локусу, але передбачається, що популяція не нескінченно велика. Сенс полягає в тому, щоб зрозуміти, як впливає це обмеження на генетичний склад популяції. Так нехай N буде загальним числом індивідів, яке передбачається однаковим для всіх поколінь. Кожний індивід

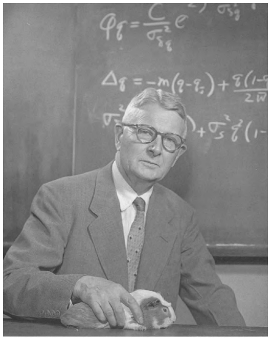


Рис. 19.1:
Райт (1889–1988)

має два алеля. Таким чином, у популяції в кожному поколінні є в цілому $2N$ алелів. Модель також передбачає, що спарювання відбувається випадковим чином. Якщо є i алелів A та $2N-i$ алелів a в поколінні n, то алель, обраний випадковим чином серед індивідів у поколінні $n+1$, буде A з імовірністю $\frac{i}{2N}$ та a з імовірністю $1-\frac{i}{2N}$. Таким чином, кількість алелів A в поколінні $n+1$ дорівнюватиме j з імовірністю[1]:

$$p_{i,j} = \binom{2N}{j} \left(\frac{i}{2N}\right)^j \left(1-\frac{i}{2N}\right)^{2N-j}, \tag{19.1}$$

де $\binom{2N}{j}$ - біноміальний коефіцієнт, що дорівнює $\frac{(2N)!}{j!(2N-j)!}$. Нехай X_n буде числом алелів A в поколінні n: це випадкова змінна (рисунок 19.2).

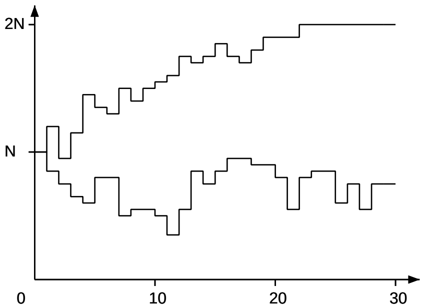
Знаючи, що $X_n = i$, можна показати, що сподівання X_{n+1} дорівнює i: це нагадує закон Гарді-Вайнберга, де частота алеля A залишалася незмінною протягом поколінь.

Дійсно, розглянемо твірну функцію

$$f(x) = \sum_{j=0}^{2N} p_{i,j}\, x^j = \left(1-\frac{i}{2N}+\frac{ix}{2N}\right)^{2N},$$

[1] Малеко (1944) представив це формулювання в термінах ланцюгів Маркова.

Рис. 19.2: Дві симуляції, що показують варіації числа X_n алелів A упродовж 30 поколінь, якщо $N = 20$ та $X_0 = 10$.



Сподівання X_{n+1}, знаючи, що $X_n = i$ буде тоді

$$\sum_{j=0}^{2N} j\, p_{i,j} = f'(1) = i. \tag{19.2}$$

Проте в даній моделі можливо, що, починаючи з початкової умови $X_0 = i$ для $0 < i < 2N$, через деяку кількість поколінь випадково настає подія $X_n = 0$. У такому випадку всі алелі матимуть тип a, й X_n залишаться рівними 0 у всіх майбутніх поколіннях. Така сама фіксація відбудеться і з алелем A, якщо $X_n = 2N$ через певну кількість поколінь. Таким чином, коли передбачається нескінченно велика популяція, як у моделі Гарді-Вайнберга, два алеля не можуть зникнути, оскільки їхні частоти залишаються постійними. Якщо взяти до уваги скінченний розмір популяції, як у моделі Фішера-Райта, частоти двох алелів коливаються, й один із алелів може зникнути і зникне.

Починаючи з $X_0 = i$, можна легко обчислити ймовірність Q_i для популяції, яка буде зафіксована в стані $X = 0$. Дійсно, Q_i має задовольняти «граничним умовам».

$$Q_0 = 1, \quad Q_{2N} = 0. \tag{19.3}$$

Більше того,

$$Q_i = \sum_{j=0}^{2N} p_{i,j}\, Q_j\,, \tag{19.4}$$

тому що $p_{i,j}\, Q_j$ - це ймовірність, зафіксована в стані $X = 0$, починаючи з $X_0 = i$ та проходячи через $X_1 = j$. Оскільки $\sum_{j=0}^{2N} p_{i,j} = 1$, то ми бачимо (19.2), що $Q_i = 1 - \frac{i}{2N}$ є розв'язком системи (19.3) - (19.4). Отже, ймовірність того, що, починаючи з i алелів типу A в популяції розміром N, система розвивається в бік популяції, що містить лише алель a, дорівнює $1 - \frac{i}{2N}$. Аналогічно, ймовірність того, що вона еволюціонує в бік сукупності, яка містить лише алель A, дорівнює $\frac{i}{2N}$.

Райту вдалося показати, що кількість поколінь, які проходять до фіксації в одному з двох крайніх станів, становить близько $2n$ поколінь (рисунок 19.3). Для населення в кілька мільйонів людей цей час був би настільки тривалим, що частоти алелів можна було б вважати майже постійними, як у законі Гарді-Вайнберга.

Дійсно, припустимо, що в популяції в поколінні 0 є i_0 алелів типу A. Нехай $u_i^{(n)}$ буде ймовірність того, що в населенні в поколінні n присутні i алелів типу A. Тоді

$$u_j^{(n+1)} = \sum_{i=0}^{2N} u_i^{(n)}\, p_{i,j}$$

для всіх $j = 0, \ldots, 2N$. Ми вже бачили це, коли $n \to +\infty$,

$$u_0^{(n)} \to 1 - \frac{i_0}{2N}\,, \quad u_{2N}^{(n)} \to \frac{i_0}{2N}\,, \quad u_i^{(n)} \to 0$$

для всіх $0 < i < 2N$. Райт зауважив, що якщо $u_i^{(n)} = v$ для всіх $i = 1, \ldots, 2N-1$, тоді

$$u_j^{(n+1)} = v \binom{2N}{j} \sum_{i=1}^{2N-1} \left(\frac{i}{2N}\right)^j \left(1 - \frac{i}{2N}\right)^{2N-j} \tag{19.5}$$

для всіх $1 < j < 2N$, тому що $p_{0,j} = p_{2N,j} = 0$. Коли N досить велике,

$$\frac{1}{2N} \sum_{i=1}^{2N-1} \left(\frac{i}{2N}\right)^j \left(1 - \frac{i}{2N}\right)^{2N-j} \approx \int_0^1 x^j (1-x)^{2N-j}\, dx = \frac{j!\,(2N-j)!}{(2N+1)!}\,, \tag{19.6}$$

значення інтеграла, що отримується послідовним інтегруванням по частинах. Об'єднуючи (19.5) і (19.6), ми отримуємо, нарешті, що при $0 < j < 2N$

$$u_j^{(n+1)} \approx \frac{2N}{2N+1}\, v = \left(1 - \frac{1}{2N+1}\right) u_j^{(n)}\,.$$

Таким чином, імовірності $u_j^{(n)}$ для всіх $0 < j < 2N$ зменшуються зі швидкістю близько $1/2N$ за покоління. Ця швидкість дуже повільна, якщо N велике. Зменшення практично не відбувається, якщо, наприклад, N має порядок мільйонів.

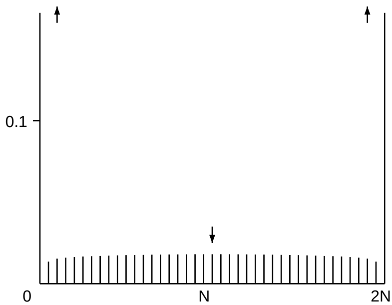


Рис. 19.3: Ймовірність того, що в популяції є i алелів A ($i = 0, \ldots, 2N$ по горизонтальній осі) після 30 поколінь, якщо $N = 20$ та $X_0 = 10$.

У 1922 р. Фішер уже намагався оцінити цей коефіцієнт фіксації ($1/2N$), але пропустив множник 2. У будь-якому випадку, два вчених не погодилися щодо типового розміру N для популяцій, що розмножуються. Для теорії еволюції, робота Райта показала, що випадковий генетичний дрейф у невеликій популяції може бути механізмом походження видів. Біологи, які працюють над класифікацією видів, дійсно помітили, що відмінності між видами або підвидами часто не мають очевидного пояснення з погляду природного добору. У 1940-х-1950-х роках Фішер і його колега Е. Форд відкидали цю ідею. Вони обидва думали, що випадковий генетичний дрейф був такий, яким можна знехтувати, порівняно з природним добором. Вони посилалися, зокрема, на своє дослідження коливань частоти генів у невеликій ізольованій популяції метеликів (*Panaxia dominula*) поблизу Оксфорда, де три генотипи для певного гена (загальна гомозигота, гетерозигота і рідкісна гомозигота) можна було відрізнити візуально. Ще одна відома дискусія з приводу відповідного впливу природного добору і випадкового дрейфу стосувалася еволюції равликів роду *Cepaea*. Більш реалістичні моделі еволюції тепер поєднують випадковий дрейф, селекцію, мутацію, міграцію, невипадкове спарювання тощо. Пізніше роль випадкового дрейфу була знову підкреслена японським вченим Мото Кімура з його «нейтральною теорією молекулярної еволюції». Іншим наслідком став розвиток коалесцентної теорії (введеної Джоном Кінгманом в 1982 р.), в якій простежується походження генів у минулому, до того моменту, коли у них з'явився єдиний загальний предок.

Райт став членом Національної академії наук у 1934 р. Протягом багатьох років він працював з Феодосієм Добжанським над генетикою природних популяцій мух (*Drosophila pseudoobscura*) в районі Долини Смерті (США). У 1955 р. він пішов на пенсію з Чиказького університету, але ще п'ять років пропрацював професором в Університеті Вісконсіна-Медісона. У період з 1968 до 1978 р. він опублікував чотиритомний трактат, що узагальнює його роботу «Еволюція і генетика популяцій». Він отримав премію Бальцана в 1984 р. і помер у 1988 р. у віці 98 років.

Додаткове читання

1. Fisher, R.A.: *The Genetical Theory of Natural Selection.* Clarendon Press, Oxford (1930) archive.org
2. Hill, W.G.: Sewall Wright, 21 December 1889–3 March 1988. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 36, 568–579 (1990)
3. Kimura, M.: *The Neutral Theory of Molecular Evolution.* Cambridge University Press (1983)
4. Malécot, G.: Sur un problème de probabilités en chaîne que pose la génétique. *C. R. Acad. Sci. Paris* 219, 379–381 (1944)
5. Provine, W.B.: *Sewall Wright and Evolutionary Biology.* University of Chicago Press (1989)
6. Wright, S.: Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16, 97–159 (1931) www.esp.org
7. Wright, S.: *Evolution and the Genetics of Populations*, Vol. 2. University of Chicago Press (1969)

Розділ 20

Поширення генів (1937)

> У 1937 р. Рональд Фішер і три російських математика - Колмогоров, Петровський і Піскунов - самостійно досліджували рівняння з частинними похідними для географічного поширення вигідного гена. Вони показали, що частота гена поводиться як хвиля, що рухається з чітко визначеною швидкістю в залежності від вигоди гена та коефіцієнта дифузії. Їхні роботи стали початком для теорії реакційно-дифузійних рівнянь.

У 1937 р. були опубліковані дві статті, що знайомлять з новим підходом до вивчення просторової неоднорідності в динаміці населення. Фішер був автором першої статті під назвою «Хвиля просування корисних генів», що з'явилася в «*Annals of Eugenics*». Він вивчав просторове поширення сприятливого гена в популяції. Як спрощення він розглядав простір, зведений до одного виміру і назвав $u(x,t)$ пропорцією популяції, що знаходиться в точці x в момент часу t, що має сприятливий ген. Так що $0 \leqslant u(x,t) \leqslant 1$. Для включення природного добору він використовував рівняння (14.6) з неперервною часовою змінною

$$\frac{\partial u}{\partial t} = a\, u\, (1-u)\ ,$$

де a - додатний параметр. Для заданого значення x ми впізнаємо логістичне рівняння Ферхюльста (див. розділ 6) з розв'язком $u(x,t)$, який прямує до 1 коли $t \to +\infty$. Крім того, Фішер припустив, що потомство особини, що знаходиться в точці x зі сприятливим геном, не залишається в тій самій точці, а випадковим чином розсіюється в околі x. За аналогією з фізикою він стверджував, що до рівняння для $u(x,t)$ необхідно додати дифузійний член, що призведе до диференціального рівняння з частинними похідними

$$\frac{\partial u}{\partial t} = a\, u\, \big(1-u\big) + D\, \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}\ . \tag{20.1}$$

Коли коефіцієнт добору a дорівнює нулю, це зводиться до рівняння дифузії, введеного Фур'є у свою теорію тепла і згодом використаного Фіком для дифузії фізичних частинок. У 1904 р. Рональд Росс почав розглядати випадкове розсіювання в динаміці населення. Тоді він зацікавився, як зменшується щільність комарів зі збільшенням відстані від місця розмноження. Ця проблема привернула увагу Карла Пірсона та лорда Рейлі. До 1937 р. значно зріс обсяг наукової літератури з рівнянь дифузії, зокрема, після роботи Ейнштейна про броунівський рух.

Фішер показав, що існують розв'язки рівняння (20.1) виду

$$u(x,t) = U(x + v\,t),$$

що задовольняють трьом умовам

$$0 \leqslant u(x,t) \leqslant 1, \quad u(x,t) \underset{x\to-\infty}{\longrightarrow} 0, \quad u(x,t) \underset{x\to+\infty}{\longrightarrow} 1,$$

за умови, що $v \geqslant v^*$, де

$$v^* = 2\sqrt{a\,D}\,.$$

Ці розв'язки поєднують стаціонарний стан $u = 1$ зі сприятливим геном, а стаціонарний стан $u = 0$ - з відсутністю такого гена. Вони являють собою хвилі, що поширюються зі швидкістю v в напрямку зменшення значень x. Дійсно, $u(x - v\,T, t + T) = u(x,t)$: частина хвилі, яка перебувала в позиції x в момент часу t, переміщається в позицію $x - v\,T$ в момент часу $t + T$.

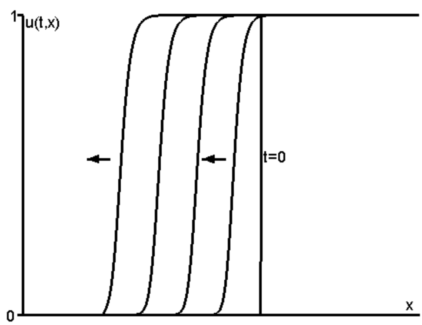


Рис. 20.1: Поширення справа наліво сприятливого гена зі швидкістю v^*. Частота гена $u(t,x)$ при $t = 0$ є «сходинкою».

Дійсно, поклавши $z = x + v\,t$, Фішер помітив, якщо $u(x,t) = U(z)$, то

$$\frac{\partial u}{\partial t} = v\,U'(z), \quad \frac{\partial u}{\partial x} = U'(z), \quad \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = U''(z).$$

Якщо u є розв'язком рівняння (20.1), тоді

$$v\,U'(z) = a\,U(z)\,(1 - U(z)) + D\,U''(z)\,. \qquad (20.2)$$

Коли u близьке до 0, тобто коли $z \to -\infty$, Фішер очікував, що $U(z) \to 0$ і $U'(z) \to 0$. Позначивши k границю $U'(z)/U(z)$, коли $z \to -\infty$, ми знаємо з правила Лопіталя, що $U''(z)/U'(z)$ також прямує до k. Тому,

$$U''(z)/U(z) = [U''(z)/U'(z)] \times [U'(z)/U(z)] \longrightarrow k^2.$$

Розділивши рівняння (20.2) на $U(z)$ і поклавши $z \to -\infty$, ми отримуємо рівняння другого порядку

$$D\,k^2 - v\,k + a = 0.$$

Але k має бути дійсним числом. Тому дискримінант цього рівняння повинен бути невід'ємним: $v^2 - 4\,a\,D \geqslant 0$, або

$$v \geqslant 2\sqrt{a\,D} = v^*.$$

Отже, $v \geqslant v^*$ є необхідною умовою існування хвилі, що поширюється зі швидкістю v. Також ця умова є достатньою, як пояснюється нижче.

Фішер зауважив, що для великого класу початкових умов, наприклад для «сходинки», вибирається лише та хвиля, яка поширюється точно зі швидкістю v^*: $u(x,0) = 0$ для $x < 0$, $u(x,0) = 1$ для $x \geqslant 0$. На рисунку 20.1 показано, як ця розривна початкова умова поступово перетворюється на гладку хвилю, що поширюється в напрямку зменшення x зі швидкістю v^*.

У тому самому 1937 р., незалежно від робіт Фішера, Андрій Миколайович Колмогоров, Іван Георгійович Петровський і Микола Семенович Піскунов вивчали одну й ту саму проблему поширення домінантного гена.

Колмогоров народився в 1903 р. в Тамбові, Росія. Вивчаючи математику в Московському державному університеті він виконав ряд важливих робіт з тригонометричних рядів. Він став науковим співробітником Інституту математики і механіки в 1929 р. та професором університету в 1931 р. Він працював над стохастичними процесами та їхнім зв'язком із диференціальними рівняннями та диференціальними рівняннями з частинними похідними. У 1933 р. він опублікував трактат, який заклав сучасні основи теорії ймовірностей. Його дослідницькі інтереси включали топологію, теорію наближення, марковські ланцюги, броунівський рух, а також застосування до біологічних проблем. У 1935 р. він опублікував статтю з генетики, в якій обговорювалися результати робіт Гарді, Фішера та Райта. У 1936 р. опублікував статтю про узагальнення системи Лотки-Вольтерри.

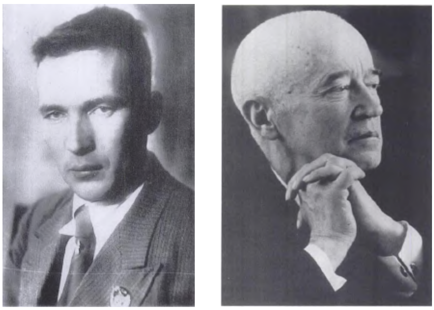


Рис. 20.2: Колмогоров (1903–1987) і Петровський (1901–1973)

Петровський народився в 1901 р. в Севську. Він також вивчав математику в Московському державному університеті, де він став професором у 1933 р. Він працював переважно над теорією диференціальних рівнянь із частинними похідними і топологією дійсних алгебраїчних кривих, а також написав кілька статей про звичайні диференціальні рівняння і про теорію ймовірностей. Піскунов, що народився в 1908 р., також закінчив факультет математики Московського державного університету.

Протягом 1930-х років Колмогоров мав контакти з А.С. Серебровським, піонером популяційної генетики в Москві. У той час захист генетики в СРСР ставав все більш небезпечним через зліт Лисенка, агронома, якому вдалося переконати Сталіна в тому, що генетика Менделя - це лише «буржуазна псевдонаука». Сьомий міжнародний конгрес із генетики, спочатку запланований на 1937 р. у

Москві, був скасований. Багато радянських генетиків були страчені або відправлені в трудові табори.

У своїй статті 1937 р. під назвою «Дослідження рівняння дифузії зі зростанням кількості речовини та його застосування до біологічної проблеми», опублікованій у Віснику МДУ, Колмогоров, Петровський і Піскунов проте використовували математичну модель, засновану на генетиці Менделя. Їхня модель була диференціальним рівнянням із частинними похідними виду

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u) + D\,\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \tag{20.3}$$

де $u(x,t)$ - це частота сприятливого гена в точці x та в момент часу t. Передбачається, що функція $f(u)$ задовольняє кільком умовам: $f(0) = f(1) = 0$, $f(u) > 0$ якщо $0 < u < 1$, $f'(0) > 0$ та $f'(u) < f'(0)$ якщо $0 < u \leqslant 1$. Автори показали результат, аналогічний Фішеру, але з більш суворим доведенням: якщо початкова умова така, що $0 \leqslant u(x,0) \leqslant 1$, $u(x,0) = 0$ для всіх $x < x_1$ та $u(x,0) = 1$ для всіх $x > x_2 \geqslant x_1$, то ген поширюється зі швидкістю

$$v^* = 2\sqrt{f'(0)\,D}.$$

Пошук розв'язку $u(x,t) = U(z)$, де $z = x + vt$ призводить до очевидного узагальнення рівняння (20.2) $v\,U'(z) = f(U(z)) + D\,U''(z)$. Це диференціальне рівняння другого порядку можна переписати як систему диференціальних рівнянь першого порядку.

$$\frac{dU}{dz} = p, \quad \frac{dp}{dz} = \frac{v\,p - f(U)}{D}. \tag{20.4}$$

Нагадаємо, що $U(z)$ має бути таким, що $U(z) \to 0$ при $z \to -\infty$ та $U(z) \to 1$ при $z \to +\infty$. В околі стійкого стану $(U = 0, p = 0)$ системи (20.4), маємо $f(U) \approx f'(0)\,U$. Так що (20.4) можна апроксимувати лінійною системою

$$\frac{dU}{dz} = p, \quad \frac{dp}{dz} = \frac{v\,p - f'(0)\,U}{D}. \tag{20.5}$$

Пошук експоненційних розв'язків у вигляді $U(z) = U_0\,e^{kz}$ та $p(z) = p_0\,e^{kz}$ дає характеристичне рівняння $Dk^2 - vk + f'(0) = 0$, як у статті Фішера. Знову ж таки k має бути дійсним (інакше u коливалося б і набуло б від'ємних значень). Таким чином,

$v \geqslant 2\sqrt{f'(0)D} = v^*$. Тоді два кореня для k будуть дійсними і додатними. Якщо $v > v^*$, то обидва корені різні, а стаціонарний стан $(U = 0, p = 0)$ - нестійкий вузол. Якщо $v = v^*$, то два кореня ідентичні й $(U = 0, p = 0)$ - нестійкий дегенеративний вузол, як показано на рисунку 20.3. Аналогічно, система (20.4) в околі стійкого стану $(U = 1, p = 0)$ веде до лінійної системи

$$\frac{d(U-1)}{dz} = p, \quad \frac{dp}{dz} = \frac{v\,p - f'(1)(U-1)}{D}$$

і до характеристичного рівняння $Dk^2 - vk + f'(1) = 0$. Дискримінант $v^2 - 4Df'(1) \geqslant 0$ оскільки $f'(1) \leqslant 0$. Якщо $f'(1) < 0$, то існують два дійсних кореня протилежного знака і $(U = 1, p = 0)$ є сідлоподібною точкою. Якщо $f'(1) = 0$, то один корінь дорівнює нулю, а інший додатний (див. рисунок 20.3). Детальний аналіз показує, що для всіх

$$v \geqslant 2\sqrt{f'(0)D}$$

існує єдина інтегральна крива, що з'єднує два стаціонарних стани $(U = 0, p = 0)$ і $(U = 1, p = 0)$, як в особливому випадку рисунка 20.3.

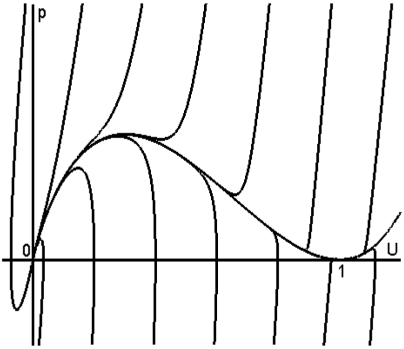
Колмогоров, Петровський і Піскунов далі строго показали, що диференціальне рівняння з частинними похідними (20.3) має єдиний розв'язок $u(x,t)$, який задовольняє початковій умові, такий, що $0 < u(x,t) \leqslant 1$ для всіх x та $t > 0$, що $u(x,t)$ залишається висхідною функцією x, якщо вона така при $t = 0$, і, нарешті, що $u(x,t)$ дійсно збігається в напрямку хвильового профілю, що поширюється зі швидкістю v^*. Доведення тут занадто довгі, щоб їх можна було навести.

Зверніть увагу, що функція $f(u) = a\,u\,(1-u)$, що використовується Фішером, дійсно задовольняє всім цим умовам із $f'(0) = a$. Спираючись на рівняння (14.5), Колмогоров, Петровський і Піскунов розглянули функцію $f(u) = a\,u\,(1-u)^2$, яка задовольняє тим самим умовам і дає ту саму швидкість поширення.

Статті Фішера і Колмогорова, Петровського і Піскунова стали початком для побудови багатьох математичних моделей із географічною дифузією в генетиці, екології та епідеміології. Ці моделі відомі як «реакційно-дифузійні системи».

Стосовно Колмогорова, то, починаючи з 1938 р., він також вив-

Рис. 20.3: На діаграмі (U, p) показані деякі інтегральні криві системи (20.5) і, зокрема, єдина крива, що з'єднує $(U = 1, p = 0)$ з $(U = 0, p = 0)$, що дає форму хвилі, що поширюється. Тут $f(u) = au(1-u)^2$, $a = 1$, $D = 1$ і $v = v^* = 2$.



чав проблему зникнення прізвищ, що розглядалися Б'янеме, Гальтоном, Ватсоном, Фішером, Голдейном, Ерлангом і Штеффенсеном: стохастичний процес, який є спільним для всіх цих робіт, він назвав «гіллястим процесом». У 1939 р. він став членом Академії наук СРСР. Пізніше він зробив важливий внесок у проблему турбулентності в механіці рідин (1941), в теорію динамічних систем, пов'язаних з механікою небесних тіл (1953) і в теорію інформації (починаючи з 1956). Він також зробив внесок у написання енциклопедії, шкільних і університетських підручників, допоміг заснувати експериментальну середню школу і редагував науково-популярний журнал. Він отримав безліч міжнародних премій (в тому числі премію Бальцана в 1963 р. і премію Вольфа в 1980 р.) і помер у 1987 р. в Москві.

Петровський став деканом механіко-математичного факультету МДУ в 1940 р. З 1951 р. і до своєї смерті в 1973 р. він був ректором університету. З 1946 р. він був дійсним членом Академії наук СРСР і президентом Міжнародного конгресу математиків, який проходив у Москві в 1966 р. Він також написав підручники зі звичайних диференціальних рівнянь, диференціальних рівнянь з частинними похідними й інтегральних рівнянь.

Піскунов став професором військової академії. Його підручник із диференціального та інтегрального числення використовувався в багатьох технічних університетах. Помер він у 1977 р.

Додаткове читання

1. Fisher, R.A.: The wave of advance of advantageous genes. *Ann. Eugen.* 7, 355–369 (1937) digital.library.adelaide.edu.au
2. Kolmogorov, A.N., Petrovskii, I.G., Piskunov, N.S.: Étude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique. *Bull. Univ. État Moscou Math. Mec.* 1, 1–26 (1937) → V.M. Tikhomirov (ed.) *Selected Works of A. N. Kolmogorov*, vol. 1, 242–270. Kluwer (1991).
3. Oleinik, O.A.: I.G. Petrowsky and modern mathematics. In: *I. G. Petrowsky Selected Works*, Part I, 4–30. Gordon and Breach (1996)
4. Pearson, K.: *Mathematical Contributions to the Theory of Evolution, XV, A Mathematical Theory of Random Migration.* Dulau, London (1906) archive.org
5. Rosenfeld, B.A.: Reminiscences of Soviet Mathematicians. In: Zdravkovska, S., Duren, P.L. (eds.) *Golden Years of Moscow Mathematics*, 2nd edn., 75–100. Am. Math. Soc. (2007)
6. Shiryaev, A.N.: *Selected Works of A. N. Kolmogorov*, vol. 2. Kluwer (1992)
7. Shiryaev, A.N.: Andrei Nikolaevich Kolmogorov (April 25, 1903 to October 20, 1987). In: *Kolmogorov in Perspective*, 1–88. Am. Math. Soc. (2000)

Розділ 21

Матриця Леслі (1945)

У 1945 р. британський еколог П.Х. Леслі проаналізував матричну модель популяції гризунів із віковою структурою, адаптувавши роботу Лотки до дискретно-часових рамок. Він показав, що швидкість зростання відповідає власному значенню і стабільна вікова структура - власному вектору матриці. Він також чисельно оцінив чистий коефіцієнт відтворення $\mathscr{R}_0$ сірого пацюка.

Патрік Холт Леслі (Leslie) народився в 1900 р. неподалік від Единбурга в Шотландії. Він навчався в коледжі Крайст-Черч Оксфордського університету і в 1921 р. отримав ступінь бакалавра фізіології. Але він не зміг закінчити свої медичні дослідження через проблеми зі здоров'ям. Після кількох років роботи асистентом із бактеріології в Департаменті патології, він звернувся до статистики й у 1935 р. приєднався до Бюро з популяцій тварин, нового дослідницького центру, створеного Чарльзом Елтоном (Elton). Метою цього центру було вивчення коливань популяцій тварин за допомогою польових досліджень і лабораторних експериментів. Велика частина досліджень проводилася на гризунах: аналіз циклів зайця і його хижака рисі з використанням архівів Компанії Гудзонової затоки в Канаді, спостереження за територіальним розширенням популяції сірої білки за рахунок білки звичайної в Англії, збір даних про полівки в околицях Оксфорда тощо. Леслі застосував до даних про полівки методи, розроблені Лоткою для демографії людини. Під час Другої світової війни дослідження центру були зосереджені на методах боротьби зі щурами та мишами в зернових сховищах.

У 1945 р. Леслі опублікував свою найвідомішу статтю в «*Biometrika*», журналі, який був заснований Гальтоном, Пірсоном і Уелдоном у 1901 р. Стаття мала назву «Про використання матриць у математиці населення». Леслі розглядав модель зростання кількості самиць у популяції тварин, наприклад, у популяції пацюків (але це можуть бути і люди). Популяція розділена на $K+1$ вікову групу: $P_{k,n}$ - це число самиць у віці k в момент часу n ($k = 0, 1, \ldots, K$;

Рис. 21.1: П. Х. Леслі (1900–1972)

$n = 0, 1, \ldots$). Позначимо через f_k народжуваність у віці k, а точніше кількість дочок, що народилися на одну самицю в проміжку між n та $n+1$. Тоді K - це максимальний вік з ненульовою народжуваністю ($f_K > 0$). Позначимо s_k ймовірність того, що тварина у віці k виживе, принаймні доти, поки не досягне віку $k+1$. Тоді вікова структура популяції буде задаватися таким набором рівнянь:

$$\begin{cases} P_{0,n+1} &= f_0\, P_{0,n} + f_1\, P_{1,n} + \cdots + f_K\, P_{K,n} \\ P_{1,n+1} &= s_0\, P_{0,n} \\ P_{2,n+1} &= s_1\, P_{1,n} \\ \vdots & \quad \vdots \\ P_{K,n+1} &= s_{K-1}\, P_{K-1,n}\,. \end{cases}$$

Всі числа f_k є невід'ємними, тоді як s_k виконує умову $0 < s_k < 1$. В кінці дев'ятнадцятого-початку двадцятого століття у математиків з'явилася традиція писати такі системи рівнянь у скороченому вигляді[1]

$$P_{n+1} = M\, P_n\ , \tag{21.1}$$

де P_n - вектор-стовпчик $(P_{0,n}, \ldots, P_{K,n})$, а M - квадратна матриця (тобто таблиця чисел з $K+1$ рядком та $K+1$ стовпчиком)

$$M = \begin{pmatrix} f_0 & f_1 & f_2 & \cdots & f_K \\ s_0 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & s_1 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \ldots & 0 & s_{K-1} & 0 \end{pmatrix}.$$

Щоб зрозуміти поведінку системи (21.1) як функції часу, Леслі шукав геометрично висхідний або спадний розв'язок $P_n = r^n\, V$. Число

[1]Це означає, що $P_{k,n+1} = M_{k,0}\, P_{0,n} + M_{k,1}\, P_{1,n} + \cdots + M_{k,K}\, P_{K,n}$ для всіх k.

r та вектор V повинні відповідати умові

$$M\,V = r\,V\,. \tag{21.2}$$

У цьому випадку r називається власним значенням, а V - власним вектором матриці M. Іншими словами, завдання полягає в тому, щоб знайти віковий розподіл V, який на кожному кроці множиться на постійну r. Дотримуючись термінології Лотки, такі розподіли називаються стабільними. Повертаючись до більш звичайних позначень, рівняння (21.2) можна переписати як

$$\begin{cases} f_0\,V_0 + f_1\,V_1 + \cdots + f_K\,V_K = r\,V_0, \\ s_0\,V_0 = r\,V_1, \quad s_1\,V_1 = r\,V_2, \quad \ldots, \quad s_{K-1}\,V_{K-1} = r\,V_K\,. \end{cases}$$

З останніх K рівнянь випливає, що

$$V_1 = \frac{s_0\,V_0}{r}, \quad V_2 = \frac{s_0\,s_1\,V_0}{r^2}, \quad \ldots, \; V_K = \frac{s_0\,s_1\cdots s_{K-1}\,V_0}{r^K}\,.$$

Підставивши це в перше рівняння, скоротивши на V_0 і помноживши на r^K, Леслі отримав характеристичне рівняння

$$r^{K+1} = f_0\,r^K + s_0\,f_1\,r^{K-1} + s_0\,s_1\,f_2\,r^{K-2} + \cdots + s_0\,s_1\cdots s_{K-1}\,f_K\,. \tag{21.3}$$

Це поліноміальне рівняння змінної r степеня $K+1$. Таким чином, існують $K+1$ дійсних або комплексних кореня $r_1, \ldots, r_{K+1}$. Більш того, Леслі помітив (використовуючи правило знаків Декарта для поліномів), що існує тільки один дійсний додатній корінь. Назвемо його r_1.

Леслі також припустив, що за найбільш біологічно реалістичних умов (які можна формалізувати, використовуючи теорію Перона-Фробеніуса для невід'ємних матриць), власне значення r_1 строго більше модуля всіх інших дійсних або комплексних власних значень (назвемо їх r_2, …, r_{K+1}). Крім того, всі корені (21.3) зазвичай різні. Для кожного власного значення r_i можна знайти асоційований власний вектор. Нехай Q буде квадратною матрицею розміру $K+1$, чиї $K+1$ стовпчиків містять власні вектори, відповідно пов'язані з $r_1, \ldots, r_{K+1}$, тоді $M\,Q = Q\,D$, де D - діагональна матриця $[r_1, \ldots, r_{K+1}]$. Так що $M = Q\,D\,Q^{-1}$, та

$$P_n = M^n\,P_0 = Q\,D^n\,Q^{-1}\,P_0\,.$$

Зверніть увагу, що D^n - це діагональна матриця

$$[(r_1)^n, \ldots, (r_{K+1})^n],$$

і що

$$D^n/r_1^n \longrightarrow \mathscr{D} = [1, 0, \ldots, 0],$$

коли $n \to +\infty$, тому що $r_1 > |r_i|$ для всіх $i \neq 1$. Тому $P_n/(r_1)^n$ збігається до $Q\,\mathscr{D}\,Q^{-1}\,P_0$.

Кожен компонент вектора вікової структури P_n збільшується або зменшується як $(r_1)^n$. Якщо $r_1 > 1$, то населення збільшується експоненційно. Якщо $r_1 < 1$, то воно зменшується експоненційно. З рівняння (21.3) можна легко показати, що умова $r_1 > 1$ істинна, якщо і лише якщо параметр $\mathscr{R}_0$, заданий як

$$\mathscr{R}_0 = f_0 + s_0\, f_1 + s_0\, s_1\, f_2 + \cdots + s_0\, s_1 \cdots s_{K-1}\, f_K\ ,$$

строго більше 1. Зверніть увагу, що $s_0\, s_1 \cdots s_{k-1}$ - це ймовірність дожити, принаймні, до віку k. Таким чином, параметр $\mathscr{R}_0$ - це середнє число дочок, народжених однією самицею за все її життя, і є аналогом формул (10.2), (12.2) та (16.9). Наведена модель є свого роду дискретно-часовим аналогом роботи Лотки (див. розділ 10) і узагальненням, що включає в себе народжуваність, залежну від віку з роботи Ейлера (див. розділ 3).

Леслі проілюстрував свій метод даними, опублікованими американським колегою, про коефіцієнти народжуваності та виживання f_k та s_k для сірого пацюка. Після деяких статистичних операцій для заповнення даних у прийнятний спосіб, він отримав $\mathscr{R}_0 \approx 26$.

Матричне формулювання Леслі проблем динаміки популяцій зараз використовується багатьма біологами. Обчислення значно спрощуються сучасними комп'ютерами та науковим програмним забезпеченням, здатним обчислювати власні значення і власні вектори будь-якої матриці. Можна легко обчислити як параметр $\mathscr{R}_0$, так і швидкість зростання r_1.

Після Другої світової війни Леслі використовував свій метод для розрахунку швидкості зростання популяцій інших видів тварин: птахів, жуків тощо. Він також працював над стохастичними моделями, над моделями конкуренції між видами та над аналізом даних методу мічення-повторного вилову. Він пішов на пенсію в 1967 р. У тому самому році, коли Чарльз Елтон також вийшов на пенсію, Бюро з популяцій тварин припинило своє існування як незалежний дослідницький центр і стало частиною кафедри зоології Оксфордського університету. Леслі помер у 1972 р.

Додаткове читання

1. Anonymous: Dr P. H. Leslie. *Nature* 239, 477–478 (1972)
2. Crowcroft, P.: *Elton's Ecologists, A History of the Bureau of Animal Population.* University of Chicago Press (1991)
3. Leslie, P.H.: On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33, 213–245 (1945)

Розділ 22

Перколяція та епідемії (1957)

У 1957 р. Хаммерслі та Бродбент розглядали поширення «рідини» в нескінченній регулярній квадратній мережі, де два сусідніх вузли пов'язані з заданою ймовірністю. Серед можливих прикладів вони згадали поширення епідемії у фруктовому саду. Вони показали, що існує критична ймовірність, нижче якої не може відбутися велика епідемія, і вище якої з додатною ймовірністю відбуваються великі епідемії. Їхня стаття стала початком теорії перколяції.

Джон Майкл Хаммерслі (Hammersley) народився в 1920 р. в Шотландії, де його батько працював на американську компанію з експорту сталі. Він почав вчитися в Еммануель-коледжі Кембриджського університету, але в 1940 р. мусив вступити до армії. Він працював над удосконаленням обчислень для артилерії. Після закінчення навчання в 1948 р. він став асистентом в Оксфордському університеті в групі, яка працювала над проектуванням і аналізом експериментів. У 1955 р. він почав працювати в Центрі дослідження атомної енергії в Гарвеллі неподалік від Оксфорда.

Рис. 22.1: Хаммерслі (1920–2004)

Саймон Ральф Бродбент (Broadbent) народився в 1928 р. Він вивчав інженерну справу в Кембриджі, математику в Магдаленському коледжі в Оксфорді (де він також писав вірші) і почав роботу над докторською дисертацією «Деякі випробування відхилення від однорідної дисперсії» зі статистики в Імперському коледжі в Лондоні. Під час докторантури він мав підтримку Британської дослідницької асоціації з використання вугілля для вивчення статистичних проблем, які можуть бути пов'язані з видобутком вугілля.

У 1954 р. в Королівському статистичному товаристві в Лондоні був проведений симпозіум з методів Монте-Карло, спонсором якого виступив Центр дослідження атомної енергії. У цих методах, ініційованих в 1940-х роках Джоном фон Нейманом, Станіславом Уламом і Ніколасом Метрополісом у Лос-Аламоській лабораторії, використовуються стохастичні комп'ютерні моделі для оцінки невідомих математичних величин. Хаммерслі представив на лондонському симпозіумі доповідь, яку він підготував у співпраці з Мортоном, колегою з Гарвелла. Ця доповідь була також опублікована в журналі Королівського статистичного товариства. Під час дискусії після виступу на симпозіумі, Бродбент згадав цікаву проблему, яку можна було б вивчити за методом Монте-Карло: враховуючи, що звичайна мережа пор в двох або трьох вимірах така, що дві сусідні пори з'єднані з імовірністю p, яка частина мережі буде заповнена газом, якщо він буде введений через одну з цих пор? Насправді Бродбент думав про проектування протигазів для шахтарів і, зокрема, про розміри пор, які необхідні для їхнього ефективного функціонування.

Потім Хаммерслі почав працювати з Бродбентом над проблемою протигазу. Вони зрозуміли, що це всього лише прототип ще не вивченого сімейства проблем: поширення «рідини» (значення в залежності від контексту) у випадковому середовищі. Хаммерслі назвав це «перколяцією» за аналогією з тим, що відбувається в кавоварці. У Центрі досліджень атомної енергії Хаммерслі також мав доступ до деяких з найпотужніших комп'ютерів свого часу для застосування методів Монте-Карло до проблем перколяції.

У 1957 р. Бродбент і Хаммерслі, нарешті, опублікували першу статтю з математичної теорії перколяції. Серед розглянутих ними прикладів була модель динаміки населення, а саме поширення епідемії в саду. Передбачається, що дерева дуже великого фруктового саду розташовні у вузлах квадратної мережі. Кожне з чотирьох найближчих дерев даного зараженого дерева має ймовірність зараження p. Питання в тому, чи буде заражено велику кількість дерев або епідемія залишиться локальною. Звісно, це залежить від імовірності p, яка, в свою чергу, пов'язана з відстанню, що розділяє дерева, тобто шириною вічка сітки.

Бродбент і Хаммерслі подивилися на граничний випадок, коли фруктовий сад нескінченний і покриває всю площину, а на початку є лише одне заражене дерево. Нехай $f(p)$ - це ймовірність того, що нескінченна кількість дерев буде заражена з цього джерела. Можна очікувати, що $f(p)$ буде висхідною функцією p з $f(0) = 0$ та $f(1) = 1$. Їхнім основним результатом було, що існує критична ймовірність p^*, $0 < p^* < 1$ така, що:

- якщо $p < p^*$, то $f(p) = 0$, тому заражене лише скінченне число дерев;
- якщо $p > p^*$, то $f(p) > 0$ й тоді нескінченна кількість дерев може бути заражена.

Доказ полягає у порівнянні кількості «блукань без самоперетинів» у площині, починаючи з джерела інфекції. Ці блукання проходять через певну кількість сусідніх дерев (нагадаємо, що у кожного дерева є чотири сусіда), не відвідуючи жодного дерева більше одного разу. Блукання без самоперетинів із кроком в n - це шлях зараження з імовірністю p^n, оскільки інфекція може бути передана від кожного відвіданого дерева до наступного з імовірністю p. Тепер нехай $q(j, n)$ буде ймовірність того, що серед усіх n-крокових блукань без самоперетинів є точно j таких блукань, які є шляхами зараження. Якщо існує нескінченна кількість заражених дерев, то для всіх цілих n існує хоча б одне n-крокове блукання без самоперетинів, яке є шляхом зараження. Отже,

$$0 \leqslant f(p) \leqslant \sum_{j=1}^{+\infty} q(j, n) \leqslant \sum_{j=1}^{+\infty} j\ q(j, n)$$

для всіх n. Але $\sum_{j=1}^{+\infty} j\ q(j, n)$ - це очікувана кількість блукань без самоперетинів у n кроків, які є шляхами зараження. Це число дорівнює $p^n\, s(n)$, де $s(n)$ - загальне число n-крокових блукань без самоперетинів. Хаммерслі зміг показати в супровідній статті, що $s(n)$ зростає як $e^{\kappa n}$ при $n \to +\infty$, де κ називається сполучною константою. Якщо $p < e^{-\kappa}$, то $p^n s(n)$ прямує до 0 при $n \to +\infty$ та $f(p) = 0$. Таким чином, $p^* \geqslant e^{-\kappa} > 0$.

Тому на практиці краще, якщо дерева розташовуються не дуже близько, щоб тримати p нижче p^* в разі епідемії. Але чим ближче дерева, тим вище продуктивність із гектара. Таким чином необхідно знайти компроміс.

Як помітили Бродбент і Хаммерслі, існує певна схожість між існуванням критичної ймовірності в перколяційних процесах та існуванням порога в гіллястих процесах (див. розділ 7).

Можна спробувати чисельно оцінити критичну ймовірність p^*. Для цього зафіксуємо значення p й апроксимуємо нескінченну мережу мережею скінченних квадратів розміром $N \times N$ із достатньо великим N. Припустимо, наприклад, що заражене дерево в середині мережі. За допомогою комп'ютера можна випадковим чином обирати, які дерева можуть заразити інші. На рисунку 22.2 і рисунку 22.3 показані випадково вибрані шляхи зараження використовуючи ребра, як на графіку. На рисунку 22.2, p менше ніж p^*. На рисунку 22.3, p більше p^*. Легко визначити, які дерева можуть бути заражені, а саме ті, до яких можна дістатися по ребрах, що починаються від зараженого дерева в центрі. На рисунках вони позначені маленькими чорними квадратами.

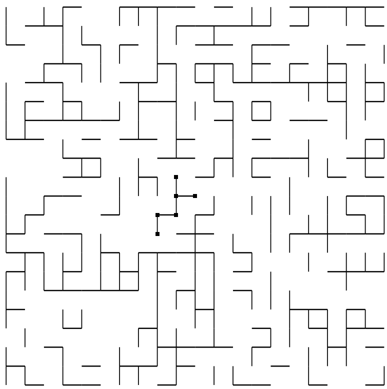


Рис. 22.2: Перколяція з $p = 0{,}4$.

Потім можна перевірити, чи досягла епідемія хоча б границі мережі $N \times N$. Якщо це так і якщо N досить велика, то можна вважати, що кількість заражених дерев «майже нескінченна». Багаторазово повторюючи подібну симуляцію, можна знайти приблизне значення ймовірності $f(p)$ таке, що кількість заражених дерев нескін-

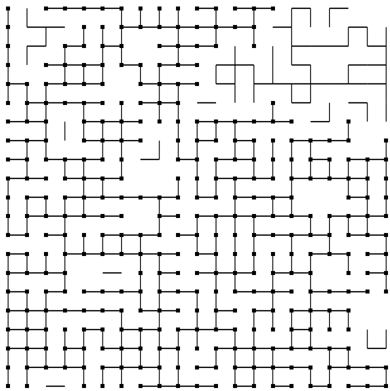


Рис. 22.3: Перколяція з $p = 0{,}55$.

ченна (метод Монте-Карло). Нарешті, дозволивши p варіюватися від 0 до 1, можна отримати апроксимацію порогу p^*, найменшого значення, такого що $f(p) > 0$, якщо $p > p^*$.

У статті Бродбента і Хаммерслі наводилися лише докази існування порогу p^*. У наступні роки Хаммерслі продовжував розвивати математичну теорію перколяції, в той час як Бродбент звернувся до інших предметів. Із розвитком комп'ютерів у 1970-х роках стало легше проводити симуляції, описані вище (рисунок 22.4). Потім з'явилося припущення, що $p^* = 1/2$. Цей результат був остаточно підтверджений в 1980 році Гаррі Кестеном з Корнелльського університету.

У 1959-1969 рр. Хаммерслі працював в Інституті економіки і статистики Оксфордського університету. Він став членом Трініті-коледжу. У 1964 р. Хаммерслі спільно з Девідом Хендскомбом опублікував книгу під назвою «Методи Монте-Карло». У 1976 р. він був обраний до Лондонського королівського товариства. У 1987 р. він пішов на пенсію, але продовжував відвідувати Оксфордський центр промислової та прикладної математики. Помер Хаммерслі в 2004 р.

Бродбент отримав докторський ступінь в Імперському коледжі в 1957 р. Він знайшов роботу в промисловій компанії «Об'єднані виробники скляних пляшок». Після десяти років роботи в промисловості він почав працювати в інформаційному агентстві «Лон-

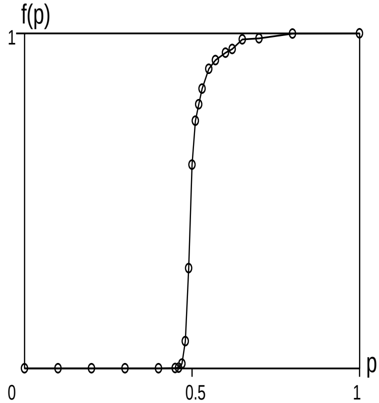


Рис. 22.4: Ймовірність $f(p)$ того, що нескінченно велика кількість дерев заразиться як функція p. Крива отримана шляхом проведення 1 000 симуляцій в мережі розміру 200×200.

донська біржа преси», яке проводило наукові дослідження читацької аудиторії. Агентство було куплене в 1969 р. американською рекламною компанією Лео Бернетт. Бродбент працював над тим, як виміряти ефективність реклами й опублікував кілька книг із цеї теми: «Витрати на рекламу» (1975), «Рекламний бюджет» (1989), «Відповідальна реклама» (1997) і «Коли рекламувати» (1999). У 1980 р. Бродбент допоміг заснувати премію «За ефективність реклами». Кілька років він пропрацював у головному офісі Лео Бернетта в Чикаго директором із економіки бренду. Він також керував власною консалтинговою компанією *BrandCon Limited*. Помер Бродбент у 2002 р.

Додаткове читання

1. Grimmett, G., Welsh, D.: John Michael Hammersley. *Biogr. Mem. Fellows R. Soc.* 53, 163–183 (2007)
2. Broadbent, S.R.: Discussion on symposium on Monte Carlo methods. *J. R. Stat. Soc. B* 16, 68 (1954)
3. Broadbent, S.R., Hammersley, J.M.: Percolation processes I: Crystals and mazes. *Proc. Camb. Philos. Soc.* 53, 629–641 (1957)
4. Broadbent, T.: Simon Broadbent – The man with a sense of fun who gave advertising a value. *Campaign*, 26 April 2002. www.campaignlive.co.uk/news/143366/

5. Hammersley, J.M.: Percolation processes II: The connective constant. *Proc. Camb. Philos. Soc.* 53, 642–645 (1957)
6. Hammersley, J.M.: Percolation processes: lower bounds for the critical probability. *Ann. Math. Stat.* 28, 790–795 (1957)
7. Hammersley, J.M.: Origins of percolation theory. In: Deutscher, G. Zallen, R., Adler, J. (eds.) *Percolation Structures and Processes*, 47–57. Israel Physical Society (1983)
8. Hammersley, J.M., Morton, K.W.: Poor man's Monte Carlo. *J. R. Stat. Soc. B* 16, 23–38 (1954)
9. Hammersley, J.M., Handscomb, D.C.: *Monte Carlo Methods*. Fletcher & Son, Norwich (1964)
10. Kesten, H.: The critical probability of bond percolation on the square lattice equals 1/2. *Comm. Math. Phys.* 74, 41–59 (1980)
11. Metropolis, N., Ulam, S.: The Monte Carlo method. *J. Amer. Stat. Assoc.* 44, 335–341 (1949)

Розділ 23

Теорія ігор та еволюція (1973)

У 1973 р. Мейнард Сміт і Прайс опублікували статтю, в якій аналізували, чому тварини уникають застосування своєї найнебезпечнішої зброї у внутрішньовидових конфліктах. Їхня модель використовувала теорію ігор і була однією з тих, які започаткували застосування цієї математичної теорії до еволюційних задач.

Джон Мейнард Сміт (Maynard Smith) народився в Лондоні в 1920 р. Його батько був хірургом і помер, коли синові було вісім років. Мейнард Сміт навчався в Ітонському коледжі та звернувся до інженерних спеціальностей в Трініті-коледжі Кембриджського університету. У той час він був членом Комуністичної партії Великобританії. У 1939 р., коли почалася війна, він спробував вступити добровольцем до армії, але не був прийнятий через поганий зір. Він закінчив інженерне училище і кілька років працював над конструюванням військових літаків. Зрештою, він вирішив звернутися до біології, вивчаючи генетику в Університетському коледжі Лондона під керівництвом Голдейна. У 1952 р. він став викладачем зоології. Після подій 1956 р. в Угорщині він вийшов із Комуністичної партії. Його перша книга під назвою «Теорія еволюції» була опублікована в 1958 р. У 1965 р. він став професором біології у новоствореному Університеті Сассекса. Потім він опублікував іще дві книги: «Математичні ідеї в біології» (1968) і «Про еволюцію» (1972).

Джордж Р. Прайс (Price) народився в 1922 р. у США. Вивчав хімію в Чиказькому університеті, отримавши докторський ступінь в 1946 р. після роботи над Манхеттенським проектом зі створення атомної бомби. У 1950 р. він став молодшим науковим співробітником із медицини в Університеті Міннесоти. Пізніше він працював незалежним журналістом в різних журналах, а потім повернувся до досліджень в компанії IBM. У 1967 р., після лікування раку щитовидної залози, він оселився в Англії та звернувся до вивчення зовсім іншої теми: еволюційної біології. З 1968 р. він працював у Лондоні в лабораторії Гальтона в Університетському коледжі. Його

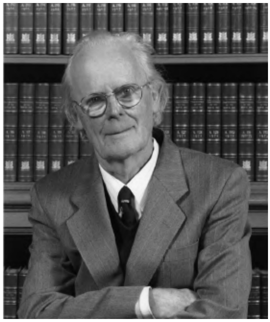


Рис. 23.1: Мейнард Сміт (1920–2004)

перша робота в цій новій області, «Добір і коваріація», була опублікована за допомогою В. Д. Гамільтона в 1970 р. в номері «*Nature*» і містила те, що зараз називається рівнянням Прайса.

Прайс також подав іще одну роботу в журнал «*Nature*», цього разу про конфлікти тварин. Але вона не мала відповідного формату для цього журналу. Тому Мейнард Сміт, який був рецензентом, запропонував підготувати коротшу версію. Прайс почав працювати над чимось іншим, в той час як Мейнард Сміт почав розробляти ідею Прайса самостійно. Нарешті, Мейнард Сміт і Прайс опублікували спільну статтю під назвою «Логіка конфлікту тварин», яка в 1973 р. була опублікована в «*Nature*». Стаття зробила цікавий внесок у використання теорії ігор в еволюційній біології. До цього теорія ігор розроблялася переважно для економіки і політики, особливо після книги Джона фон Неймана й Оскара Моргенштерна 1944 р. під назвою «Теорія ігор і економічна поведінка». Відправною точкою для Мейнарда Сміта і Прайса стало таке питання: як це сталося, що в конфліктах між тваринами одного виду «зброя», що вони мають (роги, кігті, отрута тощо), рідко використовується для вбивства? Згідно ідеям Дарвіна про боротьбу за життя, більш агресивні тварини повинні вигравати більше битв і мати більш численне потомство, що призведе до ескалації використання «зброї». Зауважимо, що це був час Холодної війни, так що ця тема також мала політичне забарвлення.

Мейнард Сміт і Прайс уявили послідовність ігор, у яких дві тварини можуть брати участь у боротьбі за ресурс, наприклад, територію в сприятливому довкіллі. У спрощеному викладі, який Мейнард Сміт використав у своїй книзі 1982 р. «Еволюція та теорія ігор», кожна тварина дотримується або «стратегії яструба», або «стратегії голуба». Далі ми говоримо просто про яструбів і голубів, але маємо на увазі стратегії, яких дотримуються тварини одного виду. Нехай $V > 0$ буде значенням ресурсу, тобто якщо $\mathscr{R}_0$ - нормальна середня кількість потомства тварини, то у переможця змагання в середньому $\mathscr{R}_0 + V$ потомства.

Якщо яструб зустрічає іншого яструба, то він бореться за ресурс: переможець отримує ресурс вартістю V, а переможений зазнає «втрат» вартістю $C > 0$. Кожен із двох яструбів має ймовірність виграшу в змаганні, рівну $1/2$ і таку саму ймовірність програшу. Таким чином, вартість очікуваного виграшу від боротьби між двома яструбами становить $\frac{1}{2}(V - C)$ для двох учасників. Якщо ж яструб зустрічає голуба, то яструб отримує ресурс V, голуб тікає без бою і вартість становить 0. Нарешті, якщо зустрічаються два голуби, то один з них отримує ресурс V, інший біжить без бою і безоплатно. Кожен із двох голубів з однаковою ймовірністю виграшу $1/2$, тому вартість очікуваного виграшу при зустрічі двох голубів становить $V/2$. Розміри виграшів наведено в таблиці 23.1.

Таблиця 23.1: Очікуваний виграш у грі яструб-голуб.

	яструб	голуб
виграш яструба проти...	$\frac{1}{2}(V - C)$	V
виграш голуба проти...	0	$V/2$

Загальніше, можна уявити собі бої між особами, які можуть дотримуватися однєї з двох стратегій, називаючи їх 1 та 2, з матрицею очікуваних виплат $(G_{i,j})_{1\leqslant i,j\leqslant 2}$. У наведеному вище прикладі яструби дотримуються стратегії 1, голуби - дотримуються стратегії 2, $G_{1,1} = \frac{1}{2}(V - C)$, $G_{1,2} = V$, $G_{2,1} = 0$ і $G_{2,2} = V/2$. У згаданій вище статті 1973 р. Мейнард Сміт і Прайс фактично вже використовували комп'ютерне моделювання для перевірки більше, ніж двох можливих стратегій. Вони називалися «яструб», «миша», «громило», «месник (*retaliator*)» і «провокатор (*prober-retaliator*)».

Уявіть собі зараз велику популяцію тварин одного виду з часткою яструбів x_n і часткою голубів $1 - x_n$ у поколінні n. Яструби в поколінні n мають середню кількість потомства:

$$R_1(n) = \mathscr{R}_0 + x_n\, G_{1,1} + (1 - x_n)\, G_{1,2}\,. \tag{23.1}$$

Подібним чином, у голубів середня кількість потомства дорівнює

$$R_2(n) = \mathscr{R}_0 + x_n\, G_{2,1} + (1 - x_n)\, G_{2,2}\,. \tag{23.2}$$

Таким чином, середня чисельність потомства в усьому населенні становить $R(n) = x_n\,R_1(n) + (1 - x_n)\,R_2(n)$. Не беручи до уваги можливі тонкощі, пов'язані зі статевим розмноженням, ми бачимо, що частка яструбів у наступному поколінні становить

$$x_{n+1} = x_n\,R_1(n)/R(n)\,. \tag{23.3}$$

Отже, $x_{n+1} > x_n$ якщо $R_1(n) > R(n)$ та $x_{n+1} < x_n$ якщо $R_1(n) < R(n)$. Існує три можливих стаціонарних стани: $x = 0$, $x = 1$ та

$$x^* = \frac{G_{1,2} - G_{2,2}}{G_{2,1} - G_{1,1} + G_{1,2} - G_{2,2}}$$

за умови $0 < x^* < 1$. У грі яструб-голуб, $x^* = V/C < 1$ за умови $V < C$.

Дійсно, $x = 0$ - це очевидний стаціонарний стан (23.3). Якщо $x \neq 0$ є ще одним стаціонарним станом, то $R_1 = R = x\,R_1 + (1 - x)R_2$. Так що $x = 1$, або $R_1 = R_2$. Остання можливість еквівалентна $x\,G_{1,1} + (1-x)\,G_{1,2} = x\,G_{2,1} + (1-x)\,G_{2,2}$, що дає стаціонарний стан x^*.

Стаціонарний стан $x = 1$ відповідає населенню з 100 % осіб, які дотримуються стратегії 1. Цей стаціонарний стан є стійким, якщо в нього не можуть вторгнутися кілька осіб, які дотримуються стратегії 2. Із (23.3) видно, що ця умова еквівалентна тому, що $R_1(n) > R(n)$ для всіх x_n досить близьких до 1. Оскільки $R(n) = x_n\,R_1(n) + (1 - x_n)\,R_2(n)$, то умова стає $R_1(n) > R_2(n)$ для всіх x_n досить близьких до 1. Дивлячись на вирази (23.1)-(23.2) R_1 та R_2, ми робимо висновок, що $x = 1$ є стійким, якщо і тільки якщо виконано одну з двох умов:

- $G_{1,1} > G_{2,1}$;
- $G_{1,1} = G_{2,1}$ та $G_{1,2} > G_{2,2}$.

Якщо це так, то кажуть, що стратегія 1 є еволюційно стійкою стратегією. У грі яструб-голуб умова $G_{1,2} > G_{2,2}$ є завжди істинною. Таким чином, стратегія яструба є еволюційно стійкою, якщо і тільки якщо $G_{1,1} \geqslant G_{2,1}$, тобто $V \geqslant C$.

Стаціонарний стан $x = 0$ відповідає популяції, всі особини якого дотримуються стратегії 2. Ця ситуація симетрична з попередньою, якщо ми поміняємо індекси 1 та 2. У грі яструб-голуб ми маємо

$G_{1,2} = V > G_{2,2} = V/2$, так що стаціонарний стан $x = 0$ завжди нестійкий. Введення невеликої кількості яструбів в популяцію голубів призведе до прогресуючого вторгнення яструбів.

Точно так само можна показати, що третій стаціонарний стан x^*, за умови $0 < x^* < 1$, завжди стійкий. У грі яструб-голуб $x^* = V/C$ відповідає змішаній популяції як із яструбами, так і з голубами.

На закінчення, є два випадки в грі яструб-голуб. Якщо $V \geqslant C$, тобто якщо вартість ресурсу V більше можливої вартості ресурсу C, то популяція має тенденцію до стаціонарного стану з яструбами, але без голубів, незалежно від початкової умови $x(0)$ з $0 < x(0) < 1$. Тоді стратегія «яструба» є еволюційно стійкою стратегією. Якщо ж, навпаки, $V < C$, то популяція прямує до змішаного стаціонарного стану з часткою x^* яструбів і часткою $1 - x^*$ голубів. Таким чином, модель дає пояснення того, чому люди з менш агресивною поведінкою можуть вижити при $V < C$. Крім того, формула $x^* = V/C$ показує, що чим вище вартість C для переможених, тим менше частка x^* яструбів у популяції. Тому види з найнебезпечнішою «зброєю» рідко використовують її для внутрішньовидових боїв: вони віддають перевагу нешкідливим ритуальним боям, в яких конкуруючі тварини намагаються справити враження один на одного, але уникають реальних боїв, які можуть завдати травми.

В оригінальній статті Мейнарда Сміта і Прайса 1973 р. обговорювалася концепція еволюційно стійкої стратегії та використовувалося в основному комп'ютерне моделювання конфліктів тварин, що фіксувало віддачу від різних стратегій. Підхід, що використовує динамічні рівняння типу (23.3), був розроблений дещо пізніше, зокрема Тейлором і Джонкером. Відтоді багато авторів застосували ідеї теорії ігор до питань еволюційної біології або, навпаки, застосували динамічні еволюційні підходи до більш класичних завдань теорії ігор. Крім питань, що стосуються конфліктів тварин, можна навести, наприклад, проблеми батьківського інвестування або співвідношення статей (співвідношення між числом самців і самиць при народженні), останнє вже вивчалося Карлом Дюзінгом в 1884 р. та Рональдом Фішером у його книзі 1930 р. «Генетична теорія природного добору». Деякі інші моделі фокусуються на динамічних аспектах «дилеми в'язня» або гри в «камінь-папір-ножиці». Також було з'ясовано, що концепція еволюційно стійкої стратегії тісно пов'язана з концепцією рівноваги Неша в теорії ігор.

Прайс, який був переконаним атеїстом, пережив містичний досвід у 1970 р. і звернувся до християнської віри. Він відмовився від своїх досліджень у 1974 р., оскільки вважав, що «теоретична математична генетика, якою він займався, не дуже стосується людських проблем». Він віддав усе своє майно безпритульним і за кілька місяців наклав на себе руки.

Мейнард Сміт, навпаки, продовжив цю думку і був обраний до Лондонського королівського товариства в 1977 р. Він опублікував багато книг: «Моделі в екології» (1974), «Еволюція статі» (1978), «Еволюція і теорія ігор» (1982), «Проблеми біології» (1986), «Чи Дарвін мав рацію?» (1988) і «Еволюційна генетика» (1989). Він також опублікував у співпраці з E. Szathmáry «Основні переходи в еволюції» (1995) і «Походження життя: від народження життя до походження мови» (1999). Він пішов на пенсію в 1985 р. У 1999 р. він отримав премію Крафорда в галузі біологічних наук від Шведської королівської академії наук за свій «фундаментальний внесок у концептуальний розвиток еволюційної біології». У 2003 р. він опублікував у співпраці з Харпером «Сигнали тварин». Помер Мейнард Сміт у Сассексі в 2004 р.

Додаткове читання

1. Charlesworth, B., Harvey, P.: John Maynard Smith, 6 January 1920–19 April 2004. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 51, 253–265 (2005)
2. Edwards, A.W.F.: Carl Düsing (1884) on the regulation of the sex-ratio. *Theor. Pop. Biol.* 58, 255–257 (2000)
3. Frank, S.A.: George Price's contributions to evolutionary genetics. *J. Theor. Biol.* 175, 373–388 (1995)
4. Maynard Smith, J., Price, G.R.: The logic of animal conflict. *Nature* 246, 15–18 (1973)
5. Maynard Smith, J.: *Evolution and the Theory of Games.* Cambridge University Press (1982)
6. Schwartz, J.: Death of an altruist: Was the man who found the selfless gene too good for this world? *Lingua Franca* 10, 51–61 (2000) bio.kuleuven.be/ento/pdfs/schwartz2000.pdf
7. Sigmund, K.: John Maynard Smith and evolutionary game theory. *Theor. Pop. Biol.* 68, 7–10 (2005)
8. Taylor, P.D., Jonker, L.B.: Evolutionary stable strategies and game dynamics. *Math. Biosci.* 40, 145–156 (1978)
9. Von Neumann, J., Morgenstern, O.: *Theory of Games and Economic Behavior.* Princeton University Press (1944) archive.org

Розділ 24

Хаотичні популяції (1974)

> У 1974 р. Роберт Мей, австралійський фізик, який став екологом, вивчав дискретно-часове логістичне рівняння як модель динаміки популяції. Він зауважив, що в цій моделі відбуваються несподівані біфуркації і що асимптотична поведінка може бути навіть хаотичною. Тому довгострокові прогнози можуть бути неможливі навіть за простої детерміністичної моделі. Стаття Мея була однією з тих, які започаткували «теорію хаосу».

Роберт МакКреді Мей (May) народився в 1936 р. в Австралії. Після вивчення теоретичної фізики й отримання ступеня доктора філософії в Університеті Сіднея в 1959 р., він провів два роки на кафедрі прикладної математики в Гарвардському університеті. Після повернення до Австралії, він став професором теоретичної фізики. У 1971 р., під час відвідування Інституту перспективних досліджень у Принстоні, він змінив тематику своїх досліджень і став приділяти особливу увагу динаміці популяцій тварин. У 1973 р. він став професором зоології в Принстоні. У тому самому році він опублікував книгу під назвою «Стійкість і складність у модельних екосистемах».

Рис. 24.1:
Р. М. Мей (1936–2020)

У 1974 р. в журналі «*Science*» Мей опублікував статтю під назвою «Біологічні популяції з неперетинними поколіннями: стабільні точки, стабільні цикли і хаос», у якій він показав, що дуже прості математичні моделі в динаміці популяцій можуть поводитися хаотично.

Щоб зрозуміти походження цієї проблеми, слід повернутися приблизно на десять років тому. У 1963 р. американський метеоролог Едвард Лоренц, який працював у Массачусетському технологічному інституті (M.I.T.), під час чисельного моделювання на своєму комп'ютері помітив, що спрощена модель атмосфери лише з трьома диференціальними рівняннями, може поводитися дуже дивно: найменша зміна початкових умов може повністю змінити кінцевий результат моделювання, а отже, й метеорологічні прогнози. Математик Анрі Пуанкаре, вивчаючи рух планет у Сонячній системі, фактично вже передбачав цю можливість на початку двадцятого століття, задовго до комп'ютерної ери. Але на початку 1970-х років лише кілька дослідників почали уважніше придивлятися до цієї дивної властивості. В університеті Меріленда Джеймс Йорк розмірковував про роботу Лоренца і ввів у цьому контексті термін «хаос». Стаття, яку він написав разом зі своїм студентом Тянь-Ієн Лі, названа «Третій період означає хаос»[1], з'явилася в 1975 р.

Зі свого боку, Мей зосередився на моделі виду

$$p_{n+1} = p_n + a\, p_n (1 - p_n/K), \tag{24.1}$$

де a та K - додатні параметри, а p_n - розмір популяції тварин у році n. Коли p_n малий порівняно з ємністю середовища K, динаміка близька до геометричного зростання $p_{n+1} \approx (1+a)\, p_n$. Повне рівняння є свого роду дискретно-часовим аналогом логістичного рівняння, введеного Ферхюльстом (див. розділ 6). Але на відміну від останнього, Мей показав, що дискретно-часове рівняння може мати набагато більш дивну поведінку, яку легко спостерігати за допомогою простого кишенькового калькулятора, що робить додавання і множення (рисунок 24.2). Мейнард Сміт уже розглядав рівняння (24.1) у своїй книзі 1968 р. «Математичні ідеї в біології». Але незважаючи на те, що він спробував кілька числових значень для a він не зрозумів, що там є щось особливе.

Рисунок 24.2, схожий до того, що є в статті Мея 1974 р., показує, що населення p_n переходить у стаціонарний стан, коли $0 < a < 2$. Коли $2 < a \leqslant 2{,}449$ (верхня границя 2,449 є наближенням), населення p_n прямує до циклу періоду 2. Коли $2{,}450 \leqslant a \leqslant 2{,}544$, населення

[1] Цікаво, що більш загальний результат був доведений О. М. Шарковським у 1964 р., але його стаття, опублікована в Українському математичному журналі, була маловідома.

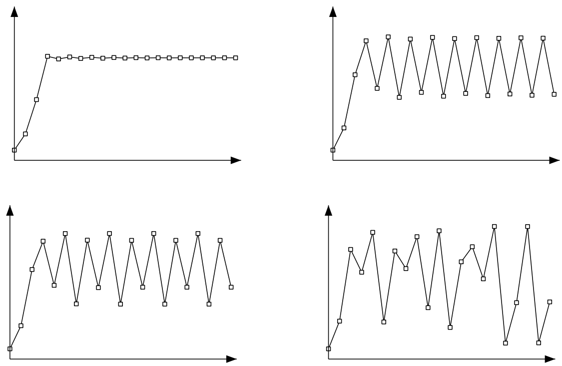


Рис. 24.2: У всіх випадках: n на горизонтальній осі, p_n на вертикальній осі і $p_0 = K/10$. Лінії отримуються об'єднанням точок з координатами (n, p_n). Ліворуч угорі: $0 < a < 2$ (стаціонарний стан). Вгорі праворуч: $2 < a \leqslant 2{,}449$ (період 2 циклу). Знизу ліворуч: $2{,}450 \leqslant a \leqslant 2{,}544$ (період 4 циклу). Знизу праворуч: $2{,}570 \leqslant a \leqslant 3$ (можливо хаос).

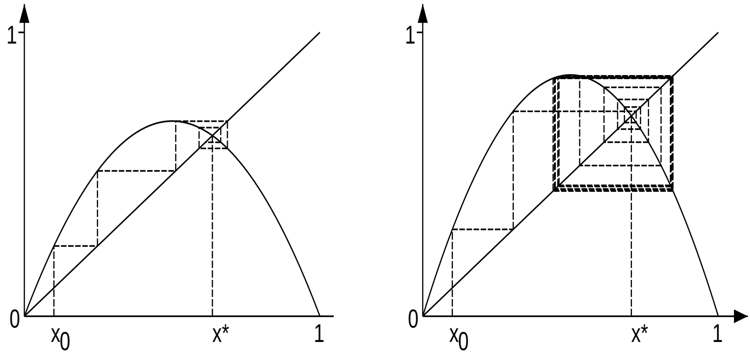
p_n прямує до циклу періоду 4. Коли $2{,}545 \leqslant a \leqslant 2{,}564$, p_n прямує до циклу періоду 8 тощо. Інтервали параметра a, для якого p_n прямує до циклу періоду 2^n, зменшуються зі збільшенням n й ніколи не перевищують 2,570. Коли $a \geqslant 2{,}570$, p_n може поводитися «хаотично».

У 1976 р. Мей опублікував огляд проблеми в «*Nature*» під назвою «Прості математичні моделі з дуже складною динамікою». Там він зібрав не тільки власні результати, а й результати інших дослідників. По-перше, встановивши $x_n = \frac{a\,p_n}{K\,(1+a)}$ та $r = 1 + a$ (так що $r > 1$), ми бачимо, що рівняння (24.1) можна переписати в простішому вигляді.

$$x_{n+1} = r\,x_n\,(1 - x_n)\ . \tag{24.2}$$

Для того, щоб це рівняння мало сенс у динаміці населення, x_n повинен бути невід'ємним для всіх n. Тому ми припускаємо, що початкова умова x_0 задовольняє $0 \leqslant x_0 \leqslant 1$, і що $r \leqslant 4$. Остання умова гарантує, що права частина (24.2) залишиться між 0 та 1. Примітно, що хаотичний випадок $r = 4$ вже використовувався як генератор випадкових чисел Станіславом Уламом і Джоном фон Нейманом ще в 1947 р. Якщо ми введемо функцію $f(x) = r\,x(1 - x)$, то рівняння (24.2) можна переписати як $x_{n+1} = f(x_n)$, а стаціонарні стани є розв'язками $x = f(x)$. Графічно це перетини кривих $y = f(x)$ та

$y = x$ (рисунок 24.3). Зверніть увагу, що $x = 0$ є завжди стаціонарним станом. Оскільки $r > 1$, існує ще один стаціонарний стан $x^* > 0$, такий, що $x^* = r\,x^*\,(1 - x^*)$, тобто $x^* = 1 - 1/r$.



(a) (b)

Рис. 24.3: Функція $y = f(x) = r\,x(1-x)$, пряма $y = x$, стаціонарний стан x^* і послідовність, яка визначається $x_{n+1} = f(x_n)$. (a) : $r = 2{,}75$, послідовність прямує до x^*. (b) : $r = 3{,}4$, стаціонарний стан x^* нестабільний і послідовність прямує до циклу періоду 2.

Оскільки $r > 1$, стаціонарний стан $x = 0$ нестійкий. Дійсно, коли x_n близький до 0, ми маємо $x_{n+1} \approx r\,x_n$. Таким чином, x_n має тенденцію відхилятися від 0. Що стосується стаціонарного стану x^*, то він локально стійкий тільки для $1 < r < 3$.

> Дійсно, позначимо $y_n = x_n - x^*$. Тоді рівняння (24.2) є еквівалентним $y_{n+1} = (2 - r - r\,y_n)\,y_n$. Якщо x_n близький до x^*, то y_n близький до 0 та $y_{n+1} \approx (2 - r)\,y_n$. Але якщо $y_{n+1} = k\,y_n$ тоді $y_n = k^n\,y_0$ так що $y_n \to 0$ коли $n \to \infty$ якщо і тільки якщо $-1 < k < 1$. Тут стаціонарний стан x^* локально стійкий тоді і тільки тоді, коли $-1 < 2 - r < 1$, тобто $1 < r < 3$.

Коли $1 < r < 3$, то можна показати, що для всіх початкових умов $0 < x_0 < 1$, послідовність x_n дійсно прямує до x^* (рисунок 24.3a). Але що станеться, коли $3 < r \leqslant 4$? Щоб відповісти на це питання, звернемо увагу, що $x_{n+2} = f(x_{n+1}) = f(f(x_n))$. Введемо функцію

$$f_2(x) = f(f(x)) = r^2\, x\,(1-x)\,\big(1 - r\,x\,(1-x)\big)$$

і розглянемо розв'язки рівняння $x = f_2(x)$, які називаються фіксованими точками функції $f_2(x)$. Графічно - це перетини кривих $y = f_2(x)$ та $y = x$ (рисунок 24.4).

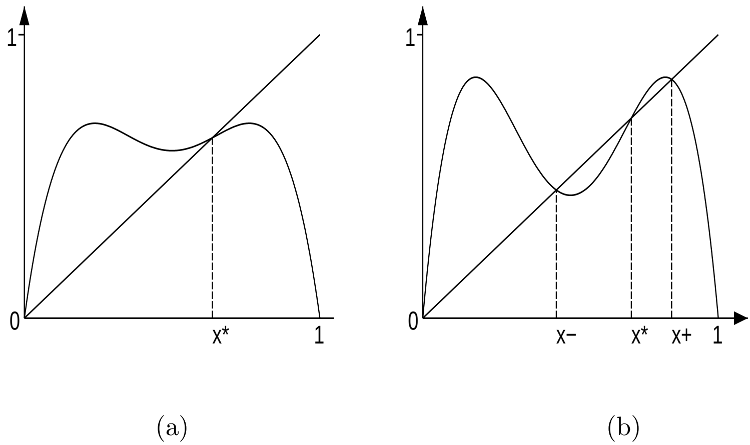


Рис. 24.4: Криві $y = f_2(x) = f(f(x))$ й $y = x$ та стаціонарний стан x^*. (a) $r = 2{,}75$. (b) $r = 3{,}4$ і два інших розв'язки x_- та x_+ рівняння $x = f_2(x)$.

Якщо $x = f(x)$, то $x = f(f(x)) = f_2(x)$. Таким чином, $x = 0$ та $x = x^*$ також є фіксованими точками функції $f_2(x)$. Але коли $r > 3$, функція $f_2(x)$ має ще дві фіксовані точки, x_- та x_+, так що $f(x_-) = x_+$ й $f(x_+) = x_-$.

Дійсно, ми помічаємо, що $f_2'(x) = f'(f(x))\,f'(x)$ так що $f_2'(x^*) = [f'(x^*)]^2$. Але $f'(x) = r(1-2x)$ та $x^* = 1 - 1/r$. Так що $f'(x^*) = 2 - r$ та $f_2'(x^*) = (2-r)^2$. Отже, нахил функції $f_2(x)$ при $x = x^*$ такий, що $f_2'(x^*) > 1$. Якщо $r > 3$. Але оскільки $f_2(0) = 0$, $f_2'(0) = r^2 > 1$ та $f_2(1) = 0$, то на рисунку 24.4b видно, що обов'язково існують іще два розв'язки x_- та x_+ рівняння $x = f_2(x)$, де $0 < x_- < x^*$ та $x^* < x_+ < 1$. Інший спосіб дійти такого самого висновку полягає у розв'язку рівняння $x = f_2(x)$, яке є поліноміальним рівнянням степеня 4 з двома відомими коренями: $x = 0$ та $x = x^*$. Два інших розв'язки x_- і x_+ є коренями полінома

$$x^2 - \frac{1+r}{r}\,x + \frac{1+r}{r^2} = 0\,. \tag{24.3}$$

Вони є дійсними, якщо дискримінант додатний, тобто якщо $r > 3$. Оскільки

$$f_2(f(x_-)) = f(f(f(x_-))) = f(f_2(x_-)) = f(x_-),$$

то точка $f(x_-)$ також є фіксованою точкою $f_2(x)$. Але $f(x_-) \neq x_-$, тому що x_- не є фіксованою точкою $f(x)$. А $f(x_-) \neq x^*$, інакше ми б мали $x_- = f(f(x_-)) = f(x^*) = x^*$. Оскільки $f(x_-) \neq 0$, ми робимо висновок, що $f(x_-) = x_+$. Аналогічно $f(x_+) = x_-$.

Отже, для $r > 3$ ми бачимо, що якщо, наприклад, $x_0 = x_-$, то $x_1 = x_+$, $x_2 = x_-$, $x_3 = x_+$ тощо. Можна також показати, що майже для кожної початкової умови $0 < x_0 < 1$, послідовність x_n прямує при $n \to +\infty$ до циклу періоду 2 x_-, x_+, x_-, x_+ тощо (рисунок 24.3b і 24.4b). Цей цикл залишається стійким доти, доки r знаходиться нижче критичного значення $r_1 = 1 + \sqrt{6} \approx 3{,}449$, де $f_2'(x_-) = -1$.

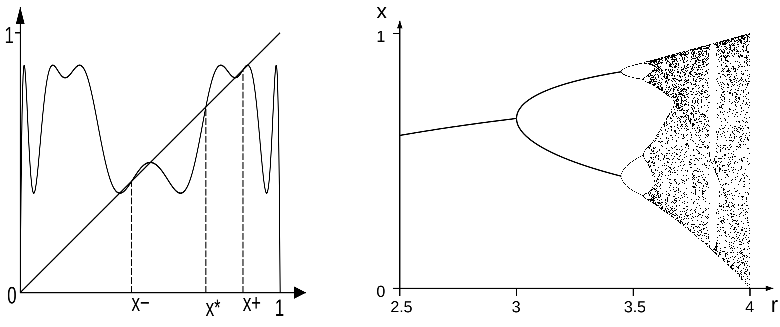
Дійсно, ми бачимо, використовуючи (24.3), що

$$\begin{aligned} f_2'(x_-) &= f'(f(x_-))\,f'(x_-) = f'(x_+)\,f'(x_-) \\ &= r^2\,(1 - 2\,x_+)(1 - 2\,x_-) = r^2\,(1 - 2(x_+ + x_-) + 4\,x_+x_-) \\ &= r^2\left(1 - 2\,\tfrac{1+r}{r} + 4\,\tfrac{1+r}{r^2}\right) = -r^2 + 2r + 4\,. \end{aligned}$$

Так, $f_2'(x_-) = -1$ якщо $-r^2 + 2r + 5 = 0$ та, зокрема, якщо $r = 1 + \sqrt{6}$.

Для $r_1 < r < r_2$ цикл періоду розміру 4 стає стійким: з'являються чотири нові фіксовані точки функції $f_4(x) = f_2(f_2(x))$ $= f(f(f(f(x))))$ (рисунок 24.5a). Для $r_2 < r < r_3$ це цикл розміру 8 й так далі. Числа r_n прямують до границі $r_\infty \approx 3{,}570$, коли $n \to +\infty$. Коли $r_\infty < r \leqslant 4$, система може бути навіть хаотичною!

Рисунок 24.5b показує біфуркаційну діаграму[2], що дає уявлення про складність динаміки.



(a) (b)

Рис. 24.5: (a) Крива $y = f_4(x)$ коли $r = 3{,}5$ та бісектриса $y = x$. Крім x^*, x_+ і x_- є ще чотири фіксовані точки, які не так просто розрізнити. (b) Біфуркаційна діаграма рівняння (24.2).

Р. М. Мей на закінчення підкреслив, що навіть дуже прості динамічні системи можуть мати дуже складну поведінку. Це не є особливим для рівняння $x_{n+1} = r\,x_n\,(1 - x_n)$. Така сама «біфуркація подвоєння періоду», що призводить до хаосу, з'являється і для інших рівнянь із функцією $f(x)$, що має форму «горба». Це стосується, наприклад, іншого рівняння, яке використовується в популяційній біології: $x_{n+1} = x_n\,\exp(r(1 - x_n))$.

Це дослідження передбачає, що не слід дивуватися, якщо багато наборів даних про динаміку населення важко піддаються аналізу. Модель також показує, що різниця між детермінованими та стохастичними моделями не так очевидна, як вважалося раніше: навіть із простою детермінованою моделлю неможливо робити довгострокові прогнози, якщо параметри знаходяться в хаотичному режимі.

У 1979 р. Мей був обраний до Лондонського королівського товариства. З 1988 до 1995 р. він був професором Оксфордського універ-

[2]Ця діаграма була отримана шляхом побудови графіків для кожного заданого значення r точок із координатами (r, x_{200}), (r, x_{201}), ..., (r, x_{220}), де $x_{n+1} = f(x_n)$ та $x_0 = 0{,}1$. Якщо x_n прямує до стаціонарного стану, то на діаграмі ми бачимо тільки одну точку. Якщо x_n прямує до циклу періоду 2, то ми бачимо дві точки і так далі.

ситету та Імперського коледжу в Лондоні, з 1995 до 2000 р. був головним науковим радником британського уряду. У 1996 р. Мей отримав премію Крафорда «за його новаторське екологічне дослідження стосовно теоретичного аналізу динаміки популяцій, спільнот і екосистем». Від екології він звернувся до епідеміології та імунології, опублікувавши дві книги: «Інфекційні захворювання людини» (1991, з Роєм Андерсоном) і «Вірусна динаміка, математичні основи імунології та вірусології» (2000, з Мартіном Новаком). В останній книзі аналізується взаємодія між клітинами імунної системи та ВІЛ (вірусом, що викликає СНІД) як якоїсь системи хижак-жертва (див. розділ 13). З 2000 до 2005 р. Мей був президентом Лондонського королівського товариства. Він був посвячений у лицарі в 1996 р. і прийнятий до Палати лордів у 2001 р. Мей помер у 2020 р.

Додаткове читання

1. Gleick, J.: *Chaos, Making a New Science*. Viking Penguin (1987)
2. Levin, S.A.: Robert May receives Crafoord prize. *Not. Amer. Math. Soc.* 43, 977–978 (1996) ams.org
3. Li, T.Y., Yorke, J.A.: Period three implies chaos. *Amer. Math. Monthly* 82, 985–992 (1975)
4. Lorenz, E.N.: Deterministic nonperiodic flow. *J. Atmosph. Sci.* 20, 130–141 (1963) journals.ametsoc.org
5. May, R.M.: Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles and chaos. *Science* 186, 645–647 (1974)
6. May, R.M.: Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261, 459–467 (1976)
7. May, R.M., Oster, G.F.: Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models. *Amer. Natur.* 110, 573–599 (1976)
8. Maynard Smith, J.: *Mathematical Ideas in Biology*. Cambridge (1968)
9. Poincaré, H.: *Science et Méthode*. Flammarion, Paris (1908) gallica.bnf.fr
10. Шарковский, А. Н.: Сосуществование циклов непрерывного преобразования прямой в себя. «Укр. мат. журн.» 16, 61–71 (1964)
11. Ulam, S.M., von Neumann, J.: On combination of stochastic and deterministic processes. *Bull. Amer. Math. Soc.* 53, 1120 (1947) ams.org

Розділ 25

Політика однієї дитини в Китаї (1980)

У 1980 р. Сун Цзянь і його колеги, які були фахівцями з теорії керування, що застосовувалася в авіаційній техніці, підрахували, що, якщо народжуваність у Китаї залишиться на поточному рівні, то в XXI столітті населення країни сягне понад два мільярди осіб. Їхні результати, засновані на віково-структурованій математичній моделі, сприяли рішенню уряду перейти до політики однієї дитини.

Сун Цзянь[1] (піньїнь: Song Jian) народився в 1931 р. в місті Жунчен в китайській провінції Шаньдун. У 1950-х роках навчався в Радянському Союзі в Московському державному технічному університеті імені Н. Е. Баумана та на механіко-математичному факультеті Московського державного університету. Потім він повернувся до Китаю і став керівником Бюро кібернетичних досліджень в Інституті математики Китайської академії наук. Він був фахівцем із застосування теорії керування до наведення ракет. Він також працював у Сьомому машинобудівному міністерстві, яке пізніше було перейменоване в Міністерство аерокосмічної промисловості. У 1978 р. він почав приділяти увагу зв'язкам між теорією керування та демографією.

Рис. 25.1: Сун Цзянь

Щоб зрозуміти контекст роботи Сун Цзяня над динамікою населення, спочатку потрібно дати уявлення про те, що таке «теорія

[1]Сун - прізвище, воно завжди пишеться першим китайською мовою.

керування». Це-вивчення динамічних систем, поведінка яких залежить від деяких параметрів, які можуть бути модифіковані з плином часу з метою оптимізації заданого критерію. Ця теорія була особливо розвинена у зв'язку з космічними програмами в США і СРСР. Дійсно, інженерам доводилося контролювати траєкторію руху космічних човників, щоб вивести супутники на орбіту навколо Землі. Але застосування не обмежувалося фізичними або інженерними проблемами. Політику контролю народжуваності також можна розглядати як певну проблему оптимального управління в математичному сенсі.

Слід також згадати есе під назвою «Межі зростання: доповідь за проектом Римського клубу про проблеми людства», опубліковане в 1972 р. та написане групою з Массачусетського технологічного інституту (M.I.T.). Це дослідження було засноване на математичній моделі світового економічного зростання, що враховує природні ресурси, чисельність населення та забруднення довкілля. У доповіді висловлюється думка про те, що світова економіка рухається до катастрофи, викликаної виснаженням невідновлюваних ресурсів, нестачею продовольства для населення або надмірним забрудненням. Одним із запропонованих рішень було добровільне обмеження народжуваності. В підсумку, це була свого роду сучасна версія тез Мальтуса. Доповідь отримала великий резонанс на заході в 1970-і роки.

З моменту заснування Народної Республіки в 1949 р. народжуваність в Китаї була дуже високою, за винятком періоду катастрофічного «Великого стрибка». У середині 1970-х років Китай повільно відновлювався після культурної революції. Планування сім'ї закликало жінок відкладати народження, збільшувати час між двома послідовними пологами та народжувати менше дітей. Ден Сяопін, який став новим лідером після смерті Мао Цзедуна в 1976 р., в 1978 р. почав політику «чотирьох модернізацій»: сільське господарство, промисловість, наука і техніка, національна оборона. Розмір і зростання населення Китаю тоді сприймалися як важливі перешкоди для цих модернізацій. Науковці, які до того часу працювали над військовими розробками, заохочувалися знайти вирішення цієї складної проблеми.

На цьому тлі, Сун Цзянь в 1978 р. відправився до Гельсінкі на конгрес Міжнародної федерації автоматичного управління. Там він зауважив, що деякі дослідники в Європі намагалися застосувати теорію керування до проблем населення з думкою про те, що суворий контроль народжуваності може зрештою запобігти катастрофам, представленим у доповіді «Межі зростання». Після повернення до Китаю, він створив невелику команду, до якої увійшли його колега Юй Цзіньюань і комп'ютерний експерт Лі Гуанюань, для застосування такого роду математичного моделювання до даних, що стосуються населення Китаю. У той час науковий зв'язок між Китаєм і рештою світу був незначний. Команда розробила заново рівняння, що описують еволюцію вікової структури населення, в той самий спосіб, як це робили Лотка і Маккендрік (див. розділи 10 і 16). Використовуючи модель неперервного часу, введемо позначення:

- $P(x,t)$ - населення у віці x в часі t;
- $m(x)$ - смертність у віці x;
- $P_0(x)$ - вікова структура населення в часі $t=0$;
- $b(t)$ - сумарний показник народжуваності, тобто середнє число дітей, яке жінка народила би протягом свого життя, якби вікова народжуваність залишалася на тому самому рівні, що й у часі t;
- f - частка дівчаток серед народжених;
- $h(x)$ - щільність розподілу віку матері при народженні дитини ($\int_0^{+\infty} h(x)\,dx = 1$).

За допомогою цих позначень і гіпотез еволюція вікової структури може бути змодельована за допомогою диференціального рівняння з частинними похідними

$$\frac{\partial P}{\partial t}(x,t) + \frac{\partial P}{\partial x}(x,t) = -m(x)\,P(x,t)\,,$$

з початковою умовою $P(x,0) = P_0(x)$ та граничною умовою

$$P(0,t) = b(t)\,f \int_0^{+\infty} h(x)\,P(x,t)\,dx\,,$$

де $b(t)$ - керований параметр. Якщо сумарний показник народжуваності постійний і перевищує критичний поріг

$$b^* = 1 \Big/ \left[f \int_0^{+\infty} h(x)\, e^{-\int_0^x m(y)\,dy}\, dx \right]\,,$$

то населення збільшується в геометричній прогресії. Цей критерій подібний до отриманого Лоткою з формули (10.2). Команда Сун Цзяня також розглянула дискретно-часову версію моделі, схожу до моделі Леслі (див. розділ 21). Позначимо $P_{k,n}$ населення у віці k в рік n. Введемо аналогічно m_k, b_n та h_k. Тоді

$$P_{k+1,n+1} = (1 - m_k)\, P_{k,n} \ , \quad P_{0,n+1} = b_n\, f \sum_{k \geqslant 0} h_k\, P_{k,n} \, .$$

Знаючи з вибіркових обстежень смертність m_k (рисунок 25.2), частку дівчаток серед народжених $f \approx 0{,}487$, віковий розподіл матерів h_k (рисунок 25.3), початкову умову $P_{k,0}$ - вікову структуру населення в 1978 р. (рисунок 25.4) і варіюючи сумарний показник народжуваності b (що припускається постійним у кожній симуляції), команда Сун Цзяня могла робити демографічні прогнози для своєї країни з часовим горизонтом у сто років, з 1980 до 2080 р. (рисунок 25.5). Враховуючи тисячі необхідних операцій додавання та множення (рік n змінюється від 0 до 100 років, вік k від 0 до 90 років), необхідний був комп'ютер. У той час в Китаї доступ до такого обладнання мали лише деякі, за винятком тих, хто працював на військових. Одним із них був Сун Цзянь, провідний експерт в області наведення ракет.

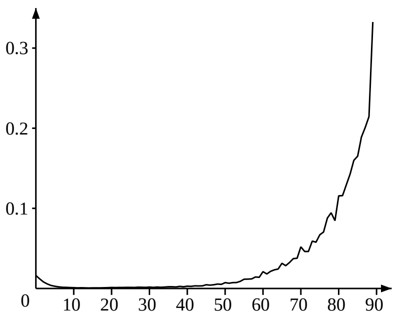


Рис. 25.2: Смертність у залежності від віку в 1978 р.

Згідно з прогнозами, навіть якби Китай зберіг народжуваність на рівні 1978 р., 2,3 на одну жінку, що трохи вище критичного порогу, що оцінювався в $b^* = 2{,}19$, населення зросло б із 980 мільйонів

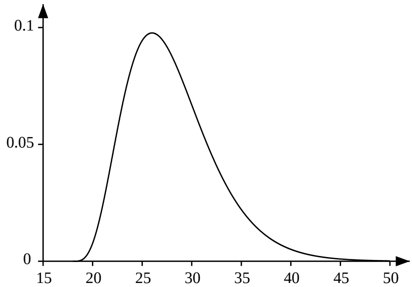


Рис. 25.3: Згладжена крива функції народжуваності в залежності від віку в 1978 р.

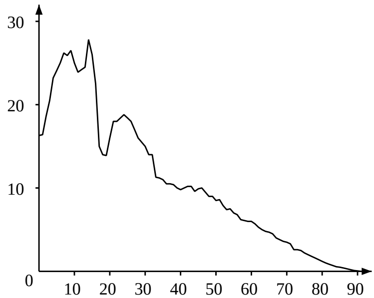


Рис. 25.4: Вікова піраміда населення Китаю в 1978 р. Горизонтальна вісь: вік. Вертикальна вісь: населення (у мільйонах).

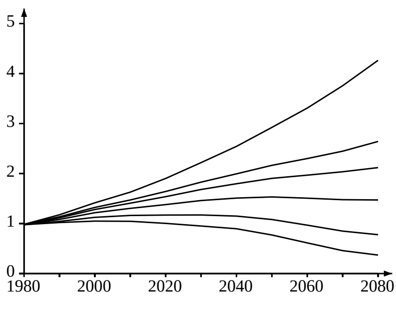


Рис. 25.5: Демографічні прогнози (в мільярдах) для Китаю, засновані на різних гіпотезах про середню кількість дітей на одну жінку. Знизу вгору: 1,0, 1,5, 2,0, 2,3, 2,5, 3,0.

осіб у 1980 р. до 2,12 мільярда осіб до 2080 р. Але Китай уже використовував майже всі землі, придатні для сільського господарства. Відбувалася навіть тенденція втрати частини цих земель унаслідок опустелювання й урбанізації. Як прогодувати таке населення, якщо прогрес у підвищенні врожайності фермерських господарств недостатній? Це саме питання Мальтус розглядав два століття раніше. При народжуваності 1975 р. в 3,0, населення могло навіть досягти 4,26 мільярда осіб у 2080 р. При $b = 2$, чисельність населення могла досягти максимуму в 1,53 мільярда осіб приблизно в 2050 р., перш ніж почалося б її незначне скорочення. При $b = 1{,}5$, максимум 1,17 мільярда був би досягнутий приблизно в 2030 р. При $b = 1{,}0$, максимум склав би тільки 1,05 мільярда осіб і був би досягнутий приблизно в 2000 р. За такого припущення чисельність населення повернулася б на рівень 1978 р. лише до 2025 р.

Найдивовижнішим у цій роботі було її практичні наслідки, дійсно безпрецедентної важливості в історії математичної динаміки населення. Справді, Лі Гуанюань показав результати моделювання команди в грудні 1979 р. під час симпозіуму з теми населення в Ченду, провінція Сичуань[2]. У січні 1980 р. Сун Цзянь, Юй Цзіньюань і Лі Гуанюань опублікували ці результати в китайському економічному журналі, до речі, пропагуючи політику однієї дитини. Вони також надіслали свою статтю – «Звіт про кількісні дослідження з питання розвитку населення Китаю» – провідному китайському вченому Цянь Сюесену, який направив її з рекомендацією керівнику адміністрації планування народжуваності. Результати роботи команди Сун Цзяня глибоко вразили більшість політичних лідерів. Вони вже були переконані в необхідності посилення контролю над народжуваністю всупереч тому, що написав Маркс (див. розділ 5), але все ще вагалися щодо рівня контролю. У лютому 1980 р. Державна рада та Центральний Комітет партії поставили мету для китайського населення в 1,2 мільярда осіб на горизонті 2000 р. У березні 1980 р. результати роботи команди Сун Цзяня були опубліковані в «Женьмінь жибао» («Народна газета»). У квітні комісія з політичних лідерів і фахівців з населення, вивчила екологічні й економічні наслідки зростання населення та дійшла висновку, що політика однієї дитини є необхідною для досягнення мети, поставленої Ден Сяопіном щодо доходу на душу населення в 2000 р. Політика стала офіційною у вересні того самого року, і відкритий лист, що роз'яснює її населенню, був опублікований на першій сторінці

[2] Тут і далі ми підбиваємо підсумки докладного звіту Сьюзан Грінхалг [1,2].

«Женьмінь жибао».

До 1983 р. буде ще багато несанкціонованих пологів. Було вирішено, що з кожної пари, яка вже має двох дітей, одну людину стерилізують і кожна заборонена вагітність буде перервана. Однак, починаючи з 1984 р., сільським парам, які мають тільки одну дочку, було дозволено народити другу дитину. Пізніше були внесені певні корективи: якщо в парі і чоловік, і жінка були єдиними дітьми, то вони могли мати двоє дітей. Репресивні заходи щодо пар, які мають більше однієї дитини, були суворими: державні службовці могли втратити роботу, доводилося платити великий штраф щоб отримати адміністративні документи для навчання другої дитини тощо. Політика однієї дитини закінчилася в 2015 році. Підводячи підсумок, важко знайти в історії математичного моделювання інший приклад із таким сильним соціальним впливом. Звичайно, робота Сун Цзяня та його співробітників була лише одним із елементів, які призвели до вибору політики однієї дитини. Але, схоже, вона зіграла важливу роль.

Як і в попередніх розділах, роль математичного моделювання може бути предметом занепокоєння. Починаючи з реальної ситуації, будується модель. Вона може бути проаналізована математично або змодельована за допомогою комп'ютера. Потім можна зрозуміти, як модель поводиться при зміні деяких параметрів. Однак математика не говорить, чи є модель вірною картиною реального життя. Деякі дуже важливі аспекти, можливо, були проігноровані. Деякі моделі також містять цільову функцію, наприклад, утримання населення Китаю менше 1,2 мільярда осіб. Математика не говорить, чи була ця мета доречною[3].

У 1980 р. Сун Цзянь також був співавтором нового видання книги «Інженерна кібернетика» Цяня Сюесеня, «батька» китайської космічної програми. Потім він обіймав різні політичні посади високого рівня: заступник міністра та головний інженер-вчений Міністерства аерокосмічної промисловості (1981-1984 рр.), член Центрального комітету Комуністичної партії Китаю (1982-2002 рр.), голова Державної комісії з науки і техніки (1985-1998 рр.), державний радник (1986-1998 рр.) та ін. Він також опублікував дві інші книги, які були перекладені англійською мовою: «Контроль населення в

[3] Чисельність населення в 2000 р. оцінювалася в 1,264 мільярда осіб. У період з 1980 до 2000 р. дохід на душу населення виріс приблизно з \$200 до \$1 000. У той самий час співвідношення статей стало вкрай зміщеним у бік більшої частки хлопчиків, головним чином через аборти за ознакою статі.

Китаї» (1985 р., у співавторстві з Туан Чи-Сянь і Юй Цзін'юань) і «Контроль системи населення» (1988 р., у співавторстві з Юй Цзін'юань). У цих книгах розвивається теорія оптимального керування стосовно динаміки населення. Сун Цзянь був обраний у 1991 р. до Китайської Академії Наук, а в 1994 р. до Академії інженерів, президентом якої він був із 1998 до 2002 р.

Додаткове читання

1. Greenhalgh, S.: Missile science, population science: The origins of China's one-child policy. *China Q.* 182, 253–276 (2005)
2. Greenhalgh, S.: *Just One Child, Science and Policy in Deng's China.* University of California Press (2008)
3. Meadows, D.H., Meadows, D.L., Randers, J., Behrens, W.W.: *The Limits to Growth, A Report for the Club of Rome's Project on the Predicament of Mankind*, 2nd edn. Universe Books, New York (1974)
4. Song, J.: Selected Works of J. Song. *Science Press*, Beijing (1999)
5. Song, J.: Some developments in mathematical demography and their application to the People's Republic of China. *Theor. Popul. Biol.* 22, 382–391 (1982)
6. Song, J., Yu, J.: *Population System Control.* Springer (1988)

Розділ 26

Деякі сучасні проблеми

У цому розділі дається короткий огляд деяких сучасних проблем математичної динаміки населення: старіння населення в демографії; нові хвороби (СНІД, атипова пневмонія, трансмісивні хвороби...) і політика щодо вакцинації в епідеміології; політика в галузі рибальства в екології; розсіювання генетично модифікованих організмів у популяційній генетиці. Згадуються спеціалізовані установи, що працюють у Франції над моделюванням цих проблем. Також підкреслюються різні аспекти дослідницької роботи.

У демографії в останні десятиліття з'явилася відносно нова проблема: старіння населення. Ця проблема актуальна не тільки у Франції (рисунок 26.1), але й у багатьох інших європейських країнах, а також у Японії. Вона має важливі економічні та соціальні наслідки: пенсійні системи, імміграційна політика тощо. У Франції математичні моделі, які намагаються проаналізувати феномен старіння, розробляються Національним інститутом демографічних досліджень (INED) і Національним інститутом статистики та економічних досліджень (INSEE). Одна з труднощів демографічних прогнозів полягає в тому, що рівень народжуваності може значно варіюватися в часі та не може бути передбачуваним навіть на одне десятиліття вперед. Це особливо вражає, якщо подивитися на прогнози, зроблені в 1968 р., для населення Франції на 1985 р.: ці прогнози не передбачали зниження народжуваності, яке сталося протягом 1970-х років. Було б цікаво переглянути всі прогнози, засновані на математичних моделях, які виявилися помилковими, особливо ті, які знайшли відгук у засобах масової інформації. Це врівноважило б враження «прогресу», створене цією книгою, враження, яке, можливо, вже здалося читачеві підозрілим після прочитання розділу, присвяченого китайській політиці однієї дитини. Що стосується останньої теми, то наразі виникає нова проблема: як пом'якшити політику, щоб уникнути явища швидкого старіння, яке очікується в найближчі кілька десятиліть. Математичні моделі знову роблять свій внесок у дискусію.

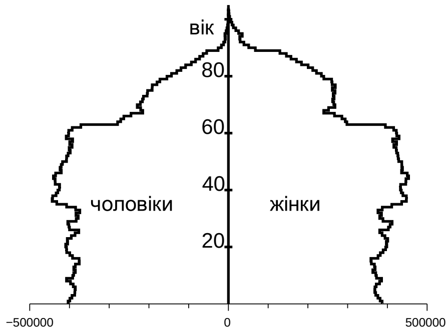


Рис. 26.1: Вікова піраміда французького населення на 1 січня 2010 року. Джерело: www.insee.fr.

В епідеміології серед нових проблем, що виникли в усьому світі за останні три десятиліття, розвиток епідемії СНІДу є особливо вражаючим. Деякі моделі намагаються вгадати майбутнє епідемії в таких порівняно недавно інфікованих країнах, як Росія, Індія або Китай. Важко передбачити, чи сповільниться епідемія, як у Західній Європі та Північній Америці, або вона досягне значної частки населення, як у деяких країнах, розташованих на південь від Сахари. Інші нові захворювання, такі як лихоманка Ебола в Африці, лихоманка Західного Нілу в Північній Америці, атипова пневмонія (SARS) (гострий респіраторний синдром), пташиний грип, чикунгунья або грип H1N1 - всі вони були ретельно вивчені за допомогою математичних моделей, хоча, за загальним визнанням, вони виявилися малоуспішними.

Щодо атипової пневмонії, одна з труднощів моделювання полягала в тому, що епідемія залишалася відносно обмеженою в кожній країні, але могла дуже швидко поширюватися від країни до країни (Гонконг і Китай, Сингапур, Канада ...). Не можна було нехтувати випадковим характером епідемічних кривих у кожному новому напрямку. Як ми бачили в розділах 16 і 22, зі стохастичними моделями, зазвичай, складніше працювати.

Для епідемії чикунгуньї, яка сталася в 2005-2006 роках на острові Реюньйон (Французька Заморська територія в Індійському океані), деякі моделі були натхненні моделлю Росса для малярії (див. розділ 12). Ці дві хвороби передаються комарами. Важливим аспектом, який слід брати до уваги, є вплив сезонності. Дійсно, популяція комарів зменшується протягом південної зими, таким чином зменшуючи передачу хвороби. Це можна побачити на рисунку 26.2, де показано кількість нових випадків, що повідомляються щотижня невеликою мережею з приблизно тридцяти лікарів загальної практики, що охоплює лише малу частину населення острова. Ця мережа не виявила жодних нових випадків захворювання протягом кількох тижнів у вересні та жовтні 2005 р., але його передача все ще тривала. Математичні моделі епідемії були розроблені в Національному інституті охорони здоров'я та медичних досліджень (INSERM) та в Інституті тропічних досліджень (IRD). Незважаючи на ці моделі, ніхто не міг передбачити, що епідемія не припиниться до кінця зими 2005 р. (у південній півкулі), коли вона заразила лише кілька тисяч людей. Зрештою, майже третина населення острова заразилася, тобто близько 266 000 осіб. Це показує, що передбачити майбутнє епідемії може бути досить складно, і що в перші дні епідемії не так просто відрізнити, чи буде це мала чи велика епідемія. Можна провести паралель із прогнозуванням погоди. Такий вид прогнозування в даний час спирається на інтенсивне комп'ютерне моделювання складних математичних моделей океану й атмосфери. Тим не менш, прогнози, більше, ніж на кілька днів, не є надійними.

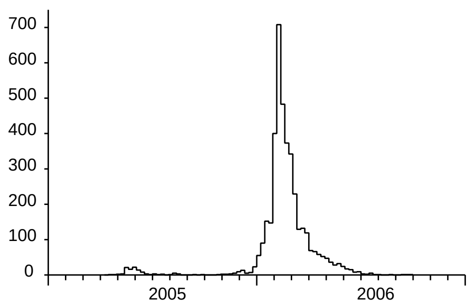


Рис. 26.2: Епідемія чикунгунья на острові Реюньйон в 2005-2006 роках. Кількість нових випадків захворювання, зареєстрованих за тиждень невеликою мережею лікарів, в залежності від часу. Перший невеликий пік був досягнутий у травні 2005 р., другий великий пік - у лютому 2006 р. Щоб отримати реальні масштаби епідемії, числа на цьому рисунку повинні бути помножені приблизно на 67. Джерело: www.invs.sante.fr.

З більш теоретичного погляду, епідемія чикунгунья поставила питання про те, як адаптувати поняття базового репродукційного числа $\mathscr{R}_0$ в моделях, які припускають, що довкілля має сезонні (наприклад, періодичні) коливання. Адаптація не така проста, і це викликає певне занепокоєння тим, як параметр $\mathscr{R}_0$ був використаний для інших епідемій, схильних до впливу сезонних коливань, таких як пандемія грипу H1N1 2009 р.

Ще одна проблема, що викликає все більшу стурбованість, яку розробники моделей намагалися проаналізувати, це проблема стійкості до ліків (антибіотиків, протималярійних препаратів). Досі в епідеміології з часів Данієля Бернуллі та д'Аламбера повторюване питання про те, як збалансувати витрати і вигоди, коли ін'єкція вакцини несе в собі потенційний ризик, усе ще є предметом суперечок і може залишитися таким, оскільки чутливість до ризику змінюється. Тому, згідно з деякими припущеннями, що вакцина проти гепатиту B може спричиняти серйозні ускладнення в дуже невеликій кількості випадків, Міністерство охорони здоров'я Франції в 1998 р. припинило свою кампанію з вакцинації в школах, хоча ризик виявився незначним порівняно з ризиком смерті після інфікування вірусом гепатиту B.

В екології вивчення динаміки популяцій риб все ще створює багато проблем. Проте, воно повинно слугувати науковим підгрунтям для вибору квот вилову й інших обмежень. Перевищення вилову анчоуса в Біскайській затоці та червоного тунця в Середземному морі - лише два недавніх приклади. Оскільки оцінка рибних запасів часто буває неточною, до моделей, що використовують такі дані, слід ставитися з обережністю. У Франції такого роду дослідження в основному проводяться Науково-дослідним інститутом з експлуатації морських ресурсів (IFREMER). Деякі математичні моделі також відігравали певну роль у попередніх рішеннях Міжнародної китобійної комісії.

У популяційній генетиці розсіювання генетично модифікованих організмів також є предметом суперечок, які вчені намагалися дослідити і вирішити, використовуючи моделі «реакції-дифузії», натхненні моделлю Фішера (див. розділ 20). Це галузь діяльності Національного інституту сільськогосподарських досліджень (INRAE).

З більш теоретичного боку дослідження, можна згадати:

- роботи щодо рівнянь із частинними похідними, такими як рівняння дифузії (див. розділ 20) або рівняння з віковою структурою (див. розділ 16);

- роботи зі стохастичних моделей із просторовим розподілом або без нього (див. розділ 16 і 22), в тому числі щодо випадкових мереж, які моделюють поширення епідемій, а також із пошуку детермінованих наближень цих моделей.

Цей вид досліджень в основному здійснюється прикладними математиками. В останні роки у французьких університетах та інших вищих навчальних закладах було запроваджено кілька магістерських курсів із математичної біології.

Як і в інших наукових галузях, математичне вивчення динаміки населення організовується в переважно за такими напрямками:

- «вчені товариства»: Товариство математичної біології (з 1973 р.), Французьке товариство теоретичної біології (1985), Японська спілка математичної біології (1989), Європейське товариство математичної та теоретичної біології (1991) та ін.

- спеціалізовані журнали: «*Bulletin of Mathematical Biology*» (з 1939 р.), «*Mathematical Biosciences*» (1967), «*Journal of Mathematical Biology*» (1974), «*Mathematical Medicine and Biology*» (1984), «*Mathematical Population Studies*» (1988), «*Mathematical Biosciences and Engineering*» (2004) та ін.

- конференції (Щорічна зустріч Товариства математичної біології, Математична й обчислювальна динаміка населення, Європейська конференція з математичної та теоретичної біології тощо).

Були згадані лише ті елементи, які чітко вказують на те, що вони знаходяться на межі між математикою та її застосуванням до динаміки населення. Але для кожної конкретної галузі (демографія, екологія, популяційна генетика, епідеміологія тощо) можна знайти подібні елементи з різним ступенем математичного моделювання.

На закінчення, зацікавленому читачеві пропонується ознайомитися з оригінальними статтями, доступними у Всесвітньому павутинні. Адреси вказані в посиланнях наприкінці кожного розділу. Як написав колись Рональд Фішер про Менделя:

> «Історія науки сильно постраждала від використання вчителями вживаних матеріалів і, як наслідок, стирання обставин та інтелектуальної атмосфери, в якій були зроблені великі відкриття минулого. Вивчення з перших рук завжди є повчальним і часто . . . повне сюрпризів.»

Додаткове читання

1. Bacaër, N.: Approximation of the basic reproduction number $\mathscr{R}_0$ for vector-borne diseases with a periodic vector population. *Bull. Math. Biol.* 69, 1067–1091 (2007)
2. Levin, S.A.: Mathematics and biology, the interface. www.bio.vu.nl/nvtb/

Рисунки

- С. 5. Портрет Томаса Мюррея (близько 1687 р.), зроблений Королівським товариством у Лондоні. Chapman, S.: Edmond Halley, F.R.S. 1656–1742. *Notes Rec. R. Soc. Lond.* 12, 168–174 (1957) © The Royal Society.
- С. 12. Портрет Емануеля Хандманна (1753 р.), що зберігається в музеї Кунстмузея в Базелі. *Leonhard Euler 1707–1783, Beiträge zu Leben und Werk.* Birkhäuser, Basel (1983)
- С. 18. Портрет, який колись належав Петрі-Кірсі, ймовірно, був знищений під час Берлінської битви в 1945 р. Reimer, K.F.: Johann Peter Süssmilch, seine Abstammung und Biographie. *Arch. soz. Hyg. Demogr.* 7, 20–28 (1932)
- С. 25. Портрет Йоганна Ніклауса Грута (бл. 1750-1755), що зберігається в Музеї природознавства в Базелі. Speiser, D.: *Die Werke von Daniel Bernoulli*, Band 2. Birkhäuser, Basel (1982)
- С. 32. Портрет Моріса Квентіна Делатура (1753 р.), представлений на сайті *Musée du Louvre* в Парижі.
- С. 36. Портрет Джона Ліннелла (1833 р.), що зберігається в коледжі Хейлібері, Англія. Habakkuk, H.J.: Robert Malthus, F.R.S. (1766-1834). *Notes Rec. R. Soc. Lond.* 14, 99–108 (1959)
- С. 41. Гравюра Фламенга (1850). Quetelet, A.: Pierre-François Verhulst. *Annu. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 16, 97–124 (1850)
- С. 48. Heyde, C.C., Seneta, E.: I. J. Bienaymé, *Statistical Theory Anticipated.* Springer (1977) © Académie des sciences, Institut de France.
- С. 53. Bateson, W.: *Mendel's Principles of Heredity.* Cambridge University Press (1913)
- С. 58. Pearson, K.: *The Life, Letters, and Labors of Francis Galton*, vol. 1. Cambridge University Press (1914)
- С. 58. Портрет Уотсона в бібліотеці Трініті-коледжу Кембриджського університету. Kendall, D.G.: Branching processes since 1873. *J. Lond. Math. Soc.* 41, 385–406 (1966)
- С. 65. Документи Альфреда Дж. Лотки. Відділ рідкісних книг і спеціальних колекцій. © Princeton University Library.
- С. 70. Titchmarsh, E. C.: Godfrey Harold Hardy 1877–1947. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 6, 446–461 (1949)
- С. 73. Stern, C.: Wilhelm Weinberg. *Genetics* 47, 1–5 (1962)

- C. 76. G.H.F.N.: Sir Ronald Ross 1857–1932. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 1, 108–115 (1933) © The Royal Society.
- C. 85. Whittaker, E.T.: Vito Volterra 1860–1940. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 3, 690–729 (1941)
- C. 89. Yates, F., Mather, K.: Ronald Aylmer Fisher, 1890–1962. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 9, 91–120 (1963) © The Royal Society/Godfrey Argent Studio.
- C. 93. Yates, F.: George Udny Yule. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 8,308–323 (1952)
- C. 102. Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.): *Statisticians of the Centuries.* Springer (2001)
- C. 113. britannica.com/EBchecked/topic/252257/J-B-S-Haldane © Bassano and Vandyk Studios.
- C. 123. Hill, W.G.: Sewall Wright, 21 December 1889-3 March 1988. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 36, 568–579 (1990) © Llewellyn Studios, Chicago.
- C. 118. Nybølle, H.C.: Agner Krarup Erlang f. 1. Januar 1878 - d. 3. Februar 1929. *Mat. Tidsskr. B*, 32–36 (1929)
- C. 131. Tikhomirov, V.M.: A.N. Kolmogorov. In: Zdravkovska, S., Duren, P.L. (eds.) *Golden Years of Moscow Mathematics*, 2nd edn., 101–128. American Mathematical Society (2007)
- C. 131. *I. G. Petrowsky Selected Works Part I.* Gordon and Breach, Amsterdam (1996) © Taylor and Francis Books UK.
- C. 137. Фотографія Дениса Кемпсона. Crowcroft, P.: *Elton's Ecologists.* University of Chicago Press (1991)
- C. 141. © Geoffrey Grimmett.
- C. 149. Charlesworth, B., Harvey, P.: John Maynard Smith, 6 January 1920–19 April 2004. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 51, 253–265 (2005) © The Royal Society.
- C. 154. © Samuel Schlaefli / ETH Zürich.
- C. 162. Selected works of J. Song. *Science Press*, Beijing (1999) © Song Jian.

У цій книзі простежується історія математичної динаміки населення-теоретичної дисципліни, тісно пов'язаної з генетикою, екологією, епідеміологією та демографією, - де математика зробила значний внесок у пізнання. У ній представлений огляд походження кількох важливих тем: експоненційне зростання (від книг Ейлера та Мальтуса до китайської політики однієї дитини); розробка стохастичних моделей (від законів Менделя і питання про зникнення прізвищ до теорії просочування для поширення епідемій) і хаотичних популяцій (де переплітаються детермінізм і випадковість).

З недавніми досягненнями машинного перекладу монополія на одну мову в науковій літературі вже не виправдана. Мовне відчуження в університетах може бути скасоване. Цим перекладом українською мовою, ретельно відредагованим фахівцями, ми заохочуємо цей новий шлях.

ISBN : 979-10-343-8562-1

9 791034 385621

15€

Н. Бакаэр / П. Є. Шевчук   Коротка історія математичної динаміки населення