

Nicolas Bacaër

z Katarzyną Pichór

**Krótką historia
matematycznej
dynamiki populacji**



Krótką historia matematycznej dynamiki populacji

Nicolas Bacaër

z Katarzyną Pichór

Nicolas Bacaër
Institut de recherche pour le développement
nicolas.bacaer@ird.fr

Katarzyna Pichór
Uniwersytet Śląski, Katowice
katarzyna.pichor@us.edu.pl

Czytelnicy pragnący nabyć papierową wersję tej książki mogą wysłać e-mail na adres: nicolas.bacaer@ird.fr.

Okładka : Biblioteka Polska w Paryżu

Titre original : Histoires de mathématiques et de populations
© Cassini, Paris, 2008

Pour l'édition polonaise :
© Nicolas Bacaër, 2021
ISBN : 979-10-343-8217-0
Dépôt légal : août 2021

Wstęp

Dynamika populacji jest dziedziną nauki, która próbuje wyjaśnić w prosty, mechanistyczny sposób zmiany w czasie wielkości i składu populacji biologicznych, takich jak populacje ludzi, zwierząt, roślin czy mikroorganizmów. Jest ona powiązana z bardziej opisowym działem statystyki populacyjnej, ale nadal różni się od niego. Jednym wspólnym punktem jest to, że obie dziedziny szeroko wykorzystują język matematyczny.

Dynamika populacji znajduje się na styku różnych dziedzin: matematyki, nauk społecznych (demografii), biologii (genetyki i ekologii populacji) oraz medycyny (epidemiologii). W związku z tym nieczęsto można spotkać jej całościowe i pełne opracowanie, mimo podobieństw problemów znajdujących się w różnych zastosowaniach. Znamiennym wyjątkiem w języku francuskim jest książka Alaina Hilliona *Matematyczne teorie populacji*¹. Jednak monografia ta przedstawia zagadnienie z punktu widzenia matematyka, wyróżniając różne rodzaje modeli: modele z czasem dyskretnym ($t = 0, 1, 2, \dots$) i ciągłym (t jest liczbą rzeczywistą), modele deterministyczne (przyszłe stany są dokładnie znane, jeśli stan obecny jest dokładnie znany) i modele stochastyczne (gdzie rolę odgrywa prawdopodobieństwo), a następnie rozważane są logicznie dyskretne modele deterministyczne, ciągłe modele deterministyczne, dyskretne modele stochastyczne i ciągłe modele stochastyczne.

W niniejszej książce starałem się omówić ten sam temat, ale z historycznego punktu widzenia. Badania są wyjaśnione w jego kontekście. Dołączone są krótkie biografie naukowców. Powinno to ułatwić czytanie książki osobom mniej obeznanym z matematyką i zwykle może pomóc w zrozumieniu genezy badanych problemów. Należy jednak podkreślić, że ta książka jest nie tylko o historii. Może ona również służyć jako wprowadzenie do modelowania matematycznego. Wydaje się ważne, że zawiera ona szczegóły większości obliczeń, tak aby czytelnik mógł w pełni zobaczyć ograniczenia modeli. Części techniczne są zamieszczone w ramkach i mogą być pominięte przy pierwszym czytaniu. Ostatni rozdział koncentruje się na licznych współczesnych problemach dynamiki populacji, które można próbować analizować z matematycznego punktu widzenia. Dla tych, którzy chcieliby dowiedzieć się więcej, zamieściliśmy literaturę uzupełniającą na końcu każdego rozdziału zawierającą również strony internetowe, z których można pobrać oryginalne artykuły.

¹ *Presses Universitaires de France*, Paryż, 1986.

W książce o tej długości nie było możliwe przedstawienie pełnego obrazu wszystkich dotychczasowych prac ani omówienie wszystkich naukowców, którzy wnieśli swój wkład w tę tematykę. Dokonany wybór z konieczności zawiera element arbitralny, szczególnie w odniesieniu do ostatnich dziesięcioleci. Mam jednak nadzieję, że wybrana próbka jest wystarczająco reprezentatywna, a ludzie aktywni w tej dziedzinie, których praca nie została wymieniona, nie będą zasmuceni.

Książka ta skierowana jest głównie do:

- Uczniów szkół średnich i studentów zastanawiających się, jakie mogą być powiązania między kursami matematyki, na które uczęszczają, a otaczającym ich światem, lub studentów przygotowujących pracę dyplomową na temat związany z dynamiką populacji.
- Nauczycieli matematyki starających się uatrakcyjnić swój kurs. Znajomość czterech operacji elementarnych wystarcza do zrozumienia większości rozdziałów 1, 2 i 5. Rozdział 3 może służyć jako wprowadzenie do zastosowań logarytmów. Książka ta obejmuje również: równania rekurencyjne w rozdziałach 1, 3, 8, 11, 14, 21, 23, 24; równania różniczkowe w rozdziałach 4, 6, 12, 13, 16; równania różniczkowe cząstkowe w rozdziałach 20, 25; równanie całkowe w rozdziale 10; oraz zastosowania teorii prawdopodobieństwa w rozdziałach 2, 7, 8, 9, 15, 16, 17, 18, 19, 22.
- Osób już zaznajomionych z demografią, epidemiologią, genetyką lub ekologią i chętnych do porównania swojej ulubionej dziedziny z innymi, które mogą obejmować podobne modele matematyczne.
- Czytelników zainteresowanych historią nauki.

Za polskie tłumaczenie jestem bardzo wdzięczny Katarzynie Pichór, która sprawdziła i poprawiła automatyczne tłumaczenie programu DeepL.

Rozdział 1

Ciąg Fibonacciego (1202)

W 1202 r. Leonardo z Pizy, zwany Fibonaccim, opublikował książkę, która spopularyzowała w Europie indyjski dziesiętny system liczbowy, przyjęty również przez matematyków arabskich. Wśród wielu przykładów podanych w książce, jeden dotyczy wzrostu populacji królików. Jest to jeden z najstarszych przykładów matematycznego modelu dynamiki populacji.

Leonardo z Pizy, nazwany długo po śmierci Fibonaccim, urodził się około roku 1170 w Republice Pizy, kiedy była ona u szczytu swojej potęgi handlowej i militarnej w świecie śródziemnomorskim. Około roku 1192 ojciec Fibonacciego został wysłany przez Republikę do portu Bejaia, obecnie w Algierii, aby kierować placówką handlową. Jego syn dołączył do niego wkrótce potem, aby przygotować się do zawodu kupca. Leonardo zaczął uczyć się dziesiętnego systemu liczbowego, który Arabowie przywieźli z Indii i który jest używany do dziś w prawie takiej samej formie: 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 i 9. Podróżując w interesach po Morzu Śródziemnym, porównywał różne systemy liczbowe i studiował arabską matematykę. Po powrocie do Pizy, w 1202 r. ukończył redagowanie łacińskiej książki zatytułowanej *Liber abaci* („Księga rachunków”), w której wyjaśnił nowy system liczbowy i pokazał, jak go używać do księgowania, przeliczania wagi i waluty, obliczania stóp procentowych i wielu innych zastosowań. Zebrał też większość wyników algebry i arytmetyki znanych Arabom.

Fibonacci rozważał w swojej książce coś, co dziś nazwalibyśmy problemem z zakresu dynamiki populacji. Pojawiło się ono jednak tylko jako ćwiczenie obliczeniowe pośród innych, niezwiązanych ze sobą tematów: poprzedni rozdział w książce jest o liczbach doskonałych, które są sumą swoich czynników, jak $28 = 14 + 7 + 4 + 2 + 1$, a następny rozdział to problem o podziale pieniędzy między cztery osoby, który jest równoważny liniowemu układowi czterech równań. Oto tłumaczenie z łaciny problemu dotyczącego populacji:

„Pewien człowiek miał jedną parę królików trzymanyh razem w pewnym zamkniętym miejscu. Chciałoby się wiedzieć, ile potomnych królików będzie z tej pary w ciągu jednego roku, skoro

ich naturą jest, że w jednym miesiącu rodzą kolejną parę, a w drugim miesiącu te, które się urodziły, również rodzą.”

Jeśli na początku pierwszego miesiąca jest para nowo narodzonych królików, to po miesiącu ta para nie będzie jeszcze płodna i na początku drugiego miesiąca nadal będzie tylko jedna para królików. Ta para królików urodzi kolejną parę na początku trzeciego miesiąca, więc w sumie będą dwie pary. Początkowa para królików ponownie urodzi kolejną parę na początku czwartego miesiąca. Ale ta druga para królików nie będzie jeszcze płodna. Będą tylko trzy pary królików.

Używając współczesnej notacji, oznaczmy przez P_n liczbę par królików na początku miesiąca n . Liczba par królików P_{n+1} w miesiącu $n+1$ jest sumą liczby P_n par w miesiącu n i liczby nowo narodzonych par w miesiącu $n+1$. Ale tylko te pary królików, które mają co najmniej dwa miesiące rodzą nowe pary królików w miesiącu $n+1$. Są to pary, które były już w miesiącu $n-1$, a ich liczba wynosi P_{n-1} . Zatem

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

Jest to zależność rekurencyjna: podaje liczbę osobników w miesiącu $n+1$ jako funkcję liczby osobników w poprzednich miesiącach. Stąd Fibonacci mógł łatwo zbudować następującą tabelę, gdzie $1+1=2$, $1+2=3$, $2+3=5$, $3+5=8$, itd.

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

W rzeczywistości, Fibonacci przyjął, że warunkiem początkowym jest sytuacja w miesiącu $n=2$. Ponieważ $P_{14} = 144 + 233 = 377$, ostatecznie uzyskał 377 par królików dwanaście miesięcy po punkcie wyjścia. Zauważył, że ten ciąg liczb można kontynuować w nieskończoność.

Po 1202 roku Fibonacci napisał kilka innych książek, takich jak *Practica geometriae* w 1220 roku i *Liber quadratorum* („Księga kwadratów”) w 1225 roku. Stał się sławny, a dzięki zdobytej popularności spotkał się z cesarzem Fryderykiem II, znanym z doceniania nauki. W 1240 r. Republika Pizy przyznała Fibonacciemu roczną rentę. Rok jego śmierci nie jest znany.

W ciągu następnych stuleci problem królików Fibonacciego został zapomniany i nie miał wpływu na rozwój matematycznych modeli dynamiki populacji. Kilku naukowców spotkało się w swoich badaniach z tą samą sekwencją liczb, ale nie powoływali się na Fibonacciego ani na żadną populację. Kilka książek Keplera zawiera uwagę, że stosunek P_{n+1}/P_n jest zbieżny,

gdy n dąży do nieskończoności, do złotej liczby $\phi = (1 + \sqrt{5})/2$. Jest to szczególnie przypadek własności wspólnej dla większości modeli populacji: tendencji do geometrycznego wzrostu (patrz rozdziały 3 i 21). W 1728 roku Daniel Bernoulli uzyskał dokładny wzór

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

podczas badania ciągów rekurencyjnych. Kompletne prace Fibonacciego zostały opublikowane w XIX wieku. Od tego czasu ciąg (P_n) można było znaleźć w książkach popularyzujących matematykę pod nazwą ciąg Fibonacciego.

Jest oczywiste, że aby modelować populację królików, hipotezy prowadzące do ciągu Fibonacciego są dalekie od realistycznych: brak śmiertelności, brak separacji płci itd. Nasze zainteresowanie tym ciągiem w ostatnich dekadach w biologii wzięło się stąd, że kilka roślin zawiera struktury, które obejmują niektóre z liczb P_n , na przykład 8 i 13 w szyszkach sosny lub 34 i 55 w słonecznikach. Czasopismo naukowe, *The Fibonacci Quarterly*, jest nawet w całości poświęcone właściwościom i zastosowaniom ciągu Fibonacciego!

Literatura uzupełniająca

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, New York (2002).
3. Vogel, K.: Leonardo Fibonacci. In: Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 4, 604–613. Scribner, New York (1971)

Rozdział 2

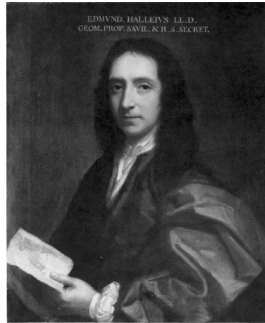
Tablice trwania życia Halley’ a (1693)

W 1693 roku słynny angielski astronom Edmond Halley przestudiował akta urodzeń i zgonów Wrocławia, które zostały przekazane Towarzystwu Królewskiemu przez Caspara Neumanna. Stworzył tabelę trwania życia pokazującą liczbę osób, które dożyją dowolnego wieku z populacji urodzonej w tym samym roku. Użył też swojej tabeli do obliczenia ceny renty dożywotniej. Ten rozdział przypomina tę pracę i umieszcza ją w kontekście życia Halleya oraz wczesnego rozwoju „arytmetyki politycznej” i teorii prawdopodobieństwa, które interesowały takich ludzi, jak Graunt, Petty, De Witt, Hudde, Huygens, Leibniz i de Moivre.

Edmond Halley urodził się pod Londynem w 1656 roku. Jego ojciec był bogatym wytwórcą mydła. Edmond już w młodym wieku zainteresował się astronomią. Rozpoczął studia w *Queen’s College* na Uniwersytecie Oksfordzkim. Kiedy w 1675 roku zainaugurowano działalność Obserwatorium w Greenwich, Halley mógł już odwiedzać Flamsteeda, Astronoma Królewskiego. W latach 1676-1678 przerwał studia, aby udać się na wyspę Świętej Heleny i sporządzić katalog gwiazd widocznych z półkuli południowej. Po powrocie do Anglii został członkiem *Royal Society*. Opublikował też obserwacje, które poczynił na temat cyrkulacji wiatrów podczas podróży na Świętą Helenę. W 1684 r. odwiedził Newtona w Cambridge, aby przedyskutować związek między prawami ruchu planet Keplera a siłą przyciągania wywieraną przez Słońce. Zachęcił Newtona do napisania słynnych *Matematycznych zasad filozofii naturalnej*, książki, którą ostatecznie opublikował na własny koszt. Pracował wówczas jako urzędnik Towarzystwa Królewskiego. W 1689 r. zaprojektował dzwon do nurkowania, który sam przetestował.

Mniej więcej w tym samym czasie Caspar Neumann, teolog mieszkający w Breslau (obecnie Wrocław), należącym wówczas do imperium Habsburgów, zbierał dane o liczbie urodzeń i zgonów w swoim mieście. Dane te zawierały wiek, w którym ludzie umierali. Mogły więc posłużyć do skonstruowania tabeli wymieralności, pokazującej prawdopodobieństwo dożycia danego wieku.

Pierwsza tabela wymieralności (zwana też tablicą trwania życia) została opublikowana w Londynie w 1662 roku w książce zatytułowanej *Naturalne i polityczne obserwacje poczynione nad biuletynami śmiertelności*. Książka ta



Rysunek 2.1:
Edmond Halley
(1656–1742)

jest zwykle uważana za tekst założycielski zarówno statystyki, jak i demografii i ma dziwną cechę szczególną: ludzie do dziś zastanawiają się, czy napisał ją John Graunt, londyński kupiec i autor wskazany na okładce, czy też jego przyjaciel William Petty, jeden z założycieli *Royal Society*.

W każdym razie tabela wymieralności zawarta w książce starała się wykorzystać biuletyny, które od początku XVII wieku regularnie informowały o pochówkach i chrztach w Londynie. Biuletyny te służyły głównie do informowania ludzi o powracających epidemiach dżumy. Z tego powodu podawały one przyczynę śmierci, a nie wiek, w którym ludzie umierali. Aby uzyskać tabelę wymieralności podającą szansę przeżycia jako funkcję wieku, Graunt lub Petty musieli zgadywać, jak różne przyczyny śmierci były powiązane z grupami wiekowymi. W ten sposób ich tabela wymieralności mogła być przedmiotem dużych błędów. Mimo to książka była bardzo udana, doczekała się pięciu wydań w latach 1662-1676. Kilka miast w Europie zaczęło publikować biuletyny podobne do tego z Londynu.

Tak więc prawie trzydzieści lat po tej pierwszej tabeli wymieralności, zgodnie z sugestią Leibniza, Neumann przesłał Henry’emu Justelowi, sekretarzowi *Royal Society*, swoje dane demograficzne z Wrocławia za lata 1687-1691. Justel zmarł wkrótce potem, a Halley wszedł w posiadanie tych danych, przeanalizował je i w 1693 r. opublikował swoje wnioski w *Philosophical Transactions of the Royal Society*. Jego artykuł nosi tytuł *Ocena stopnia śmiertelności rodzaju ludzkiego poczyniona na podstawie tablic urodzin i pogrzebów w mieście Wrocław z próbą ustalenia ceny rent*.

W badanym okresie pięciu lat Halley zauważył, że liczba urodzeń we Wrocławiu była mniej więcej równa liczbie zgonów, więc całkowita liczba ludności była prawie stała. Aby uprościć analizę, założył, że populacja znajduje się dokładnie w stanie stabilnym: roczna liczba urodzeń (nazwijmy ją P_0), całkowita populacja, populacja w wieku k (P_k) oraz roczna liczba zgonów

w wieku k (D_k) są stałe w czasie. Podkreśla to dodatkową interesującą własność danych z Wrocławia, ponieważ takie uproszczenie nie byłoby możliwe dla szybko rozwijającego się miasta, takiego jak Londyn, gdzie statystyki były również zniekształcone przez napływ ludności z terenów wiejskich.

Tablica 2.1: Tabela wymieralności Halleya przedstawiająca populację P_k w wieku k .

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

Dane z Wrocławia miały średnią roczną liczbę 1238 urodzeń: taką wartość Halley przyjął dla P_0 . W zasadzie mógłby on również obliczyć z danych średnią roczną liczbę zgonów D_k wśród ludzi w wieku k dla wszystkich k . Korzystając ze wzoru.

$$P_{k+1} = P_k - D_k, \quad (2.1)$$

mógł skonstruować tablicę P_k . I odwrotnie, można znaleźć wartości D_k , których używał ze wzoru $D_k = P_k - P_{k+1}$: $D_0 = 238$, $D_1 = 145$, $D_2 = 57$, $D_3 = 38$ i tak dalej. W rzeczywistości Halley nieco zmodyfikował swoje wyniki, albo po to, by uzyskać okrągłe liczby (tak jest w przypadku D_1 , które zostało tak nieco zmienione, że $P_1 = 1000$), albo by wygładzić pewne nieregularności wynikające z małej liczby zgonów w starszym wieku w pięcioletnim badaniu. Biorąc sumę wszystkich liczb P_k w tabeli, Halley uzyskał szacunek całkowitej populacji Wrocławia bliski 34 000.¹

Podsumowując, metoda ta miała tę wielką zaletę, że nie wymagała ogólnego spisu ludności, a jedynie wiedzy o liczbie urodzeń i zgonów oraz o wieku, w którym ludzie umierali w ciągu kilku lat.

¹Dla osób w wieku powyżej 84 lat, Halley właśnie wspominał, że ich liczba wynosi 107.

Tablica trwania życia Halleya służyła jako punkt odniesienia dla różnych prac w XVIII wieku (patrz rozdział P_{k+1}/P_k). Rzeczywiście, chociaż wartości P_k były specyficzne dla Wrocławia, można uznać, że stosunek P_{k+1}/P_k był prawdopodobieństwem przeżycia do wieku $k + 1$ wiedząc, że już osiągnęło się wiek k . To prawdopodobieństwo mogłoby być rozsądnie użyte dla populacji innych europejskich miast w tym czasie. Na przykład, można by oczekiwać, że roczne dziecko będzie miało 661 szans na 1000 osiągnięcia wieku 10 lat lub 598 szans na 1000 osiągnięcia wieku 20 lat.

Halley wykorzystał również swoją tablicę trwania życia do obliczenia ceny renty za życie. W XVI i XVII wieku kilka miast i stanów sprzedawało takie renty swoim obywatelom, aby zebrać pieniądze. Nabywcy otrzymywali co roku aż do śmierci stałą kwotę pieniędzy, która była równa pewnemu procentowi początkowo wpłaconej sumy, często dwukrotnie wyższemu od ówczesnej stopy procentowej, ale niezależnie od wieku nabywcy. Oczywiście instytucja ta ryzykowała bankructwo, jeśli zbyt wiele osób o bardzo długiej oczekiwanej długości życia kupowało te renty. Problem ten nie mógł być prawidłowo rozwiązany bez wiarygodnej tabeli trwania życia.

W 1671 roku Johan De Witt, premier Holandii, i Johannes Hudde, jeden z burmistrzów Amsterdamu, zastanawiali się już nad problemem obliczania ceny renty dożywotniej. Obawiając się inwazji wojsk francuskich, chcieli zebrać pieniądze na wzmocnienie armii. Mieli dane dotyczące osób, które wykupiły renty dożywotnie kilkadziesiąt lat wcześniej, w szczególności wiek, w którym wykupiono renty i wiek, w którym osoby te zmarły. Udało im się mniej więcej poprawnie obliczyć cenę renty, ale ich metoda została później zapomniana. W następnym roku Holandia została zaatakowana, a De Witt został zlinczowany przez tłum.

Halley rozważył ten problem na nowo w 1693 roku, posługując się wrocławską tabelą trwania życia i przyjmując stopę procentową w wysokości 6 procent. Metoda obliczeniowa jest prosta. Niech i będzie stopą procentową. Niech R_k będzie ceną, za którą osoba w wieku k może kupić rentę w wysokości, powiedzmy, jednego funta rocznie. Osoba ta ma prawdopodobieństwo P_{k+n}/P_k , że będzie jeszcze żyła w wieku $k + n$. Funt, który państwo obiecuje wypłacić, jeśli osoba ta osiągnie ten wiek, można uzyskać, lokując $1/(1+i)^n$ funtów z początkowej sumy przy stopie procentowej i . Jeśli więc przyjmujemy upraszczające założenie, że suma początkowa jest wykorzystywana wyłącznie do wypłacania rent, to cena powinna wynosić

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

Halley uzyskał w ten sposób tabelę 2.2, która pokazuje współczynnik R_k ,

przez który należy pomnożyć pożądaną rentę, aby uzyskać niezbędną sumę początkową. Mężczyzna w wieku 20 lat otrzymywałby więc co roku $1/12,78$, czyli 7,8 % początkowej sumy. Ale mężczyzna w wieku 50 lat otrzymałby $1/9,21 \approx 10,9\%$, ponieważ miałby mniej lat życia. Zauważmy, że dwukrotnie wyższa stopa procentowa odpowiadałaby rencie równej 12 % początkowej sumy, lub równoważnie cenie równej 8,33-krotności renty.

Tablica 2.2: Mnożnik określający cenę renty dożywotniej.

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

Obliczenia te są oczywiście dość żmudne. Halley mógł jednak skorzystać z tablic logarytmicznych, aby szybciej otrzymać ogólny wzór $P_{k+n}/(1+i)^n$. Ponieważ nie podał on wartości dla P_k powyżej 84 lat, nie jest możliwe dokładne sprawdzenie jego obliczeń. Wreszcie, praca Halleya nie miała żadnego bezpośredniego znaczenia: przez kilkadziesiąt lat renty dożywotnie w Anglii i innych krajach nadal były sprzedawane po cenie niezależnej od wieku kupującego i po cenie znacznie niższej niż mogłaby być, np. 7-krotność renty.

Zagadnienia wynikające z tablic trwania życia interesowały w czasach Halleya wielu uczonych. Holender Christiaan Huygens, autor w 1657 roku pierwszej broszury poświęconej teorii prawdopodobieństwa, w 1669 roku w korespondencji ze swoim bratem Grauntem omówił tabelę wymieralności i obliczanie średniej długości życia².

Kilka lat przed tym, jak Neumann nawiązał kontakt z Towarzystwem Królewskim, Leibniz również pisał o obliczaniu długości życia w eseju, który pozostał nieopublikowany. W 1709 r. przyszła kolej na Nikolausa I Bernoulliego. W 1725 roku Abraham de Moivre opublikował cały traktat *Renty dożywotnie*. Zauważył on w szczególności, że cena R_k może być łatwo obliczona dla starszych lat, ponieważ wzór (2.2) zawierał tylko kilka wyrażeń. Można było wtedy skorzystać z formuły rekurencji wstecznej

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

co można łatwo udowodnić, wychodząc od (2.2). Korzystając z wartości, jaką Halley podaje dla ceny w wieku 70 lat, można więc sprawdzić pozostałe wartości z tabeli 2.2.³

²Oczekiwana długość życia w wieku k dana jest wzorem (2.2) przy $i = 0$.

³Wygłąda na to, że w tabeli jest kilka błędów, w szczególności dla wieku 5 i 15 lat.

Po przerwie poświęconej demografii Halley powrócił do swoich głównych tematów badawczych. W latach 1698-1700 opłynął Ocean Atlantycki, aby sporządzić mapę ziemskiego pola magnetycznego. W 1704 r. został profesorem na Uniwersytecie Oksfordzkim. W następnym roku opublikował książkę o kometach i przewidział, że kometa z 1682 r., którą Kepler zaobserwował w 1607 r., powróci w 1758 r.: stała się ona znana jako „kometa Halleya”. Opublikował także tłumaczenie książki Apolloniusza z Pergii o stożkach. W 1720 r. zastąpił Flamsteeda na stanowisku Astronoma Królewskiego. Próbował rozwiązać problem precyzyjnego wyznaczania długości geograficznej na morzu na podstawie obserwacji Księżyca, problem o dużym znaczeniu praktycznym dla nawigacji. Zmarł w Greenwich w 1742 r. w wieku 86 lat.

Literatura uzupełniająca

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, Hoboken, New Jersey (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, New York (2001)
6. Koch, P.: Caspar Neumann. In: *ibid.*, 29–32.
7. Le Bras, H.: *Naissance de la mortalité*. Gallimard, Paris (2000)

Rozdział 3

Euler i geometryczny wzrost populacji (1748–1761)

Euler kilkakrotnie pisał o dynamice populacji. W jego traktacie z 1748 roku, *Wstęp do analizy nieskończoności* (łac. *Introductio in analysin infinitorum*), rozdział poświęcony funkcji wykładniczej zawierał cztery przykłady dotyczące wykładniczego wzrostu populacji. W 1760 roku opublikował artykuł łączący ten wykładniczy wzrost ze strukturą wiekową populacji. Praca ta jest prekursorem teorii „stabilnych” populacji, która została rozwinięta w XX wieku i odgrywa ważną rolę w demografii. W 1761 r. Euler pomagał także Süßmilchowi w drugim wydaniu jego traktatu o demografii. Opracował interesujący model, będący rodzajem wariantu ciągu Fibonacciego, ale nie opublikował jego szczegółowej analizy.

Leonhard Euler urodził się w 1707 r. w Bazylei, w Szwajcarii. Jego ojciec był protestanckim pastorem. W 1720 r. Euler rozpoczął studia na uniwersytecie. Pobierał też prywatne lekcje matematyki u Johanna Bernoulliego, jednego z najsłynniejszych matematyków pokolenia po Leibnizu i Newtonie. Zaprzyjaźnił się z dwoma synami Johanna Bernoulliego: Niko- lausem II i Danielem. W 1727 r. Euler dołączył do Daniela w nowo utworzo- nej Akademii Nauk w Petersburgu. Poza matematyką interesował się fizyką i wieloma innymi zagadnieniami naukowymi i technicznymi. W 1741 r. król pruski Fryderyk II zaproponował mu stanowisko dyrektora sekcji matema- tycznej Akademii Nauk w Berlinie. Euler opublikował znaczną liczbę arty- kułów i książek dotyczących wszystkich aspektów mechaniki (astronomia, sprężystość, płyny, ciała stałe) i matematyki (teoria liczb, algebra, szeregi nieskończone, funkcje elementarne, liczby zespolone, rachunek różniczkowy i całkowy, równania różniczkowe i cząstkowe, optymalizacja, geometria), ale także demografii. Był najbardziej płodnym matematykiem swoich czasów.

W 1748 roku Euler opublikował po łacinie rozprawę zatytułowaną *Wstęp do analizy nieskończoności*. W rozdziale o wykładnikach i logarytmach roz- wazał sześć przykładów: jeden z matematycznej teorii skal muzycznych, drugi ze spłaty pożyczki z odsetkami i cztery z dynamiki populacji. W tym ostatnim Euler założył, że populacja P_n w roku n spełnia następujące warunki

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



Rysunek 3.1:
Euler (1707–1783)

dla wszystkich liczb całkowitych n . Stopa wzrostu x jest dodatnią liczbą rzeczywistą. Zaczynając od stanu początkowego P_0 , populacja w roku n jest określona przez

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

Nazywa się to wzrostem geometrycznym lub wykładniczym. W pierwszym przykładzie pytamy:

„Jeśli liczba ludności w pewnym regionie wzrasta co roku o jedną trzydziestą, a kiedyś było tam 100 000 mieszkańców, to chcielibyśmy znać liczbę ludności po 100 latach.”

Odpowiedź brzmi: $P_{100} = (1 + 1/30)^{100} \times 100\,000 \approx 2\,654\,874$. Do tego przykładu Euler zainspirował się spisem ludności Berlina, który miał miejsce w 1747 roku i w wyniku którego liczba ludności oszacowana została na 107 224. Z jego obliczeń wynika, że w ciągu jednego wieku liczba ludności może wzrosnąć ponad dziesięciokrotnie. Dokładnie to samo zaobserwowano w tym czasie dla Londynu.

Należy zauważyć, że obliczenie $(1 + 1/30)^{100}$ jest bardzo proste przy użyciu nowoczesnego kalkulatora kieszonkowego. Ale w czasach Eulera trzeba było używać logarytmów, aby uniknąć wielu ręcznych mnożeń i szybko otrzymać wynik. Obliczamy najpierw logarytm dziesiętny (w podstawie 10) z P_{100} . Z fundamentalnej własności logarytmu $\log(ab) = \log a + \log b$ wynika, że

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

Logarytmy zostały wprowadzone w 1614 roku przez Szkota Johna Napiera. Jego przyjaciel Henry Briggs opublikował w 1617 roku pierwszą tablicę logarytmów dziesiętnych. W 1628 roku Holender Adriaan Vlacq uzupełnił pracę

Briggsa, publikując tabelę zawierającą logarytmy dziesiętne liczb całkowitych od 1 do 100 000 z dziesięciocyfrową dokładnością. To jest ten rodzaj tabeli, który Euler wykorzystał, aby otrzymać $\log 30 \approx 1,477121255$, $\log 31 \approx 1,491361694$, i w końcu $\log P_{100} \approx 6,4240439$. Pozostaje znaleźć liczbę P_{100} , której logarytm jest znany. Ponieważ logarytmy dziesiętne liczb całkowitych od 1 do 100 000 zawierają się w przedziale od 0 do 5, szukamy logarytmu liczby $P_{100}/100$, który wynosi 4,4240439. Można sprawdzić w tablicy logarytmów, że $\log 26\,548 \approx 4,424031809$ oraz $\log 26\,549 \approx 4,424048168$. Zastępując funkcję logarytmiczną linią prostą pomiędzy 26,548 i 26,549, Euler otrzymał, że

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

Zatem $P_{100} \approx 2\,654\,874$.

Drugi przykład dotyczący dynamiki populacji w książce Eulera jest następujący:

„Ponieważ po potopie wszyscy ludzie wywodzili się z populacji liczącej sześć osób, jeśli założymy, że po dwustu latach populacja wynosiła 1 000 000, chcielibyśmy znaleźć roczną stopę wzrostu.”

Ponieważ $10^6 = (1+x)^{200} \times 6$, otrzymujemy z kalkulatorem kieszonkowym $x = (10^6/6)^{1/200} - 1 \approx 0,061963$. Z tablicami logarytmicznymi trzeba przejść przez $\log(10^6) = 200 \log(1+x) + \log 6$ i po przekształceniu

$$\log(1+x) = (6 - \log 6)/200 \approx 0,0261092$$

otrzymujemy $1+x \approx 1,061963$. Euler mógł więc stwierdzić, że populacja będzie rosła o $x \approx 1/16$ rocznie. Aby zrozumieć genezę tego przykładu, trzeba pamiętać, że współcześni filozofowie zaczęli zaprzeczać prawdziwości biblijnych opowieści. Dosłowne odczytanie ustaliłoby czas potopu na około 2350 r. p.n.e. z następującymi ocalałymi: Noe, jego trzej synowie i ich żony. Księga Rodzaju mówi:

„Ci trzej byli synami Noego i od nich to zaludniła się cała ziemia.”

Tempo wzrostu populacji po potopie wynoszące 1/16 (lub 6,25 %) rocznie nie wydawało się Eulerowi zbyt nierealistyczne. Będąc synem protestanckiego pastora i pozostając religijnym przez całe życie, doszedł do wniosku:

„Z tego powodu niedorzeczne jest twierdzenie niedowiarków, że w tak krótkim czasie cała ziemia nie mogła być zaludniona, zaczynając od jednego człowieka.”¹

Euler zauważył również, że gdyby wzrost trwał w tym samym tempie do 400 lat po potopie, liczba ludności wynosiłaby $(1+x)^{400} \times 6 = (10^6/6)^2 \times 6 \approx 166$ mld:

„Jednak cała Ziemia nigdy nie byłaby w stanie utrzymać takiej populacji.”

Idea ta zostanie znacznie rozwinięta przez Malthusa pół wieku później (patrz rozdział 5).

W trzecim przykładzie Eulera pojawia się pytanie:

„Jeśli w każdym stuleciu populacja ludzka podwaja się, to jakie jest roczne tempo wzrostu?”

Ponieważ $(1+x)^{100} = 2$, otrzymujemy z kalkulatorem kieszonkowym $x = 2^{1/100} - 1 \approx 0,00695$. Z tablicami logarytmów, $100 \log(1+x) = \log 2$. Więc $\log(1+x) \approx 0,0030103$ oraz $1+x \approx 1,00695$. Stąd populacja rośnie o $x \approx 1/144$ każdego roku. W czwartym i ostatnim przykładzie pytamy w ten sam sposób:

„Jeśli populacja ludzka wzrasta rocznie o 1/100, to chcielibyśmy wiedzieć, jak długo potrwa, zanim stanie się ona dziesięć razy większa.”

Mając $(1 + 1/100)^n = 10$, znajdujemy $n \log(101/100) = 1$. Zatem

$$n = 1/(\log 101 - 2) \approx 231$$

lat. To wszystko, co można znaleźć we *Wstępie do analizy nieskończoności* z 1748 roku na temat dynamiki populacji. Euler powróci do tego tematu bardziej szczegółowo kilka lat później.

W 1760 r. opublikował w pracach Akademii Nauk w Berlinie pracę zatytułowaną *Ogólne dochodzenie w sprawie śmiertelności i rozmnażania się*

¹W książce wydanej przez Graunta w 1662 roku (zob. rozdz. 2) znajdujemy podobną uwagę:

„Jedna para, mianowicie Adam i Ewa, podwajając się co 64 lata z 5 160 lat, które są wiekiem świata według Pisma Świętego, powinna wyprodukować znacznie więcej ludzi, niż jest ich teraz na świecie. Dlatego też świat nie ma więcej niż 100 tysięcy lat, jak niektórzy próżno sobie wyobrażają, ani też nie więcej niż podaje Pismo Święte.”

gatunku ludzkiego. Praca ta stanowiła swoistą syntezę pomiędzy jego wcześniejszą analizą geometrycznego wzrostu populacji a wcześniejszymi badaniami nad tablicami trwania życia (zob. rozdz. 2). Euler rozważał na przykład problem:

„Znając liczbę urodzeń i pogrzebów, które zdarzają się w ciągu jednego roku, znaleźć liczbę wszystkich żyjących i ich roczny wzrost, dla danej hipotezy śmiertelności.”

Euler założył tu, że znane są następujące liczby:

- liczba urodzeń B_n w roku n ;
- liczba zgonów D_n dla danej hipotezy śmiertelności w roku n ;
- odsetek q_k noworodków, które osiągną wiek $k \geq 1$.

Niech P_n będzie populacją w roku n . Euler przyjął dwa dodatkowe założenia domyślne:

- populacja wzrasta w postępie geometrycznym: $P_{n+1} = rP_n$ (z $r = 1 + x$);
- stosunek liczby urodzeń do liczby ludności, zwany dalej współczynnikiem lub wskaźnikiem urodzeń, jest stały: $B_n/P_n = m$.

Te dwa założenia implikują, że liczba urodzeń rośnie w postępie geometrycznym i w tym samym tempie: $B_{n+1} = rB_n$. Euler rozważał następnie stan populacji w odstępie stuletnim, powiedzmy między latami $n = 0$ i $n = 100$, zakładając, że nikt nie przeżyje więcej niż sto lat. Aby wyjaśnić sposób rozumowania, nazwijmy $P_{k,n}$ ($k \geq 1$) populacją żyjącą na początku roku n , która urodziła się w roku $n - k$. Niech $P_{0,n} = B_n$ będzie liczbą urodzeń w ciągu roku n . Z definicji współczynnika przeżycia q_k wynika, że $P_{k,n} = q_k P_{0,n-k} = q_k B_{n-k}$. Więc

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

Dzieląc to równanie przez $r^{100} P_0$ otrzymujemy

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

Jest to równanie, które w demografii nazywane jest czasem „równaniem Eulera”. Licząc osobno urodzenia i osobno zgony, otrzymujemy

$$rP_n = P_{n+1} = P_n - D_n + B_{n+1} = P_n - D_n + rB_n. \quad (3.2)$$

Zatem liczba zgonów również wzrasta w postępie geometrycznym: $D_{n+1} = rD_n$. Ponadto,

$$\frac{1}{m} = \frac{P_n}{B_n} = \frac{D_n/B_n - r}{1 - r}. \quad (3.3)$$

Z równania (3.1), otrzymujemy w końcu

$$\frac{D_n/B_n - 1}{1 - r} = \frac{q_1}{r} + \frac{q_2}{r^2} + \dots + \frac{q_{100}}{r^{100}}, \quad (3.4)$$

gdzie pozostaje tylko jedna niewiadoma: r . To jest przypadek, który zwykle nazywa się równaniem uwikłanym, ponieważ nie możemy wyodrębnić r jako funkcji pozostałych parametrów. Możemy jednak obliczyć lewą i prawą stronę równania (3.4) dla ustalonej wartości r i pozwolić r zmieniać się, aż obie strony się zrównają. Otrzymana w ten sposób wartość r daje stopę wzrostu $x = r - 1$ populacji. Zauważmy, że z równań (3.1) i (3.3) otrzymujemy dla populacji P_n następujące wyrażenie:

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

Gdy populacja jest stabilna ($r = 1$), to wyrażenie jest takie samo jak to użyte przez Halleya do oszacowania populacji Wrocławia (patrz rozdział 2).

Euler rozważał również następujące pytanie:

„Współczynniki śmiertelności i urodzeń są podane. Obliczyć ile będzie żyjących w każdym wieku, jeśli znamy liczbę wszystkich żyjących.”

Ponieważ współczynniki przeżycia q_k i urodzeń m są znane, współczynnik wzrostu r może być obliczony z równania (3.1). Liczba osób żyjących w roku n , które urodziły się w roku $n - k$, wynosi $q_k B_{n-k} = q_k B_n / r^k$ (przy $q_0 = 1$). Zatem proporcja całkowitej populacji, która jest w wieku k wynosi

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

Ta proporcja jest stała. Używając terminologii Lotki (patrz rozdział 10), mówi się, że populacja jest „stabilna”: piramida wieku zachowuje ten sam kształt w czasie.

Euler ponownie przeanalizował problem skonstruowania tablicy trwania życia, gdy populacja nie jest stabilna, ale rośnie w postępie geometrycznym:

„Znaleźć prawo śmiertelności, znając liczbę wszystkich żyjących, podobnie liczbę urodzeń z liczbą zgonów w każdym wieku w ciągu jednego roku.”

Przez „prawo śmiertelności” Euler rozumiał zbiór współczynników przeżycia q_k . Zakłada się teraz, że całkowita populacja jest znana dzięki spisowi powszechnemu, co nie miało miejsca w przypadku Halleya (patrz rozdział 2). Równanie (3.2) pokazuje, że tempo wzrostu wynosi.

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

Niech $D_{k,n}$ będzie liczbą osób, które umierają w wieku k w roku n : osoby te urodziły się w roku $n - k$. Zatem $D_{k,n} = (q_k - q_{k+1})B_{n-k}$. Ale $B_{n-k} = B_n/r^k$. Współczynniki przeżycia q_k można zatem obliczyć za pomocą wzoru rekurencyjnego

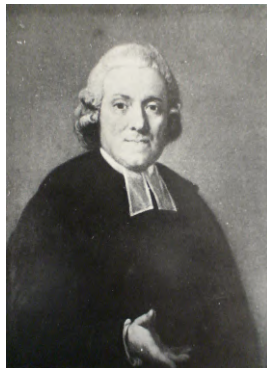
$$q_{k+1} = q_k - \frac{r^k D_{k,n}}{B_n}$$

dla wszystkich $k \geq 0$, przy czym $q_0 = 1$. Wzór ten pomnożony przez B_n daje z powrotem formułę (2.1) użytą przez Halleya dla stacjonarnego przypadku $r = 1$. Euler przyjmował, że w jego metodzie obliczania współczynników przeżycia q_k populacja wzrasta regularnie, wyłączając wypadki takie jak epidemie dżumy, wojny, głód itp. Gdyby spisy ludności w czasach Eulera rejestrowały wiek ludzi (jak w Szwecji), to to założenie byłoby niepotrzebne, a współczynniki q_k mogłyby być obliczane łatwiej.

Biorąc pod uwagę współczynniki przeżycia q_k , Euler pokazał również, jak obliczyć cenę renty za życie. Nie wspomniał przy tym o pracach Halleya czy de Moivre’a na ten temat. Euler zastosował stopę procentową 5% oraz tablicę trwania życia opublikowaną w 1742 roku przez Holendra Willema Kerssebooma.

Euler nie był jedynym naukowcem zainteresowanym demografią w Akademii Berlińskiej. Jego kolega Johann Peter Süssmilch opublikował w 1741 roku rozprawę w języku niemieckim zatytułowaną *Boski porządek w zmianie ludzkiego gatunku wskazywany przez urodzenia, zgony i rozmnażanie się*, która jest dziś uważana za pierwszą rozprawę w całości poświęconą demografii. Süssmilch napisał również w 1752 r. książkę *O szybkim rozwoju Berlina*.

W 1761 roku Süssmilch opublikował drugie wydanie swojej rozprawy. W rozdziale zatytułowanym *O tempie wzrostu i o czasie podwajania się populacji* zamieścił interesujący model matematyczny, który opracował dla niego Euler. Model ten był podobny do modelu Fibonacciego (patrz rozdział 1), ale dla populacji ludzkiej. Zaczynając od pary (jeden mężczyzna i jedna kobieta) w wieku 20 lat w roku 0, Euler założył, że ludzie umierają w wieku



Rysunek 3.2:
Süssmilch (1707–1767)

40 lat i żenią się w wieku 20 lat, a każda para ma sześcioro dzieci: dwoje dzieci (chłopca i dziewczynkę) w wieku 22 lat, kolejną dwójkę w wieku 24 lat i ostatnią dwójkę w wieku 26 lat. Licząc lata dwa po dwa, tak że B_i jest liczbą urodzeń w roku $2i$, Euler doszedł do wniosku, że

$$B_i = B_{i-11} + B_{i-12} + B_{i-13} \quad (3.5)$$

dla wszystkich $i \geq 1$. Warunki początkowe odpowiadają $B_{-12} = 0$, $B_{-11} = 0$, $B_{-10} = 2$ i $B_i = 0$ jeśli $-9 \leq i \leq 0$. Euler mógł więc obliczyć liczbę urodzeń, jak pokazano w drugiej kolumnie tabeli. Liczba zgonów D_i w roku $2i$ jest wtedy równa liczbie urodzeń w roku $2i - 40$: $D_i = B_{i-20}$ jeśli $i \geq 10$, podczas gdy $D_i = 0$ dla $i \leq 9$. Jeśli chodzi o liczbę P_i osób żyjących w roku $2i$, to jest ona równa liczbie osób żyjących w roku $2i - 2$, powiększonej o liczbę urodzeń w roku $2i$, pomniejszonej o liczbę zgonów w roku $2i$: $P_i = P_{i-1} + B_i - D_i$.

Ten rozdział książki Süssmilcha kończy się uwagą, która mogłaby się już pojawić na temat ciągu Fibonacciego:

„Wielki nieporządek, jaki zdaje się panować w tabeli Eulera, nie przeszkadza, by liczba urodzeń podążała za pewnego rodzaju progresją, którą nazywamy serią rekurencyjną [...] Niezależnie od początkowego nieporządku tych progresji, przekształcają się one w progresję geometryczną, jeśli nie są przerywane, a zaburzenia początku błędą stopniowo i znikają prawie całkowicie.”

Książka nie mówi nic więcej o matematyce tego modelu populacji. Euler pousunął się jednak znacznie dalej w rękopisie zatytułowanym *O mnożeniu się rodzaju ludzkiego*, który za jego życia pozostał nieopublikowany. Szukając

Tablica 3.1: Tablica Eulera.

i	Narodziny	Zgony	Żyjący	i	Narodziny	Zgony	Żyjący
0	0	0	2	40	20	0	206
1	2	0	4	41	8	0	214
2	2	0	6	42	2	0	216
3	2	0	8	43	0	2	214
4	0	0	8	44	0	6	208
5	0	0	8	45	2	12	198
6	0	0	8	46	10	14	194
7	0	0	8	47	30	12	212
8	0	0	8	48	60	6	266
9	0	0	8	49	90	2	354
10	0	2	6	50	102	0	456
11	0	0	6	51	90	0	546
12	2	0	8	52	60	0	606
13	4	0	12	53	30	0	636
14	6	0	18	54	10	2	644
15	4	0	22	55	2	8	638
16	2	0	24	56	2	20	620
17	0	0	24	57	12	32	600
18	0	0	24	58	42	38	604
19	0	0	24	59	100	32	672
20	0	0	24	60	180	20	832
21	0	2	22	61	252	8	1076
22	0	2	20	62	282	2	1356
23	2	2	20	63	252	0	1608
24	6	0	26	64	180	0	1788
25	12	0	38	65	100	2	1886
26	14	0	52	66	42	10	1918
27	12	0	64	67	14	30	1902
28	6	0	70	68	16	60	1858
29	2	0	72	69	56	90	1824
30	0	0	72	70	154	102	1876
31	0	0	72	71	322	90	2108
32	0	2	70	72	532	60	2580
33	0	4	66	73	714	30	3264
34	2	6	62	74	786	10	4040
35	8	4	66	75	714	2	4752
36	20	2	84	76	532	2	5282
37	32	0	116	77	322	12	5592
38	38	0	154	78	156	42	5706
39	32	0	186	79	72	100	5678

rozwiązania równania (3.5) postaci $B_i = c r^i$, czyli postaci postępu geometrycznego, otrzymał po uproszczeniu równanie wielomianowe stopnia 13:

$$r^{13} = r^2 + r + 1. \quad (3.6)$$

Szukał rozwiązania w pobliżu $r = 1$ i zauważył, używając tablicy logarytmicznej do obliczenia r^{13} , że

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

Zatem równanie (3.6) ma pierwiastek z przedziału od 1,09 do 1,10. Przybliżając funkcję $1 + r + r^2 - r^{13}$ odcinkiem linii w tym przedziale, Euler otrzymał

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

Lata są liczone dwa po dwa, liczba urodzeń ma tendencję do mnożenia się przez \sqrt{r} każdego roku. Liczba ta podwaja się co n lat, jeśli $(\sqrt{r})^n = 2$, tj. co $n = 2 \log 2 / \log r \approx 15$ lat. Ponieważ asymptotycznie $B_i \approx c r^i$ a ponieważ liczba D_i zgonów w roku $2i$ jest równa B_{i-20} , otrzymujemy $D_i \approx B_i / r^{20}$ z $r^{20} \approx 6,25$. Liczba urodzeń jest około sześć razy większa od liczby zgonów. Liczba P_i osób żyjących w roku $2i$ jest równa $B_i + B_{i-1} + \dots + B_{i-19}$, otrzymujemy również, że

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

Całkowita liczba ludności jest około dziesięć razy większa od liczby urodzeń.

Dowód, że ciąg (B_i) pokazany w tabeli jest rzeczywiście asymptotycznie rosnący jak r^i jest bardziej skomplikowany. Od czasu pracy Abrahama de Moivre'a nad szeregami rekurencyjnymi wiadomo było, że wprowadzając funkcję tworzącą

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

można wyrazić $f(x)$ jako funkcję wymierną. Euler wyjaśnił tę metodę w swoim *Wstępie do analizy nieskończoności* w 1748 roku: zależność

rekurencyjna (3.5) daje rzeczywiście

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

Więc

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

Euler wiedział, że taką funkcję wymierną można rozłożyć w postaci

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

gdzie liczby x_1, \dots, x_{13} są rzeczywistymi lub zespolonymi pierwiastkami równania $1 - x^{11} - x^{12} - x^{13} = 0$. Zatem

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

Ponieważ B_i jest współczynnikiem x^i w $f(x)$, Euler otrzymał, że

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

przy $i \rightarrow +\infty$, gdzie x_k jest pierwiastkiem o najmniejszym module. Innymi słowy, B_i rośnie w tempie geometrycznym jak $(1/x_k)^i$. Pozostało zauważyć, że x_k jest pierwiastkiem równania $1 - x^{11} - x^{12} - x^{13} = 0$ wtedy i tylko wtedy, gdy $r = 1/x_k$ jest pierwiastkiem równania (3.6). Pewne szczegóły tego dowodu zostały ostatecznie wyjaśnione przez Gumbela w 1916 roku.

W 1765 r. Süßmilch opublikował trzecie wydanie swego traktatu, a w 1767 r. zmarł w Berlinie. W 1766 r. Euler powrócił do Petersburga z powodu złych relacji z królem pruskim. Mimo utraty wzroku, z pomocą synów i współpracowników publikował nadal wiele prac, zwłaszcza z zakresu algebry, rachunku całkowego, optyki i budowy okrętów. Jego *Listy do księżniczki niemieckiej*, napisane w Berlinie w latach 1760-1762, zostały opublikowane w latach 1768-1772 i stały się bestsellerem w całej Europie. Euler zmarł w Sankt Petersburgu w 1783 roku. Jego wkład w demografię matematyczną, zwłaszcza analiza „stabilnej” piramidy wieku w wykładniczo rosnącej popu-

lacji, zostanie ponownie odkryta dopiero w XX wieku (zob. rozdziały 10 i 21).

Literatura uzupełniająca

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. dtsh. 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, New York (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)

Rozdział 4

Daniel Bernoulli, d'Alembert i szczepienie przeciw ospie prawdziwej (1760)

W 1760 roku Daniel Bernoulli napisał artykuł o ospie prawdziwej. W jego czasach istniało wiele kontrowersji wokół szczepień, praktyki, która mogła chronić ludzi, ale mogła być również śmiertelna. Wykorzystał on tablicę trwania życia Halleya i pewne dane dotyczące ospy, aby pokazać, że szczepienie było korzystne, jeśli związane z nim ryzyko śmierci było mniejsze niż 11 %. Szczepienie mogło zwiększyć oczekiwaną długość życia w momencie narodzin do trzech lat. D'Alembert skrytykował pracę Bernoulliego, która była pierwszym modelem matematycznym w epidemiologii.

Daniel Bernoulli urodził się w 1700 r. w Groningen w Holandii. W jego rodzinie było już dwóch słynnych matematyków: jego ojciec Johann Bernoulli i wuj Jakob Bernoulli. W 1705 r. Johann przeniósł się do Bazylei w Szwajcarii, gdzie objął profesurę zwolnioną po śmierci Jakoba. Johann nie chciał, by jego syn studiował matematykę. Daniel zwrócił się więc w stronę medycyny, uzyskując w 1721 r. stopień doktora dzięki pracy na temat oddychania. Przeniósł się do Wenecji i zaczął zajmować się matematyką, publikując w 1724 r. książkę. Po zdobyciu w tym samym roku nagrody paryskiej Akademii Nauk za esej *O doskonałości klepsydry na statku na morzu*, otrzymał profesurę w nowej Akademii Petersburskiej. W tych latach pracował zwłaszcza nad szeregami rekurencyjnymi lub nad „paradoksem petersburskim” w teorii prawdopodobieństwa. W 1733 r. Daniel Bernoulli powrócił na uniwersytet w Bazylei, gdzie wykładał kolejno botanikę, fizjologię i fizykę. W 1738 r. opublikował książkę o dynamice płynów, która do dziś jest znana w historii fizyki. Około 1753 r. zainteresował się, w tym samym czasie co Euler i d'Alembert, problemem drgających strun, co wywołało ważną kontrowersję matematyczną.

W 1760 roku przedłożył Akademii Nauk w Paryżu pracę zatytułowaną *Próba nowej analizy śmiertelności spowodowanej przez ospę i korzyści płynących z zaszczepienia w celu jej zapobieżenia*. Pytanie brzmiało, czy szczepienie (dobrowolne wprowadzenie do organizmu niewielkiej ilości mniej zjadliwej ospy w celu ochrony przed późniejszymi infekcjami) powinno być promowane, nawet jeśli czasami jest to operacja śmiertelna. Technika ta była



Rysunek 4.1:
Daniel Bernoulli (1700–1782)

znana od dawna w Azji i została wprowadzona w 1718 roku w Anglii przez Lady Montagu, żonę brytyjskiego ambasadora w Imperium Osmańskim. We Francji, pomimo śmierci najstarszego syna Ludwika XIV na ospę w 1711 roku, szczepienie było rozważane niechętnie. Voltaire (Wolter), który przeżył ospę w 1723 roku i który przez kilka lat mieszkał na wygnaniu w Anglii, obserwując najnowsze innowacje, w swoich *Listach filozoficznych* w 1734 roku opowiadał się za szczepieniami. Francuski uczone La Condamine, który również przeżył ospę, w 1754 roku w paryskiej Akademii Nauk opowiadał się za szczepieniami.

Przed śmiercią w Bazylei w 1759 roku Maupertuis zachęcił Daniela Bernoulliego do zbadania problemu szczepień z matematycznego punktu widzenia. Dokładniej rzecz ujmując, chodziło o znalezienie sposobu na porównanie długoterminowej korzyści ze szczepienia z natychmiastowym ryzykiem śmierci. W tym celu Bernoulli przyjął następujące założenia upraszczające:

- osoby zarażone ospą po raz pierwszy umierają z prawdopodobieństwem p (niezależnym od wieku), a przeżywają z prawdopodobieństwem $1 - p$;
- każdy z prawdopodobieństwem q może zarazić się każdego roku; dokładniej, prawdopodobieństwo zarażenia się jednego osobnika pomiędzy wiekiem x a wiekiem $x + dx$ wynosi $q dx$, gdzie dx jest nieskończenie małym okresem czasu;
- osoby, które przeżyły ospę, są chronione przed nowymi zakażeniami do końca życia (zostały uodpornione).

Niech $m(x)$ będzie śmiertelnością w wieku x z przyczyn innych niż ospa: prawdopodobieństwo, że jeden osobnik umrze w przedziale czasu dx między

wiekem x a wiekiem $x + dx$ wynosi $m(x)dx$. Rozważając grupę P_0 osób urodzonych w tym samym roku, przyjmijmy oznaczenia

- $S(x)$ liczba „podatnych” ludzi, którzy wciąż żyją w wieku x bez zarażenia się ospą;
- $R(x)$ liczba osób, które żyją w wieku x i które przeżyły ospę;
- $P(x) = S(x) + R(x)$ całkowita liczba osób żyjących w wieku x .

Narodziny odpowiadają wiekowi $x = 0$. Zatem $S(0) = P(0) = P_0$ i $R(0) = 0$. Stosując metody rachunku, które zostały opracowane pod koniec XVII wieku przez Newtona, Leibniza, a później przez jego ojca, Daniel Bernoulli zauważył, że pomiędzy wiekiem x a wiekiem $x + dx$ (przy czym dx jest nieskończenie małe), każdy podatny osobnik z prawdopodobieństwem qdx może zarazić się ospą i z prawdopodobieństwem $m(x)dx$ umrzeć z innych przyczyn. Zmiana liczby osób podatnych wynosi więc $dS = -Sqdx - Sm(x)dx$, co prowadzi do równania różniczkowego

$$\frac{dS}{dx} = -qS - m(x)S. \quad (4.1)$$

W równaniu tym, dS/dx nazywamy pochodną funkcji $S(x)$. W tym samym małym przedziale czasu liczba osób umierających na ospę wynosi $pSqdx$, a liczba osób, które przeżywają ospę wynosi $(1 - p)Sqdx$. Co więcej, mamy też $Rm(x)dx$ osób, które umierają z przyczyn innych niż ospa. Prowadzi to do drugiego równania różniczkowego:

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

Dodając te dwa równania, otrzymujemy

$$\frac{dP}{dx} = -pqS - m(x)P. \quad (4.3)$$

Z równań (4.1) i (4.3) Bernoulli mógł pokazać, że część ludzi, którzy są nadal podatni w wieku x wynosi

$$\frac{S(x)}{P(x)} = \frac{1}{(1 - p)e^{qx} + p}. \quad (4.4)$$

Aby otrzymać wzór (4.4), Bernoulli wyeliminował $m(x)$ z równań (4.1) i (4.3):

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

Po przekształceniu otrzymujemy

$$\frac{1}{P} \frac{dS}{dx} - \frac{S}{P^2} \frac{dP}{dx} = -q \frac{S}{P} + pq \left(\frac{S}{P} \right)^2.$$

Zauważamy, że lewa strona jest pochodną zależności $f(x) = S(x)/P(x)$, czyli frakcji osób podatnych na zachorowanie w populacji w wieku x .
Zatem

$$\frac{df}{dx} = -qf + pqf^2. \quad (4.5)$$

Rozwiązanie tego typu równania było znane już od kilkudziesięciu lat dzięki pracy Jakoba Bernoulliego, wuja Daniela. Dzieliąc równanie przez f^2 i podstawiając $g(x) = 1/f(x)$, widzimy, że $dg/dx = qg - pq$ i że $g(0) = 1/f(0) = 1$. Mając $h(x) = g(x) - p$, otrzymujemy $dh/dx = qh$. Zatem $h(x) = h(0)e^{qx} = (1-p)e^{qx}$. Wreszcie $g(x) = (1-p)e^{qx} + p$ oraz $f(x) = 1/g(x)$.

Aby zastosować swoją teorię, Bernoulli posłużył się tabelą trwania życia Halleya (patrz rozdział 2). Tabela ta podaje liczbę osób wciąż żyjących na początku roku x (przy $x = 1, 2, \dots$) z populacji 1238 urodzonych w roku 0. Ale w ramach swojego modelu Bernoulli potrzebował liczby ludzi $P(x)$, którzy rzeczywiście osiągną wiek x , co jest nieco innym problemem. Ponieważ Bernoulli – jak większość jemu współczesnych – nie zdawał sobie sprawy z tej różnicy (artykuł Halleya nie jest zresztą zbyt jasny), zachował liczby z tabeli Halleya z wyjątkiem pierwszej liczby 1238, którą zastąpił liczbą 1300, aby uzyskać realistyczną śmiertelność w pierwszym roku życia. Liczby te są umieszczone w drugiej kolumnie tabeli 4.1.

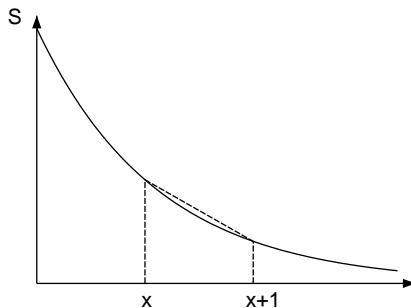
Bernoulli przyjął, że prawdopodobieństwo śmierci na ospę wynosi $p = 1/8 = 12,5\%$, co jest zgodne z obserwacjami z jego czasów. Roczne prawdopodobieństwo zarażenia się ospą q nie mogło być oszacowane bezpośrednio. Tak więc Bernoulli prawdopodobnie brał pod uwagę kilka wartości q i w końcu wybrał taką, że liczba zgonów z powodu ospy po wszystkich poniższych obliczeniach wynosi około $1/13$ całkowitej liczby zgonów, co było proporcją, którą zaobserwowano w kilku europejskich miastach. Okazało się, że wybór $q = 1/8$ na rok daje dobre dopasowanie, jak teraz zobaczymy¹.

¹To, że p i q są równe jest tylko przypadkiem.

Tablica 4.1: Tablica życia Halley'a i obliczenia Bernoulliego.

Wiek x	Żyje $P(x)$	Podatny $S(x)$	Odporny $R(x)$	Zgony z powodu ospy wietrznej	Nie ma ospy $P^*(x)$
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
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮

Korzystając ze wzoru (4.4) i wartości $P(x)$ w drugiej kolumnie tabeli, możemy obliczyć liczbę $S(x)$ podatnych osób w wieku x : jest to trzecia kolumna tabeli zaokrąglona do najbliższej liczby całkowitej. Czwarta kolumna pokazuje liczbę $R(x) = P(x) - S(x)$ osób w wieku x , które przeżyły ospę. Piąta kolumna pokazuje w wierszu odpowiadającym wiekowi x liczbę zgonów z powodu ospy pomiędzy wiekiem x a wiekiem $x+1$. Teoretycznie liczba ta powinna być całką $pq \int_x^{x+1} S(t) dt$ ale wzór $pq[S(x) + S(x+1)]/2$ daje dobre przybliżenie, jak na rysunku 4.2: pole trapezu jest zbliżone do pola pod krzywą, czyli do całki z funkcji.



Rysunek 4.2: Pole przybliżone trapezu aproksymuje całkę funkcji S między x a $x+1$.

Bernoulli zauważył, że suma wszystkich liczb w piątej kolumnie daje 98 zgonów na ospę przed ukończeniem 24 roku życia. Gdybyśmy kontynuowali tabelę dla starszych grup wiekowych, znaleźlibyśmy jeszcze tylko trzy zgony na ospę wśród 32 osób, które są nadal podatne na zachorowanie w wieku 24 lat. Podsumowując, począwszy od 1 300 urodzeń, około 101 osób umrze na ospę. Jest to prawie dokładnie oczekiwany ułamek $1/13$.

Bernoulli rozważał sytuację, w której każdy przy urodzeniu otrzymałby szczepionkę przeciw ospie i szczepionka ta nie powodowałaby żadnych zgonów. Ospa zostałaby zlikwidowana, a pytanie dotyczy oszacowania wzrostu średniej długości życia. Wychodząc od tej samej liczby urodzeń P_0 , oznaczmy przez $P^*(x)$ liczbę osób w wieku x , gdy oспа zniknie. Wówczas

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

Bernoulli mógł wykazać, że

$$P^*(x) = \frac{P(x)}{1 - p + pe^{-qx}}, \quad (4.7)$$

gdzie $P(x)$ jest jak wyżej populacją w wieku x , gdy ospa jest obecna.

Rzeczywiście, eliminując jak poprzednio $m(x)$ w równaniach (4.6) i (4.3), Bernoulli uzyskał po przekształceniu

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

Wyzaczył $h(x) = P(x)/P^*(x)$. Korzystając ze wzoru (4.4), pomnożył licznik i mianownik przez e^{-qx} i otrzymał

$$\frac{1}{h} \frac{dh}{dx} = -pq \frac{e^{-qx}}{1 - p + pe^{-qx}},$$

co jest równoznaczne z $\frac{d}{dx} \log h = \frac{d}{dx} \log(1 - p + pe^{-qx})$, gdzie \log oznacza tutaj logarytm naturalny, a nie logarytm dziesiętny. Ale $h(0) = 1$. Zatem $h(x) = 1 - p + pe^{-qx}$.

Zauważmy, że stosunek $P(x)/P^*(x)$ zmierza do $1 - p$, gdy wiek x jest wystarczająco duży. Szósta kolumna tabeli 4.1 przedstawia $P^*(x)$. Sposobem na porównanie $P(x)$ i $P^*(x)$ jest oszacowanie oczekiwanej długości życia przy urodzeniu, która w przypadku ospy wyraża się wzorem:

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

Podobne wyrażenie, w którym $P^*(x)$ zastępuje $P(x)$, zachodzi bez ospy. Bernoulli użył przybliżonego wzoru $[\frac{1}{2}P(0) + P(1) + P(2) + \dots]/P_0$, czyli takiego, jaki daje metoda trapezów (rysunek 4.2). Kontynuując tabelę po 24 latach aż do 84 lat (patrz tabela 2.1), uzyskał w końcu średnią długość życia E z ospą równą $[\frac{1}{2} \times 1300 + 1000 + \dots + 20]/1300 \approx 26,57$ lat, tj. 26 lat i 7 miesięcy. Bez ospy wietrznej uzyskał długość życia E^* równą $[\frac{1}{2} \times 1300 + 1015 + \dots + 23]/1300 \approx 29,65$ lat, tj. 29 lat i 8 miesięcy. Szczepienie przy urodzeniu zwiększyło by oczekiwaną długość życia o ponad trzy lata.

Możemy zauważyć, że istnieje prostsza i szybsza metoda niż ta, której użył Bernoulli, aby otrzymać te wzory. Wychodząc z równania różniczkowego (4.1) dla $S(x)$, widzimy najpierw, że

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

Wykorzystując to wyrażenie w równaniu (4.2) dla $R(x)$, stwierdzamy, że

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

Z równania (4.6) dla $P^*(x)$ wynika, że

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

Wzory (4.4) i (4.7) otrzymujemy natychmiast!

Oczywiście, zaszczepienie mniej zjadliwym szczepem ospy nie jest całkowicie bezpieczne. Jeśli p' jest prawdopodobieństwem śmierci na ospę zaraz po zaszczepieniu ($p' < p$), to średnia długość życia wynosiłaby $(1 - p')E^*$, gdyby każdy przeszedł szczepienie przy urodzeniu. Ta oczekiwana długość życia pozostaje wyższa od naturalnej długości życia E , jeśli $p' < 1 - E/E^*$ lub około 11%. Dane dotyczące p' były wówczas trudne do uzyskania. Bernoulli szacował jednak, że ryzyko p' jest mniejsze niż 1%. Dla niego nie było wątpliwości: szczepienia musiały być promowane przez państwo. Stwierdził:

„Chciałbym po prostu, aby w sprawie, która tak ściśle dotyczy dobrobytu rasy ludzkiej, nie podejmowano decyzji bez całej wiedzy, którą może dostarczyć odrobina analizy i kalkulacji.”

Praca Bernoulliego została zaprezentowana w Akademii Nauk w Paryżu w kwietniu 1760 roku. W listopadzie d'Alembert przedstawił komentarz zatytułowany *O zastosowaniu teorii prawdopodobieństwa do szczepienia przeciw ospie*. Komentarz ten został opublikowany wkrótce potem w drugim tomie jego *Opuscles mathématiques* z bardziej szczegółowymi obliczeniami i wraz z inną pracą zatytułowaną *Matematyczna teoria szczepień*. D'Alembert skrytykował założenia Bernoulliego, że prawdopodobieństwo zakażenia i prawdopodobieństwo śmierci na ospę są niezależne od wieku. Zaproponował inne rozwiązanie, które nie wymaga tych założeń. Nazwijmy $v(x)$ śmiertelnością spowodowaną ospą w wieku x , $m(x)$ śmiertelnością spowodowaną innymi przyczynami, a $P(x)$ liczbą osób, które jeszcze żyją. Wtedy

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

Porównując z równaniem (4.3) widzimy, że w rzeczywistości $v(x) = p, q, S(x)/P(x)$.

Otrzymujemy teraz

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

gdzie $P^*(x)$ oznacza liczbę osób żyjących w wieku x , gdy ospa zniknęła.



Rysunek 4.3:
D'Alembert (1717–1783)

W istocie możemy albo podstawić funkcję $m(x)$ do równań (4.6) i (4.9) albo użyć wzoru (4.8) dla $P^*(x)$ i zauważyć, że rozwiązanie (4.9) jest dane przez

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

Wzór (4.10) podany przez d'Alemberta nie jest sprzeczny ze wzorem Bernoulliego (4.7). Wykorzystuje on jedynie inny rodzaj informacji $v(x)$, która nie była wówczas dostępna, ponieważ rejestry zgonów zawierały przyczynę śmierci, ale nie wiek ofiary. D'Alembert zasugerował, że nie można tak naprawdę stwierdzić, czy szczepienie było użyteczne, zanim tego typu dane nie staną się dostępne.

D'Alembert skrytykował również przydatność oczekiwanej długości życia jako kryterium decyzji, ponieważ daje tę samą wagę do wszystkich lat, czy w bliskiej czy odległej przyszłości. Zauważył, że z punktu widzenia jednostki lub państwa, nie wszystkie lata mają taką samą „użyteczność”, wiek młody i starszy są mniej wartościowe niż wiek średni. Pomimo tych wszystkich krytycznych uwag, d'Alembert opowiedział się za szczepieniami.

Z powodu opóźnień w publikacji, praca Bernoulliego została wydana dopiero w 1766 roku, podczas gdy d'Alembertowi udało się bardzo szybko opublikować swoją pracę. Bernoulli wyraził swoje rozgoryczenie w liście do Eulera:

„Co Pan powie o ogromnych frazesach wielkiego d’Alemberta na temat prawdopodobieństwa: ponieważ zbyt często czuję się niesprawiedliwie traktowany w jego publikacjach, zdecydowałem się już jakiś czas temu nie czytać więcej niczego, co wyszło spod jego pióra. Podjąłem tę decyzję przy okazji manuskryptu o szczepieniach, który wysłałem do Akademii w Paryżu osiem lat temu i który został bardzo doceniony ze względu na nowość analizy. Było to, śmiem twierdzić, jak włączenie nowej prowincji do korpusu matematyki. Wydaje się, że sukces tej nowej analizy sprawił mu ból w sercu. Krytykował ją na tysiąc sposobów, wszystkie równie niedorzeczne, a gdy już ją dobrze skrytykował, udaje, że jest pierwszym autorem teorii, o której nie słyszał, że była już poruszana. On jednak wiedział, że mój rękopis mógł się ukazać dopiero po jakichś siedmiu czy ośmiu latach. Mógł o tym wiedzieć tylko jako członek Akademii. Pod tym względem mój rękopis powinien był pozostać święty, dopóki nie został upubliczniony. *Dolus an virtus quis in hoste requirat?*”²

Pomimo prac Bernoulliego i d’Alemberta, szczepienia nie były wykonywane na szeroką skalę we Francji. Król Ludwik XV zmarł na ospę w 1774 roku. Lekarze dworscy zaszczepili resztę rodziny królewskiej wkrótce potem. Problem stracił na znaczeniu, gdy Edward Jenner odkrył, że zaszczepienie ludzi przeciwko krowiance, czyli ospie krowiej (tzw. „szczepienie”) chroni przed ospą i jest bezpieczne. Jego praca, *Badania nad przyczynami i skutkami ospy krowiej*, została opublikowana w 1798 roku. Szczepienia szybko rozprzestrzeniły się w całej Europie. Niemniej jednak metody opracowane w celu obliczenia wzrostu oczekiwanej długości życia w przypadku usunięcia jednej przyczyny śmierci są nadal używane do dziś.

W następnych dziesięcioleciach pojawiły się dane dotyczące wieku, w którym ludzie umierali na ospę. Problem ten ponownie studiowali

- Johann Heinrich Lambert, matematyk z Akademii Berlińskiej, w 1772 roku;
- Emmanuel-Étienne Duvillard, wówczas odpowiedzialny za statystyki ludności w Ministerstwie Spraw Wewnętrznych w Paryżu, w swojej *Analizie i tabelach wpływu ospy na śmiertelność w każdym wieku* (1806);
- Pierre-Simon Laplace w swojej *Analitycznej teorii prawdopodobieństwa* (1812).

²Jakie to ma znaczenie, czy przez męstwo, czy przez spryt zwyciężymy wroga? Wergiliusz: *Eneida*, Księga II.

Duvillard i Laplace pokazali na przykład, jak zmodyfikować wzór (4.7), gdy parametry p i q zależą od wieku:

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

Tutaj $p(x)$ jest prawdopodobieństwem śmierci na ospę, jeśli zostanie zarażony w wieku x , a $q(x)$ jest prawdopodobieństwem bycia zarażonym ospą w wieku x .

Po tej pracy nad ospą Daniel Bernoulli nie badał już żadnego innego problemu z zakresu dynamiki populacji. Zmarł w Bazylei w 1782 roku. D'Alembert zmarł w Paryżu rok później.

Literatura uzupełniająca

1. D'Alembert, J.: Sur l'application du calcul des probabilités à l'inoculation de la petite vérole. In: *Opuscles 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. Euler, L.: *Briefwechsel mit Daniel Bernoulli*. Birkhäuser, Basel (2016) edoc.-unibas.ch
7. Lambert, J.H.: *Contributions mathématiques à l'étude de la mortalité et de la nuptialité* (1765 et 1772). INED, Paris (2006).
8. Laplace, P.S.: *Théorie analytique des probabilités* (1812). gallica.bnf.fr
9. Straub, H.: Bernoulli, Daniel. In Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 2, 36–46. Scribner, New York (1970)
10. Tent, M.B.W.: *Leonhard Euler and the Bernoullis*. A K Peters, Natick (2009)
11. Voltaire: *Lettres philosophiques*. Lucas, Amsterdam (1734). gallica.bnf.fr

Rozdział 5

Malthus i przeszkody dla wzrostu geometrycznego (1798)

W 1798 roku Malthus opublikował *Prawo ludności*, w którym dowodził, że podaż żywności nie może przez dłuższy czas podążać za naturalną tendencją populacji ludzkich do wykładniczego wzrostu. Jeśli populacja pozostawała względnie stała, to dlatego, że duża część ludzkości cierpiała z powodu niedoboru żywności. Malthus postrzegał „zasadę populacji” jako argument przeciwko pismom Godwina i Condorceta, które podkreślały postęp w społeczeństwach ludzkich. Esej Malthusa wpłynął na teorię ewolucji Darwina i Wallace’a i był krytykowany przez Marksa, ale został wprowadzony w życie wraz z chińską polityką jednego dziecka.

Thomas Robert Malthus urodził się w 1766 roku pod Londynem, jako szóste z siedmiorga dzieci. Jego ojciec, przyjaciel i wielbiciel Jeana-Jacques’a Rousseau, był jego pierwszym nauczycielem. W 1784 roku młody Malthus rozpoczął studia matematyczne na Uniwersytecie Cambridge. Dyplom uzyskał w 1791 r., w 1793 r. został członkiem Jesus College, a w 1797 r. duchownym angikańskim.



Rysunek 5.1:
Malthus (1766–1834)

W 1798 roku Malthus opublikował anonimowo książkę zatytułowaną *Rozprawa o prawie ludności i jego oddziaływaniu na przyszły postęp społeczeń-*

stwa, wraz z uwagami na temat spekulacji pana Godwina, pana Condorceta i innych pisarzy. Powstała ona jako reakcja na *Zapytanie o sprawiedliwość polityczną* Godwina (1793) i *Szkic obrazu postępu ducha ludzkiego poprzez dzieje* Condorceta (1794). Pomimo okropności, jakie Rewolucja Francuska wyrządziła w imię postępu, obaj autorzy twierdzili, że postęp społeczeństwa jest nieunikniony. Malthus nie podzielał tego samego optymizmu. Twierdził również, że angielskie „prawa o ubogich”, które pomagały biednym rodzinom wielodzietnym, sprzyjały wzrostowi populacji, nie zachęcając do podobnego wzrostu produkcji żywności. Wydawało mu się, że te prawa tak naprawdę nie ulżyły biednym, a wręcz przeciwnie. Mówiąc ogólniej, ponieważ liczba ludności rośnie zawsze szybciej niż produkcja żywności, część społeczeństwa wydaje się być skazana na nędzę, głód lub epidemie: są to plagi, które spowalniają wzrost populacji i które, zdaniem Malthusa, są głównymi przeszkodami na drodze postępu społecznego. Wszystkie teorie obiecujące postęp byłyby po prostu utopijne. Te idee skłoniły Malthusa do opublikowania swojej książki w 1798 roku. Oto jak streścił on swoją tezę:

„Siła populacji jest nieskończenie większa niż zdolność ziemi do produkowania środków do życia dla człowieka. Populacja, gdy nie jest kontrolowana, wzrasta w geometrycznym tempie. Utrzymanie wzrasta tylko w tempie arytmetycznym. Nawet niewielka znajomość liczb pokazuje jak ogromne jest znaczenie pierwszej potęgi w porównaniu z drugą. Przez to prawo naszej natury, która sprawia, że pożywienie jest niezbędne do życia człowieka, skutki tych dwóch nierównych sił muszą być utrzymywane na jednakowym poziomie. Oznacza to silny i stale działający mechanizm kontroli populacji spowodowany trudnościami w jej przetrwaniu. Trudność ta musi wystąpić gdzieś, i musi koniecznie być poważnie odczuwalna przez dużą część ludzkości.”

Książka Malthusa odniosła wielki sukces. Zawierała niewiele danych. Malthus zauważył na przykład, że populacja USA podwajała się co dwadzieścia pięć lat w ciągu XVIII wieku. Tak naprawdę nie próbował on przełożyć swoich tez na modele matematyczne, ale utorował drogę późniejszym pracom Adolphe’a Queteleta i Pierre’a-François Verhulsta, które będą omawiane w następnym rozdziale.

Po ukazaniu się książki Malthus podróżował z przyjaciółmi najpierw do Niemiec, Skandynawii i Rosji, a następnie do Francji i Szwajcarii. Zbierając informacje podczas podróży, opublikował pod swoim nazwiskiem w 1803 r. znacznie poszerzone drugie wydanie książki, z innym podtytułem: *Rozprawa o prawie ludności, czyli widok jej przeszłych i teraźniejszych skutków*

dla ludzkiego szczęścia, z zapytaniem o nasze perspektywy dotyczące przyszłego usunięcia lub złagodzenia zła, które ono powoduje. To nowe wydanie szczegółowo omawiało przeszkody dla wzrostu populacji w różnych krajach: późne małżeństwo, aborcja, dzieciobójstwo, głód, wojna, epidemie, czynniki ekonomiczne... Dla Malthusa późne małżeństwo było najlepszym sposobem na ustabilizowanie populacji. Cztery kolejne wydania książki ukazały się w 1806, 1807, 1817 i 1826 roku. W 1805 roku Malthus został profesorem historii i ekonomii politycznej w nowej szkole założonej przez Kompanię Indii Zachodnich dla jej pracowników. Opublikował również *Sledztwo w sprawie natury i postępu renty* (1815) i *Zasady ekonomii politycznej* (1820). W 1819 roku Malthus został wybrany do *Royal Society*. W 1834 r. był jednym z członków założycieli Towarzystwa Statystycznego. W tym samym roku zmarł w pobliżu Bath.

Prace Malthusa wywarły silny wpływ na rozwój teorii ewolucji. Karol Darwin, po powrocie z podróży na pokładzie statku Beagle, przeczytał w 1838 roku książkę Malthusa na temat populacji. Oto, co napisał we wstępie do swojej słynnej książki *O powstawaniu gatunków drogą naturalnego doboru czyli o utrzymywaniu się doskonalszych ras w walce o byt*, opublikowanej w 1859 roku:

„W następnym rozdziale rozpatrywać będziemy walkę o byt pomiędzy wszystkimi istotami organicznymi na ziemi, walkę, która nieuchronnie wynika z mnożenia się ich w postępie geometrycznym. Jest to teoria Malthusa zastosowana do królestwa zwierzęcego i roślinnego.”

Alfred Russel Wallace, który opracował teorię ewolucji w tym samym czasie co Darwin, również powiedział, że jego pomysły powstały po przeczytaniu książki Malthusa.

Dla kontrastu, oto punkt widzenia Karola Marksa na sukces książki Malthusa, jak można przeczytać w przypisie do jego *Kapitału*:

„Czytelnik zdziwi się może, że pomijam Malthusa, którego dzieło *Essay on population*, ukazało się w r. 1798, lecz książka ta w swej pierwotnej formie jest tylko plagiatem, dokonanym z żakowską powierzchownością i kleszą napuszonością, z De Foe'go, Sir Jamesa Stuarta, Townsenda, Franklina, Wallace'a i in., i nie zawiera jednego bodaj samoistnie przemyślanego zdania. Wielkie wrażenie wywołane przez tę książkę, zawdzięcza ona jedynie interesom partyjnym. Rewolucja Francuska znalazła w Królestwie brytyjskim namiętnych rzeczników. Wobec tego »zasada zaludnienia«, wypracowana stopniowo w ciągu 18-go stule-

cia, a hałaśliwie otrąbiona w czasie wielkiego kryzysu społecznego, jako niezawodna odtrutka przeciw naukom Condorceta i in., została powitana rykiem radości przez oligarchię angielską, która w niej ujrzała doskonale narzędzie do wyrwania z korzeniami wszelkich porywów, zmierzających ku postępowi ludzkości. Malthus, wysoce zdumiony swym powołaniem, wziął się potem do wypychania starych ram swym powierzchownie dobrany materiałem, dokładając doń materiał świeży, zresztą nie odkryty, lecz tylko przywłaszczony sobie.”

Z pewnością tezy Malthusa nie były całkowicie nowe. Na przykład idea, że populacja rośnie w tempie geometrycznym, jest często przypisywana Malthusowi, chociaż widzieliśmy w rozdziale 3, że idea ta była już znana Eulerowi pół wieku wcześniej¹. Jednak Malthus nadał jej rozgłos, wiążąc ją w polemiczny sposób z rzeczywistymi problemami legislacyjnymi. Jak na ironię, to właśnie w komunistycznych Chinach sugestia Malthusa, by ograniczyć liczbę urodzeń, znalazła swoje najbardziej uderzające zastosowanie (zob. rozdział 25).

Literatura uzupełniająca

1. Condorcet: *Esquisse d'un tableau historique des progrès de l'esprit humain*. Agasse, Paris (1794). gallica.bnf.fr
2. Darwin, K. (tłum. S. Dickstein): *O powstawaniu gatunków drogą doboru naturalnego* (1885) wolnelektury.pl
3. Godwin, W.: *An Enquiry Concerning Political Justice* (1793). archive.org
4. Malthus, T.R. (tłum. K. Stein): *Rozprawa o prawie ludności i jego oddziaływaniu na przyszły postęp społeczeństwa, wraz z uwagami na temat spekulacji pana Godwina, pana Condorceta i innych pisarzy*. Warszawa (1925). rcin.org.pl
5. Marx, K. (tłum. J. Heryng): *Kapitał. Krytyka ekonomii politycznej, tom I*, (1926-1933) pl.wikisource.org
6. Simpkins, D.M.: Malthus, Thomas Robert. In: Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 9, 67–71. Scribner, New York (1974)

¹R. A. Fisher (patrz rozdziały 14 i 20) nazwałby „parametrem maltuzjańskim” tempo wzrostu populacji. Malthus wspominał o traktacie Süssmilcha w swojej książce.

Rozdział 6

Verhulst i równanie logistyczne (1838)

W 1838 roku belgijski matematyk Verhulst wprowadził równanie logistyczne, które jest rodzajem uogólnienia równania dla wzrostu wykładniczego, ale z maksymalną wartością dla populacji. Do oszacowania nieznanymi parametrów wykorzystał dane z kilku krajów, w szczególności z Belgii. Praca Verhulsta została ponownie odkryta dopiero w latach dwudziestych XX wieku.

Pierre-François Verhulst urodził się w 1804 r. w Brukseli. W 1825 r. uzyskał tytuł doktora matematyki na Uniwersytecie w Gandawie. Interesował się również polityką. Podczas pobytu we Włoszech, gdzie leczył się z powodu gruźlicy, bezskutecznie zabiegał o konstytucję dla państw papieskich. Po rewolucji 1830 r. i uzyskaniu niepodległości przez Belgię opublikował esej historyczny o osiemnastowiecznym patriotcie. W 1835 r. został profesorem matematyki na nowo utworzonym Wolnym Uniwersytecie w Brukseli.



Rysunek 6.1:
Verhulst (1804–1849)

W tym samym roku 1835, jego rodak Adolphe Quetelet, statystyk i dyrektor obserwatorium w Brukseli, opublikował *Traktat o człowieku i rozwoju jego zdolności*. Quetelet sugerował, że populacje nie mogą rosnąć w sposób geometryczny w długim okresie czasu, ponieważ przeszkody wymienione przez Malthusa tworzyły rodzaj „oporu”, który według niego (przez analogię do mechaniki) był proporcjonalny do kwadratu prędkości wzrostu populacji. Analogia ta nie miała żadnych realnych podstaw, ale zainspirowała Verhulsta.

Rzeczywiście, Verhulst opublikował w 1838 roku *Uwagi o prawie wzro-
stu populacji*. Oto kilka fragmentów:

„Wiemy, że słynny Malthus wykazał zasadę, że populacja ludzka ma tendencję do wzrostu w postępie geometrycznym, tak aby podwoić się po pewnym czasie, na przykład co dwadzieścia pięć lat. Teza ta jest niepodważalna, jeśli abstrahuje się od rosnących trudności ze znalezieniem pożywienia [...] Wirtualny wzrost liczby ludności jest więc ograniczony wielkością i zasobnością kraju. W rezultacie populacja zbliża się coraz bardziej do stanu stabilnego.”

Verhulst prawdopodobnie zdał sobie sprawę, że mechaniczna analogia Queteleta nie była rozsądna i zaproponował zamiast niej następujące (wciąż nieco arbitralne) równanie różniczkowe dla populacji $P(t)$ w czasie t :

$$\frac{dP}{dt} = rP \left(1 - \frac{P}{K}\right). \quad (6.1)$$

Gdy populacja $P(t)$ jest mała w porównaniu z parametrem K , otrzymujemy przybliżone równanie

$$\frac{dP}{dt} \approx rP,$$

którego rozwiązaniem jest $P(t) \approx P(0)e^{rt}$, tj. wzrost wykładniczy¹. Tempo wzrostu maleje, gdy $P(t)$ zbliża się do K . Stałaby się nawet ujemna, gdyby $P(t)$ mogło przekroczyć K . Aby otrzymać dokładne wyrażenie rozwiązania równania (6.1), możemy postąpić jak Daniel Bernoulli dla równania (4.5).

Dzieląc równanie (6.1) przez P^2 i podstawiając $p = 1/P$, otrzymujemy $dp/dt = -rp + r/K$. Mając $q = p - 1/K$, otrzymujemy $dq/dt = -rq$ oraz $q(t) = q(0)e^{-rt} = (1/P(0) - 1/K)e^{-rt}$. Możemy więc wyliczyć $p(t)$ i $P(t)$.

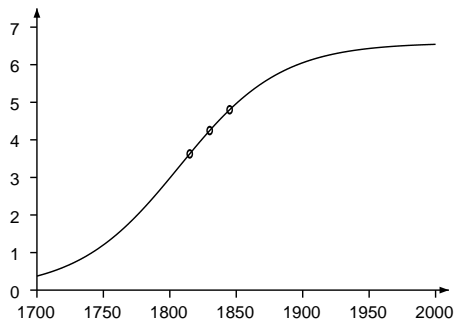
Ostatecznie po przekształceniu otrzymujemy

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

Całkowita populacja rośnie progresywnie od $P(0)$ w czasie $t = 0$ do granicy K , która jest osiągnąta tylko wtedy, gdy $t \rightarrow +\infty$ (rysunek 6.2).

¹Zwykle mówi się o wzroście geometrycznym w modelach dyskretnych i o wzroście wykładniczym w modelach ciągłych, ale jest to w zasadzie to samo.

Rysunek 6.2: Liczba ludności Belgii (w milionach) i krzywa logistyczna. Punkty danych odpowiadają latom 1815, 1830 i 1845. Wartości parametrów pochodzą z artykułu z 1845 roku.



Nie podając wartości, jakich użył dla nieznanymi parametrów r i K , Verhulst porównał swój wynik z danymi dotyczącymi populacji Francji w latach 1817-1831, Belgii w latach 1815-1833, hrabstwa Essex w Anglii w latach 1811-1831 oraz Rosji w latach 1796-1827. Okazało się, że dopasowanie jest całkiem dobre.

W 1840 roku Verhulst został profesorem w Królewskiej Szkole Wojskowej w Brukseli. W następnym roku opublikował *Elementarny traktat o funkcjach eliptycznych* i został wybrany do Królewskiej Akademii Belgii. W 1845 roku kontynuował swoje badania nad populacją, publikując artykuł zatytułowany *Matematyczne badania nad prawem wzrostu populacji*. Najpierw powrócił do spostrzeżenia Malthusa, według którego populacja USA podwajała się co 25 lat (tabela 6.1).

Tablica 6.1: Oficjalne spisy ludności USA.

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

Jeśli obliczymy stosunek populacji w roku $n + 10$ do tej w roku n , znajdziemy odpowiednio 1,350, 1,364, 1,331, 1,335 i 1,326, co jest w miarę stałe. Populacja mnożyła się więc średnio o 1,34 co 10 lat i o $1,34^{25/10} \approx 2,08$ co 25 lat. Tak więc od czasu eseju Malthusa, czyli prawie pół wieku wcześniej, populacja podwajała się co 25 lat. Verhulst dodał jednak:

„Nie będziemy się upierać przy hipotezie postępu geometrycznego, ponieważ może ona obowiązywać tylko w bardzo szcze-

gólnych okolicznościach, na przykład wtedy, gdy żyzne terytorium o niemal nieograniczonych rozmiarach jest zamieszkiwane przez ludzi o zaawansowanej cywilizacji, jak to miało miejsce w przypadku pierwszych kolonii amerykańskich.”

W swoim artykule Verhulst również powrócił do równania (6.1), które nazwał „logistycznym”. Zauważył, że krzywa $P(t)$ rośnie z dodatnią krzywizną (jest wypukła) tak długo, jak $P(t) < K/2$, a następnie kontynuuje wzrost w kierunku K , ale z ujemną krzywizną (jest wklęsła), gdy tylko $P(t) > K/2$. Krzywa ma więc kształt zniekształconej litery S (rysunek 6.2).

W rzeczy samej, $d^2P/dt^2 = r(1 - 2P/K)dP/dt$. Zatem $d^2P/dt^2 > 0$, jeśli $P < K/2$ i $d^2P/dt^2 < 0$, jeśli $P > K/2$.

Verhulst wyjaśnił również, jak parametry r i K mogą być oszacowane na podstawie populacji $P(t)$ w trzech różnych, ale równo oddalonych od siebie latach. Jeśli P_0 to populacja w czasie $t = 0$, P_1 , że w czasie $t = T$ i P_2 , że w czasie $t = 2T$, to żmudne obliczenia wychodzące z równania (6.2) pokazują, że

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

Wykorzystując szacunki dla populacji Belgii w latach 1815, 1830 i 1845 (odpowiednio 3,627, 4,247 i 4,801 mln), uzyskał $K = 6,584$ mln i $r = 2,62\%$ rocznie. Następnie mógł użyć równania (6.2), aby przewidzieć, że populacja Belgii wyniesie 4,998 mln na początku roku 1851 i 6,064 mln na początku roku 1900 (rysunek 6.2). Verhulst przeprowadził podobne badanie dla Francji. Uzyskał $K = 39,685$ mln i $r = 3,2\%$ rocznie. Ponieważ populacje Belgii i Francji w międzyczasie znacznie przekroczyły te wartości K , widzimy, że równanie logistyczne może być realistycznym modelem tylko dla okresów kilkudziesięciu lat, jak w artykule Verhulsta z 1838 roku, ale nie dla dłuższych okresów.

W 1847 roku ukazała się *Druuga rozprawa o prawie wzrostu populacji*, w której Verhulst zrezygnował z równania logistycznego i wybrał zamiast niego równanie różniczkowe, które można zapisać w postaci

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

Sądził, że równanie to będzie obowiązywać, gdy populacja $P(t)$ przekroczy pewien próg. Rozwiązaniem jest $P(t) = K + (P(0) - K)e^{-rt/K}$. Używając tych samych danych demograficznych dla Belgii, Verhulst oszacował

na nowo parametry r i K . Tym razem znalazł $K = 9,4$ mln dla maksymalnej liczby ludności. Widzimy, jak bardzo wynik może zależeć od wyboru modelu!

Verhulst został prezesem Królewskiej Akademii Belgii w 1848 r., ale zmarł w następnym roku w Brukseli, prawdopodobnie na gruźlicę. Pomimo wahań Verhulsta między równaniami modelowymi, równanie logistyczne zostało ponownie wprowadzone niezależnie kilka dekad później przez różne osoby. Robertson użył go w 1908 roku do modelowania indywidualnego wzrostu zwierząt, roślin, ludzi i organów ciała. McKendrick i Kesava Pai użyli go w 1911 roku do wzrostu populacji mikroorganizmów. Pearl i Reed użyli go w 1920 roku do wzrostu populacji USA, która zaczęła zwalniać. W 1922 roku Pearl w końcu zauważył pracę Verhulsta. Od tego momentu równanie logistyczne stało się inspiracją dla wielu prac (patrz rozdziały 13, 20 i 24). Maksymalna populacja K stała się w końcu znana jako „pojemność środowiska”.

Literatura uzupełniająca

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, Philadelphia (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 XIXe 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

Rozdział 7

Bienaymé, Cournot i wymieranie nazwisk rodowych (1845–1847)

Francuski statystyk Bienaymé w 1845 roku wykazał, jak obliczyć prawdopodobieństwo wymarcia nazwiska rodziny, jeśli każdy mężczyzna ma liczbę synów zgodną z danym rozkładem prawdopodobieństwa. Jeśli średnia liczba synów jest mniejsza lub równa jeden, nazwisko wymrze. Jeśli średnia jest większa od jedynki, to prawdopodobieństwo wymarcia jest ściśle mniejsze od jedynki. Dowód jego wyniku został opublikowany dwa lata później w książce napisanej przez jego przyjaciela Cournota. Prace te zostały odkryte na nowo dopiero niedawno.

Irenée Jules Bienaymé urodził się w 1796 roku w Paryżu. Studiował w *École Polytechnique* i zrobił karierę w Ministerstwie Finansów, osiągając wysoki stopień generalnego inspektora. Pod wpływem książki *Analityczna teoria prawdopodobieństwa* napisanej przez Laplace'a, Bienaymé znalazł również czas, by opublikować artykuły na temat wielu zastosowań teorii prawdopodobieństwa, takich jak statystyka demograficzna i medyczna (śmiertelność noworodków, liczba urodzeń, oczekiwana długość życia), prawdopodobieństwo błędów w sądownictwie, teoria ubezpieczeń i reprezentatywność systemów głosowania.



Rysunek 7.1:
Bienaymé (1796–1878)

W 1845 roku Bienaymé napisał krótką notatkę *O prawie mnożenia i trwaniu rodzin*, która została opublikowana w biuletynie *Société Philomatique* w Paryżu. Wielu autorów pisało już na ten temat. W drugim wydaniu rozprawy *Prawo ludności* (1803) Malthus zamieścił rozdział o ludności Szwajcarii i zauważył, że

„W mieście Berno, od roku 1583 do 1654, suwerenna rada przyjęła do stanu mieszczańskiego 487 rodzin, z których 379 zmarło w ciągu dwóch stuleci, a w roku 1783 pozostało ich tylko 108.”

W 1842 roku Thomas Doubleday twierdził bardziej ogólnie, że rodziny z wyższej klasy szlacheckiej lub mieszczańskiej mają większą tendencję do znikania niż rodziny z niższej klasy. Podobne idee zostały wysunięte we Francji przez Emile'a Littré w 1844 roku w tekście wprowadzającym do pozytywistycznej filozofii Auguste'a Comte'a oraz przez Benoistona de Châteauneuf - przyjaciela Bienaymé - który opublikował w 1845 roku esej *O trwaniu rodzin szlacheckich we Francji*.

To właśnie w tym kontekście Bienaymé próbował wyjaśnić, jak to możliwe, że populacja kraju rośnie w tempie geometrycznym, podczas gdy duża liczba rodzin znika. Aby zmierzyć się z tym problemem, rozważył uproszczony przypadek, w którym wszyscy mężczyźni mieliby takie samo prawdopodobieństwo posiadania 0, 1, 2, 3,... synów osiągających pełnoletność. Dokładniej, zadał sobie pytanie, jakie jest prawdopodobieństwo, że mężczyzna będzie miał potomstwo noszące jego nazwisko po n pokoleniach. Jeśli średnia liczba synów jest mniejsza niż jeden, to oczywiście jest, że prawdopodobieństwo to powinno dążyć do zera, gdy n rośnie do nieskończoności. Bienaymé zauważył, że ten sam wniosek pozostałby prawdziwy, gdyby średnia liczba synów wynosiła dokładnie jeden¹, np. gdyby istniało prawdopodobieństwo $1/2$ nie posiadania żadnego syna i prawdopodobieństwo $1/2$ posiadania dwóch synów (rysunek 7.2). Ale w takim przypadku prawdopodobieństwo posiadania potomstwa w pokoleniu n spada do zera wolniej: w naszym przykładzie nadal wynosiłoby ono 5% po 35 pokoleniach, czyli po jedenastu lub dwunastu stuleciach, jeśli na jedno stulecie przypadają trzy pokolenia². Bienaymé zauważył wreszcie, że jeśli średnia liczba synów jest większa niż jeden, to wymarcie linii rodzinnej nie jest pewne: jego prawdopodobieństwo można obliczyć, rozwiązując pewne równanie algebraiczne.

¹Z wyjątkiem sytuacji, gdy każdy mężczyzna ma dokładnie jednego syna.

²Jak zobaczymy poniżej, to prawdopodobieństwo jest równe $1 - x_{35}$ z $x_{n+1} = \frac{1}{2} + \frac{1}{2} x_n^2$ oraz $x_0 = 0$.



Rysunek 7.2: Sztuczny przykład drzewa genealogicznego. Przodek znajduje się na szczycie drzewa. W każdym pokoleniu mężczyźni mają prawdopodobieństwo $1/2$, że nie będą mieli żadnego syna i prawdopodobieństwo $1/2$, że będą mieli dwóch synów.

Artykuł Bienaymego nie zawierał więcej wyjaśnień. W 1847 roku jego przyjaciel Antoine-Augustin Cournot, matematyk i ekonomista, zawarł kilka szczegółów w książce zatytułowanej *O pochodzeniu i granicach korelacji między algebrą a geometrią*. Przedstawił problem w formie gry losowej, ale przyznał, że jest on identyczny z badaniem Bienaymego nad wymieraniem nazwisk rodowych. Jeśli utrzymamy interpretację w kategoriach nazwisk rodowych, Cournot rozważał najpierw szczególny przypadek, w którym mężczyźni mają co najwyżej dwóch synów, przy czym p_0 , p_1 i p_2 oznaczają odpowiednio prawdopodobieństwo posiadania 0, 1 lub 2 synów. Oczywiście, $p_0 + p_1 + p_2 = 1$. Wychodząc od jednego przodka, prawdopodobieństwo wymarcia już po jednym pokoleniu, nazwijmy je x_1 , jest oczywiście równe p_0 . Prawdopodobieństwo wymarcia w ciągu dwóch pokoleń wynosi $x_2 = p_0 + p_1 x_1 + p_2 x_1^2$: albo rodzina wymarła już w pierwszym pokoleniu (prawdopodobieństwo p_0), albo w pierwszym pokoleniu był tylko jeden syn, który nie miał męskiego potomka (prawdopodobieństwo $p_1 x_1$), albo w pierwszym pokoleniu było dwóch synów i każdy z nich nie miał męskiego potomka (prawdopodobieństwo $p_2 x_1^2$). Ogólniej, prawdopodobieństwo wymarcia w ciągu pokoleń n wynosi $x_n = p_0 + p_1 x_{n-1} + p_2 (x_{n-1})^2$. W istocie, jeśli w pierwszym pokoleniu jest np. dwóch synów (prawdopodobieństwo p_2), to rodzina wymrze $n - 1$ pokoleń później (czyli w pokoleniu n) z prawdopodobieństwem równym $(x_{n-1})^2$. Cournot zauważył, że x_n jest rosnącym ciągiem z $x_n \leq 1$ dla wszystkich n . Zatem x_n ma granicę $x_\infty \leq 1$, która jest rozwiązaniem równania $x = p_0 + p_1 x + p_2 x^2$. Używając $p_1 = 1 - p_0 - p_2$, równanie to jest równoważne $0 = p_2(x - 1)(x - p_0/p_2)$. Są więc dwa pierwiastki: $x = 1$ oraz $x = p_0/p_2$. Można wyróżnić trzy przypadki w zależności od średniej liczby synów $p_1 + 2p_2$, która jest również równa $1 - p_0 + p_2$ i którą nazwiemy \mathcal{R}_0 . Jeśli $\mathcal{R}_0 < 1$, to $p_0/p_2 > 1$. Zatem $x = 1$ jest jedyną możliwą wartością dla granicy x_∞ . Na pewno nazwisko rodziny wymrze. Jeśli $\mathcal{R}_0 = 1$, to oba pierwiastki są równe 1 i wniosek jest taki sam. Jeśli $\mathcal{R}_0 > 1$, to Cournot argumentował, że x_∞ powinno być równe drugiemu pierwiastkowi p_0/p_2 , ponieważ prawdopodobieństwo wymarcia oczywiście musi być równe 0 w szczególnym przypadku, gdy $p_0 = 0$.

Cournot krótko wspominał o bardziej ogólnym przypadku, w którym mężczyźni mogą mieć co najwyżej m synów z prawdopodobieństwami p_0, p_1, \dots, p_m . Wniosek zależy w ten sam sposób od wartości $\mathcal{R}_0 = p_1 + 2p_2 + \dots + mp_m$, czyli średniej liczby synów, względem 1. Równanie dla x_∞ , czyli $x = p_0 + p_1 x + \dots + p_m x^m$, ma zawsze pierwiastek $x = 1$. Ma on tylko jeden inny dodatni pierwiastek, który daje prawdopodobieństwo wymarcia x_∞ , gdy $\mathcal{R}_0 > 1$.

Niestety artykuł Bienaymégo i kilka stron książki Cournota przeszły wówczas zupełnie niezauważone. Artykuł został zauważony dopiero w latach siedemdziesiątych, a książka kolejne dwadzieścia lat później! W międzyczasie problem i jego rozwiązanie zostały ponownie odkryte przez innych, a temat znacznie się rozwinął. Powrócimy do tego w rozdziałach 9, 17 i 18.

Bienaymé musiał zrezygnować z pracy w Ministerstwie Finansów po rewolucji 1848 roku. Katedra teorii prawdopodobieństwa na Uniwersytecie Paryskim, do której był z pewnością najlepszym kandydatem, również została przyznana komuś innemu. Mimo to Bienaymé mógł ponownie pracować w Ministerstwie Finansów po 1850 roku, ale zrezygnował w 1852. Jeszcze w tym samym roku został wybrany do Akademii Nauk, gdzie był specjalistą w dziedzinie statystyki. W 1853 r. udowodnił to, co niektóre współczesne podręczniki nazywają nierównością Bienaymégo-Czebyszewa. W 1875 r. został prezesem nowo utworzonego *Société Mathématique de France*. Zmarł w Paryżu w 1878 roku.

Literatura uzupełniająca

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. Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.): *Statisticians of the Centuries*. Springer (2001)
8. Kendall, D.G.: The genealogy of genealogy: branching processes before (and after) 1873. *Bull. Lond. Math. Soc.* 7, 225–253 (1975)
9. Littré, É.: *Conservation, révolution et positivisme* (1852). gallica.bnf.fr
10. Malthus, T.R.: *An Essay on the Principle of Population* (1803). archive.org

Rozdział 8

Mendel i dziedziczność (1865)

W 1865 roku Mendel opublikował wyniki swoich pionierskich eksperymentów nad hybrydyzacją grochu. W swojej analizie wykorzystał elementarne pojęcia teorii prawdopodobieństwa. Rozważał również model dynamiczny dla populacji samopylnych roślin. Jego praca, która została ponownie odkryta dopiero w 1900 roku, jest kamieniem milowym w historii genetyki.

Johann Mendel urodził się w 1822 r. na Morawach, należących wówczas do Cesarstwa Austriackiego, a obecnie do Republiki Czeskiej. Jego ojciec był chłopem. Dzięki dobrym wynikom w szkole średniej i słabemu zdrowiu Mendel wolał kontynuować naukę niż pracować na rodzinnej farmie. Nie było go jednak stać na studia. W 1843 r. wstąpił więc do opactwa św. Tomasza w Brünn (obecnie Brno), gdzie przyjął imię Gregor. Studiował teologię, ale uczęszczał też na kursy rolnicze. W 1847 r. został wyświęcony na księdza. Przez kilka lat uczył w szkole średniej, ale nie zdał egzaminu na profesora zwyczajnego. W latach 1851-1853, dzięki wsparciu hierarchii, mógł jednak kontynuować studia na Uniwersytecie Wiedeńskim, gdzie uczęszczał na kursy fizyki, matematyki i nauk przyrodniczych. Następnie powrócił do Brna i uczył fizyki w szkole technicznej.



Rysunek 8.1:
Mendel (1822–1884)

W latach 1856-1863 Mendel przeprowadził serię eksperymentów na du-

żej liczbie roślin w ogrodzie swojego opactwa. W 1865 r. zaprezentował swoje wyniki na dwóch spotkaniach Towarzystwa Historii Naturalnej w Brnie, którego był członkiem. Jego praca, *Eksperymenty nad hybrydyzacją roślin*, została opublikowana w języku niemieckim w następnym roku w materiałach Towarzystwa. Mendel wyjaśnił, jak doszedł do badania odmian grochu, rośliny, która rozmnaża się naturalnie przez samozapłodnienie i której nasiona mogą przybierać różne, łatwe do zidentyfikowania formy: okrągłe lub pomarszczone, żółte lub zielone, itp. Krzyżując roślinę pochodzącą z linii o okrągłych nasionach i roślinę pochodzącą z linii o pomarszczonych nasionach, zauważył, że zawsze otrzymywał mieszańce, które dawały okrągłe nasiona. Nazwał cechę „okrągłe nasiona” dominującą, a cechę „zmarszczone nasiona” recesywną. Pokazał w ten sam sposób, że charakter „żółtych nasion” był dominujący, a charakter „zielonych nasion” był recesywny.

Mendel zauważył wówczas, że samozapłodnienie roślin wyhodowanych z nasion hybrydowych dało w pierwszym pokoleniu nowe nasiona, które miały albo charakter dominujący, albo recesywny w pozornie przypadkowych proporcjach. Co więcej, zauważył, że powtarzając eksperyment wiele razy, otrzymywał średnio około trzy razy więcej nasion o charakterze dominującym niż o charakterze recesywnym. Na przykład, w pierwszym eksperymencie otrzymał w sumie 5 474 okrągłe nasiona i 1 850 pomarszczonych nasion, co odpowiada stosunkowi 2,96 do 1. Drugi eksperyment dał w sumie 6 022 żółtych nasion i 2 001 zielonych nasion, co odpowiada stosunkowi 3,01 do 1.¹

Mendel zauważył również, że wśród roślin wyrosłych z nasion pierwszego pokolenia o charakterze dominującym, tych, które dały przez samozapylenie nasiona o charakterze dominującym lub recesywnym, było około dwa razy więcej niż tych, które dały nasiona tylko o charakterze dominującym. Na przykład, wśród 565 roślin wyrosłych z okrągłych nasion pierwszego pokolenia, 372 dały zarówno okrągłe, jak i pomarszczone nasiona, podczas gdy 193 dały tylko okrągłe nasiona; stosunek ten wynosi 1,93. Podobnie, wśród 519 roślin wyhodowanych z żółtych nasion pierwszego pokolenia, 353 dało zarówno żółte jak i zielone nasiona, podczas gdy 166 dało tylko żółte nasiona; stosunek ten jest równy 2,13.

Aby wyjaśnić te wyniki, Mendel wpadł na genialny pomysł, aby uznać, że pozorny charakter nasiona jest wynikiem połączenia dwóch ukrytych czynni-

¹Jak zauważył później R. A. Fisher (patrz rozdział 14), prawdopodobieństwo uzyskania wyników eksperymentalnych tak bliskich wartości teoretycznej jest dość małe. Mendel prawdopodobnie zmodyfikował i odpowiednio dopasował swoje dane. Na przykład, w drugim eksperymencie dotyczącym nasion $n = 6022 + 2001 = 8023$ prawdopodobieństwo, że stosunek będzie się różnił od 3 o mniej niż 0,01 wynosi tylko około 10 procent.

ków, z których każdy jest albo dominujący (oznaczony przez A), albo recesywny (oznaczony przez a). Istnieją trzy możliwe kombinacje: AA , Aa i aa . Nasiona z czynnikami AA lub Aa mają ten sam dominujący charakter A . Nasiona z czynnikami aa mają cechę recesywną a . Mendel założył ponadto, że podczas zapylenia ziarna pyłku i komórki jajowe (gamety) przekazują tylko jeden z dwóch czynników, każdy z prawdopodobieństwem $1/2$.

Stąd krzyżowanie czystych przodków AA i aa daje mieszańce, które wszystkie mają czynniki Aa i dominującą cechę A . Gamety mieszańca Aa przenoszą czynnik A z prawdopodobieństwem $1/2$, a czynnik a z prawdopodobieństwem $1/2$. Samozapylenie rośliny wyrosłej z nasion mieszańca Aa daje zatem AA z prawdopodobieństwem $1/4$, Aa z prawdopodobieństwem $1/2$ i aa z prawdopodobieństwem $1/4$, jak pokazano w tabeli 8.1.

Tablica 8.1: Możliwe wyniki samozapylenia mieszańca Aa i ich prawdopodobieństwa w funkcji czynników przenoszonych przez gamety męskie (w wierszach) i żeńskie (w kolumnach).

Czynnik (Prawdopodobieństwo)	A ($1/2$)	a ($1/2$)
A ($1/2$)	AA ($1/4$)	Aa ($1/4$)
a ($1/2$)	Aa ($1/4$)	aa ($1/4$)

Mendel zauważył, że proporcje $AA : Aa : aa$, które wynosiły $1 : 2 : 1$, można również uzyskać przez formalne obliczenie $(A + a)^2 = AA + 2Aa + aa$. Ponieważ nasiona AA i Aa mają pozorny znak A , a tylko nasiona aa mają pozorny znak a , to rzeczywiście jest trzy razy więcej nasion o znaku A niż o znaku a . Co więcej, nasion Aa jest średnio dwa razy więcej niż nasion AA . Samozapylenie roślin wyrosłych z tych pierwszych daje nasiona z cechą dominującą (AA lub Aa) lub recesywną (aa). Jeśli chodzi o samozapylenie roślin wyrosłych z nasion AA , to zawsze daje ono nasiona AA z cechą dominującą. Wszystkie obserwacje są w ten sposób wyjaśnione.

Mendel przyjrzał się również kolejnym pokoleniom. Wychodząc od N nasion hybrydowych Aa i zakładając dla uproszczenia, że każda roślina daje przez samozapylenie tylko cztery nowe nasiona, obliczył, że średnia liczba nasion $(AA)_n$, $(Aa)_n$ i $(aa)_n$ w pokoleniu n będzie określona w tabeli 8.2, gdzie dla przejrzystości prezentacji wyniki zostały podzielone przez N .

Liczby te otrzymuje się po prostu z wzorów

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

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

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

Tablica 8.2: Kolejne pokolenia.

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
ogółem	1	4	16	64	256	1024

które mówią, że AA daje po samozapyleniu cztery nasiona AA , natomiast aa daje cztery nasiona aa , a Aa daje średnio jedno nasiono AA , dwa nasiona Aa i jedno nasiono aa . Mendel zauważył ponadto, że $(AA)_n = (aa)_n = 2^{n-1}(2^n - 1)$ oraz $(Aa)_n = 2^n$.

Istotnie, z równania (8.2) i z warunku początkowego $(Aa)_0 = 1$ wynika, że $(Aa)_n = 2^n$. Wstawiając to do równania (8.1), otrzymujemy, że $(AA)_{n+1} = 4(AA)_n + 2^n$. Łatwo uświadomimy sobie, że $(AA)_n = c2^n$ jest szczególnym rozwiązaniem, gdy $c = -1/2$. Rozwiązaniem ogólnym równania jednorodnego $(AA)_{n+1} = 4(AA)_n$ jest $(AA)_n = C4^n$. W końcu, dodając te dwa rozwiązania, widzimy, że $(AA)_n = C4^n - 2^{n-1}$ spełnia warunek początkowy $(AA)_0 = 0$, jeśli $C = 1/2$. Jeśli chodzi o ciąg $(aa)_n$, to spełnia on tę samą zależność rekurencyjną i ten sam warunek początkowy co $(AA)_n$. Zatem $(aa)_n = (AA)_n$.

Podsumowując, udział mieszańców Aa w całej populacji, który wynosi $2^n/4^n = 1/2^n$, w każdym pokoleniu dzieli się przez dwa w wyniku samozapylenia.

Praca Mendla pozostała za jego życia zupełnie niezauważona. Kilka lat później Mendel próbował podobnych eksperymentów z innymi gatunkami roślin, opublikował kilka artykułów na temat meteorologii i badań dziedziczności u pszczoł. Po tym jak w 1868 roku został opatem, większość czasu spędzał na zarządzaniu problemami administracyjnymi. Zmarł w 1884 roku.

Dopiero w 1900 roku praca Mendla została w końcu odkryta na nowo niezależnie i prawie jednocześnie przez Hugo De Vriesa w Amsterdamie, Carla Corrensa w Tybindze i Ericha von Tschermaka w Wiedniu. Zapoczątkowało to nową erę w tym, co obecnie nazywamy genetyką.

Literatura uzupełniająca

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

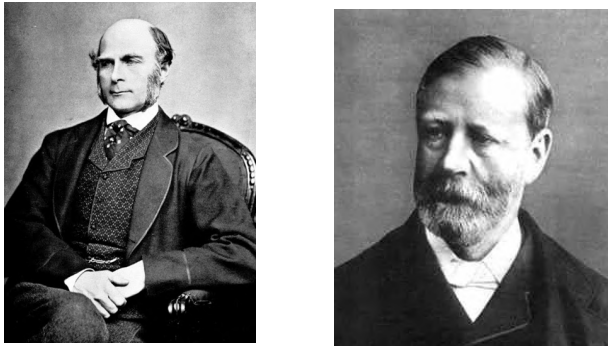
Rozdział 9

Galton, Watson i problem wymierania (1873–1875)

W 1873 roku brytyjski statystyk Galton i jego rodak matematyk Watson rozważali problem wymierania nazwisk rodowych, nie znając pracy Bienaimégo. Watson zauważył, że funkcja tworząca związana z rozkładem prawdopodobieństwa liczby mężczyzn w każdym pokoleniu może być obliczana rekurencyjnie. Jednak błędnie przeanalizował prawdopodobieństwo wymarcia.

Francis Galton urodził się w 1822 r., w tym samym roku co Mendel, w pobliżu Birmingham w Anglii. Był najmłodszym z siedmiorga dzieci. Jego ojciec był bogatym bankierem. Był kuzynem Karola Darwina w linii po matce. Galton rozpoczął studia medyczne w 1838 r., najpierw w szpitalu w Birmingham, a później w Londynie. Latem 1840 r. odbył swoją pierwszą długą podróż po Europie aż do Stambułu. Następnie przez cztery lata studiował w *Trinity College* na Uniwersytecie Cambridge. Jednak jego ojciec zmarł w 1844 roku, pozostawiając znaczny majątek. Galton porzucił myśl o zostaniu lekarzem. Podróżował do Egiptu, Sudanu i Syrii. Przez kilka następnych lat prowadził dostatni tryb życia, spędzając czas na polowaniach, podróżach balonami i łodziami lub próbując udoskonalić telegraf elektryczny. W 1850 r. zorganizował ekspedycję badawczą do Afryki Południowo-Zachodniej (obecnie Namibia). Po powrocie do Anglii w 1852 r. został wybrany do Królewskiego Towarzystwa Geograficznego. Tam mógł śledzić wiadomości z wypraw do Afryki Wschodniej w poszukiwaniu źródła Nilu. Zamieszkał w Londynie i napisał przewodnik dla podróżników, który stał się bestsellerem. W 1856 r. został wybrany do *Royal Society*. Interesował się wtedy meteorologią i wymyślił słowo „antycyklon”. Po opublikowaniu w 1859 r. przez kuzyna Darwina *O pochodzeniu gatunków*, Galton zajął się badaniem dziedziczności. W 1869 r. opublikował książkę *Dziedziczny geniusz*, w której twierdził, że zdolności intelektualne mogą być przekazywane dziedzicznie.

W 1873 roku Alphonse de Candolle, szwajcarski botanik, opublikował książkę zatytułowaną *Historia nauki i naukowców w ostatnich dwóch stuleciach*, która zawierała również esej *Odpowiedni wpływ dziedziczności, zmienności i selekcji na rozwój gatunku ludzkiego i na prawdopodobną przyszłość tego gatunku*. Poczynił tam następujące uwagi:



Rysunek 9.1: Galton (z lewej) i Watson (z prawej).

„Wśród precyzyjnych informacji i bardzo rozsądnych opinii pana Benoiston de Châteauneuf, Galtona i innych statystyków, nie dostrzegłem ważnej uwagi, którą powinni byli poczynić na temat nieuniknionego wymierania nazwisk rodowych. Oczywiście, każde nazwisko musi wygasnąć [...] Matematyk mógłby obliczyć, w jaki sposób nastąpi spadek nazwisk lub tytułów, znając prawdopodobieństwo posiadania dzieci płci żeńskiej lub męskiej oraz prawdopodobieństwo nieposiadania dziecka przez daną parę.”

Jest to ten sam problem, który Bienaimé badał w 1845 roku. Ale Candolle, który nie znał pracy Bienaimégo, uważał, że wszystkie rodziny są skazane na wyginięcie. Galton zauważył powyższy akapit w książce Candolle’a. Ponieważ on również nie znał pracy Bienaimégo, Galton postawił ją jako otwarty problem dla czytelników *Educational Times*:

„Zadanie 4 001: Pewien duży naród, wśród którego będziemy zajmować się tylko dorosłymi mężczyznami, których liczba wynosi N , a każdy z nich nosi odrębne nazwisko, kolonizuje pewien okręg. Ich prawo populacji jest takie, że w każdym pokoleniu a_0 procent dorosłych mężczyzn nie ma męskich dzieci, które osiągnęłyby dorosłe życie; a_1 ma jedno takie męskie dziecko; a_2 ma dwoje; i tak dalej aż do a_5 , którzy mają pięcioro.

Oblicz (1) jaka część nazwisk wymrze po r pokoleniach; i (2) ile będzie przypadków posiadania nazwiska przez m osób.”

Zauważmy, że druga część problemu nie została podjęta przez Bienaymého. Galton nie otrzymał żadnej satysfakcjonującej odpowiedzi od czytelników czasopisma i najwyraźniej nie mógł sam znaleźć rozwiązania tego problemu. Poprosił więc swojego przyjaciela, matematyka Henry’ego Williama Watsona, aby spróbował go rozwiązać.

Watson urodził się w Londynie w 1827 roku. Jego ojciec był oficerem w brytyjskiej marynarce wojennej. Studiował najpierw w *King’s College* w Londynie, a następnie w *Trinity College* na Uniwersytecie Cambridge, gdzie w latach 1846-1850, zaledwie kilka lat po Galtonie, studiował matematykę. W latach 1857-1865 został kolejno: fellow *Trinity College*, asystentem mistrza w *City of London School*, wykładowcą matematyki w *King’s College* i profesorem matematyki w *Harrow School*. Zamiłowany w alpinizmie, był członkiem ekspedycji, która w 1855 r. zdobyła szczyt Monte Rosa w Szwajcarii. W 1856 r. został wyświęcony na diakona, a dwa lata później na księdza anglikańskiego. Od 1865 roku aż do emerytury był rektorem *Berkswell with Barton* w pobliżu Coventry, co dawało mu wystarczająco dużo czasu na badania naukowe.

Galton i Watson napisali wspólnie artykuł zatytułowany *O prawdopodobieństwie wyginięcia rodzin*, który został opublikowany w 1875 roku w *Journal of the Royal Anthropological Institute*. Galton przedstawił problem, a Watson wyjaśnił swoje obliczenia i wnioski, do jakich doszedł. Założyli oni, że mężczyźni mają co najwyżej q synów, przy czym p_k jest prawdopodobieństwem posiadania k synów ($k = 0, 1, 2, \dots, q$). Innymi słowy, $p_k = a_k/100$, jeśli użyjemy oryginalnych notacji Galtona. Zatem $p_0 + p_1 + \dots + p_q = 1$. Rozważmy sytuację, w której w pokoleniu 0 jest jeden mężczyzna. Pokolenie 1 składa się z s mężczyzn z prawdopodobieństwem p_s . Używając sztuczki, która była dobrze znana w jego czasach i która została wprowadzona dużo wcześniej przez Abrahama de Moivre, Watson rozważał funkcję tworzącą

$$f(x) = p_0 + p_1x + p_2x^2 + \dots + p_qx^q \quad (9.1)$$

związaną z prawdopodobieństwami p_0, \dots, p_q . Analogicznie, niech $f_n(x)$ będzie wielomianem, dla którego współczynnik x^s jest prawdopodobieństwem posiadania s potomków męskich w pokoleniu n począwszy od jednego mężczyzny w pokoleniu 0. Wtedy $f_1(x) = f(x)$. Watson zauważył, że

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

wzór, który pozwala na rekurencyjne obliczanie $f_n(x)$.

W istocie, ustawiamy $f_n(x) = p_{0,n} + p_{1,n}x + p_{2,n}x^2 + \dots + p_{q^n,n}x^{(q^n)}$. Zauważmy, że w pokoleniu n jest co najwyżej q^n mężczyzn. Jeśli w pokoleniu $n-1$ jest s mężczyzn ponumerowanych od 1 do s , to nazwijmy t_1, \dots, t_s liczbą ich męskiego potomstwa. W takim przypadku, w pokoleniu n będzie t mężczyzn z prawdopodobieństwem równym

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

Gdy $s = 0$, to należy rozumieć, że to prawdopodobieństwo jest równe 1, gdy $t = 0$ i równe 0, gdy $t = 1$. Zatem

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

Wynika z tego, że

$$\begin{aligned} f_n(x) &= \sum_{t \geq 0} p_{t,n} x^t = \sum_{s \geq 0} p_{s,n-1} \sum_{t \geq 0} \sum_{t_1 + \dots + t_s = t} (p_{t_1} x^{t_1}) \times \dots \times (p_{t_s} x^{t_s}) \\ &= \sum_{s \geq 0} p_{s,n-1} [p_0 x^0 + p_1 x^1 + p_2 x^2 + \dots]^s \\ &= \sum_{s \geq 0} p_{s,n-1} [f(x)]^s = f_{n-1}(f(x)). \end{aligned}$$

W szczególności prawdopodobieństwo x_n wymarcia nazwiska rodowego w ciągu n pokoleń jest równe $p_{0,n}$, co jest tożsame z $f_n(0)$. Jako pierwszy przyjął Watson przyjął

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

tzn. $q = 3$ i $p_0 = p_1 = p_2 = 1/3$. Obliczył wielomiany $f_n(x)$ dla $n = 1, \dots, 4$ korzystając z równania (9.2). Otrzymał np.

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

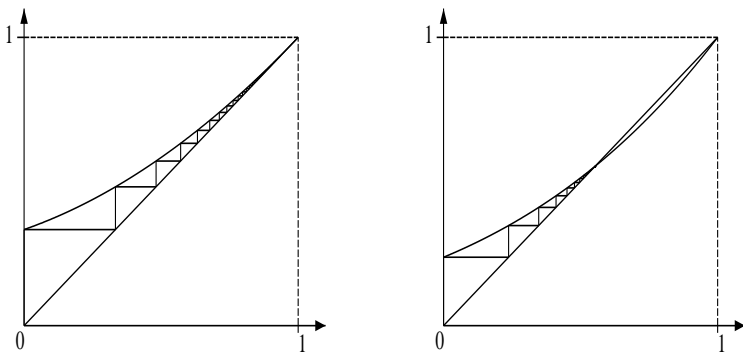
oraz $f_2(0) = 13/27 \approx 0,481$. Obliczanie $f_n(x)$ dla $n \geq 3$ staje się bardzo żmudne, tak żmudne, że Watson już popełnił błąd dla $n = 4$. Ponieważ $x_5 = f_5(0) = f_4(f(0))$ można uniknąć obliczania $f_5(x)$, otrzymał następującą listę prawdopodobieństw wyginiecia $x_n = f_n(0)$:

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

Prawidłowe wartości to $x_4 \approx 0,632$ i $x_5 \approx 0,677$, co można sprawdzić, korzystając z prostego wzoru $x_n = f(x_{n-1})$ wprowadzonego przez Bienaymégo.

Jak zobaczymy w rozdziale 17, ta ostatnia formuła może być również wyprowadzona z równania (9.2).

Watson zauważył, że każdy mężczyzna ma przeciętnie $\mathcal{R}_0 = p_1 + 2p_2 + \dots + qp_q$ synów i że $\mathcal{R}_0 = 1$ w jego pierwszym przykładzie. Można by więc sądzić, że jeśli początkowa liczba męskich członków rodziny będzie wystarczająco duża, to wielkość rodziny pozostanie mniej więcej stała. Niemniej jednak Watson twierdził, że prawdopodobieństwo wyginięcia x_n zbiega do 1, gdy $n \rightarrow +\infty$, choć dość powoli. Innymi słowy, cała rodzina wyginie, jak sugerował Candolle. Rysunek 9.2a, który nie jest zamieszczony w oryginalnym artykule, oraz wyniki Bienaymé potwierdzają, że ten wniosek dla pierwszego przykładu jest poprawny.



Rysunek 9.2: Wykresy funkcji $y = f(x)$ i $y = x$. Prawdopodobieństwo wyginięcia $x_n = f(x_{n-1})$ w ciągu n pokoleń jest wysokością n -tego „stopnia schodów”. Po lewej: $f(x) = (1 + x + x^2)/3$. Po prawej: $f(x) = (3 + x)^5/4^5$.

Jako drugi przykład, Watson rozważył dwumianowy rozkład prawdopodobieństwa

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

dla których funkcja tworząca (generująca) wynosi $f(x) = (a + bx)^q / (a + b)^q$. Obliczył $f_2(x)$ i $x_2 = f_2(0)$. W tym momencie zdał sobie sprawę, że $x_2 = f(x_1)$ oraz że $x_n = f(x_{n-1})$ dla wszystkich n . Myślał jednak, że wzór ten jest prawdziwy tylko dla szczególnego przypadku dwumianu (9.3). Stosując go

do przypadku, gdy $q = 5$, $a = 3$ i $b = 1$, otrzymał

$$x_1 \approx 0,237, \quad x_2 \approx 0,347, \quad x_3 \approx 0,410, \quad \dots \quad x_9 \approx 0,527, \quad x_{10} \approx 0,533 \dots$$

Watson zdał sobie sprawę, że x_n musi być zbieżne do granicy x_∞ gdy $n \rightarrow +\infty$, która spełnia $x_\infty = f(x_\infty) = (a + bx_\infty)^q / (a + b)^q$. Zauważył, że $x = 1$ jest rozwiązaniem tego równania, ale nie zdawał sobie sprawy, że mogą istnieć inne rozwiązania, gdy $\mathcal{R}_0 > 1$. Błędnie więc wywnioskował, wprowadzony w błąd przez Candolle'a, że wymieranie ($x_\infty = 1$) występuje w każdym przypadku, włączając w to przykład liczbowy, który właśnie rozpatrywał. rysunek 9.2b pokazuje, że tak nie jest!

Watson zauważył, że średnia liczba synów w tym przykładzie liczbowym jest większa od 1 (można pokazać, że $\mathcal{R}_0 = qb/(a + b) = 5/4$), co oznacza, że populacja ma tendencję do wzrostu wykładniczego. To jednak nie pomogło mu wykryć jego błędu. Wysnuł nawet przypuszczenie, że wymieranie nazwiska jest pewne dla każdego rozkładu prawdopodobieństwa (p_k), a więc nie tylko dla przypadku dwumianowego. Do tego problemu wrócimy w rozdziałach 17 i 18.

Galton kontynuował swoje statystyczne badania rodzin w książce zatytułowanej *Angielscy ludzie nauki, ich natura i wychowanie*, która koncentrowała się na genealogii członków *Royal Society*. Zainteresował się również antropometrią, czyli miarą ludzkiego ciała. Skorzystał z międzynarodowej wystawy w 1884 roku w Londynie, aby zebrać dane na temat dużej liczby osób. Jego wyniki zostały opublikowane w 1889 roku w książce zatytułowanej *Naturalne dziedziczenie*, której załącznik powielał artykuł napisany we współpracy z Watsonem. Książka ta wprowadziła również pewne nowe słownictwo statystyczne, takie jak „percentyl” i „kwartył”, jak również słowo „eugenika”, czyli doskonalenie gatunku ludzkiego z punktu widzenia cech dziedzicznych. Po roku 1888 Galton opracował technikę rozpoznawania odcisków palców, która kilka lat później miała być wykorzystywana przez brytyjską policję. Kontynuował też badania nad rolą dziedziczności i środowiska w fizycznych i intelektualnych cechach bliźniąt, w wielkości grochu hodowanego przez kilka pokoleń czy w kolorze myszy hodowanych w laboratorium. To doprowadziło go do pojęcia „współczynnika korelacji” między dwiema zmiennymi. W 1904 roku założono Laboratorium Galtona w ramach *University College* w Londynie. Galton został pasowany na rycerza w 1909 roku i zmarł w 1911 roku.

Watson opublikował kilka książek, w szczególności rozprawę o kinetycznej teorii gazów w 1876 r. oraz rozprawę o matematycznej teorii elektryczności i magnetyzmu w dwóch tomach (1885 i 1889). W 1881 r. został wybrany do *Royal Society*, a zmarł w Brighton w 1903 r.

W 1924 roku, w drugim tomie biografii Galtona, Karl Pearson streścił artykuł o wymieraniu nazwisk rodowych, nie zauważając tego błędu. Błąd ten został ostatecznie zauważony w 1930 roku (patrz rozdział 18).

Literatura uzupełniająca

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](#)

Rozdział 10

Lotka i teoria stabilnej populacji (1907–1911)

W 1907 r. amerykański chemik Alfred Lotka zaczął badać zależność pomiędzy liczbą urodzeń, współczynnikiem śmiertelności specyficznym dla danego wieku oraz współczynnikiem wzrostu populacji przy użyciu modelu z czasem ciągłym. W 1911 roku wraz z F. R. Sharpe'em opublikował kolejny artykuł na ten sam temat, w którym uwzględnił również współczynniki urodzeń specyficzne dla danego wieku. Równanie impli-cyte określające współczynnik wzrostu populacji jest często nazywane „równaniem Lotki”.

Alfred James Lotka urodził się z rodziców amerykańskich w 1880 r. we Lwowie, który był częścią Cesarstwa Austro-Węgierskiego (obecnie Lwów jest na Ukrainie). Studiował najpierw we Francji i w Niemczech, a w 1901 r. uzyskał tytuł licencjata w dziedzinie fizyki i chemii na Uniwersytecie w Birmingham w Anglii. Następnie spędził rok w Lipsku, gdzie rolę termodynamiki w chemii i biologii doceniał Wilhelm Ostwald, który w 1909 r. miał otrzymać nagrodę Nobla w dziedzinie chemii. W 1902 r. Lotka osiedlił się w Nowym Jorku i rozpoczął pracę w *General Chemical Company*.



Rysunek 10.1:
Lotka (1880–1949)

W latach 1907 i 1911¹ Lotka zajął się badaniem dynamiki populacji o strukturze wiekowej, nie wiedząc o pracach Eulera na ten sam temat (patrz

¹Drugi artykuł został napisany we współpracy z matematykiem F. R. Sharpe'em.

rozdział 3). W przeciwieństwie do Eulera, założył on, że czas i wiek są zmiennymi ciągłymi. Niech $B(t)$ będzie współczynnikiem urodzeń męskich (liczba urodzeń męskich na jednostkę czasu) w czasie t , $p(x)$ prawdopodobieństwem tego, że w wieku x nadal będziemy żyć, a $h(x)$ wskaźnikiem urodzeń w wieku x : $h(x)dx$ jest prawdopodobieństwem tego, że mężczyzna będzie miał jednego nowo narodzonego syna w wieku x i $x + dx$, jeśli dx jest nieskończenie małe. Wtedy $\int_0^{+\infty} p(x)dx$ jest oczekiwaną długością życia w chwili urodzenia. Ponadto $B(t-x)p(x)dx$ to liczba męskich potomków urodzonych między czasem $t-x$ a $t-x+dx$, którzy wciąż żyją w czasie t . Ci potomkowie mają $B(t-x)p(x)h(x)dx$ synów na jednostkę czasu w czasie t . Zatem całkowity przyrost naturalny mężczyzn w czasie t wynosi

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

Szukając wykładniczego rozwiązania tego równania całkowego z niewiadomą $B(t)$ w postaci $B(t) = be^{rt}$ i dzieląc obie strony przez $B(t)$, Lotka uzyskał równanie

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

które jest obecnie nazywane przez demografów „równaniem Lotki”². Euler uzyskał analogiczne, niejawne równanie (3.1) dla tempa wzrostu, gdy czas i wiek są zmiennymi dyskretnymi. Lotka zauważył, że prawa strona (10.1) jest malejącą funkcją r , która zmierza do $+\infty$, gdy $r \rightarrow -\infty$ i która zmierza do 0, gdy $r \rightarrow +\infty$. Istnieje więc jedyna wartość r , nazwijmy ją r^* , taka, że zachodzi równanie (10.1). Poza tym, $r^* > 0$ wtedy i tylko wtedy, gdy

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

Parametr \mathcal{R}_0 (notacja została wprowadzona przez Dublina i Lotkę w 1925 roku) jest bazowym współczynnikiem reprodukcji, czyli oczekiwaną liczbą synów, których jeden mężczyzna może mieć w ciągu swojego życia.

Lotka zasugerował³, że niezależnie od początkowej struktury wiekowej populacji, liczba urodzeń mężczyzn w jednostce czasu jest rzeczywiście taka, że $B(t) \sim be^{r^*t}$, gdy $t \rightarrow +\infty$, gdzie b jest stałą. Całkowita liczba ludności jest zatem określona przez $P(t) = \int_0^{+\infty} B(t-x)p(x)dx$. Wynika z tego, że $P(t)$

²R.A. Fisher doszedł niezależnie do tego samego równania w 1927 roku i później zinterpretował pierwiastek r^* jako „darwinowski współczynnik przystosowania” w teorii ewolucji przez dobór naturalny.

³Zostało to ściśle udowodnione w 1941 roku przez Fellera. Podejście probabilistyczne zostało opracowane w 1968 r. przez Crumpa, Mode'a i Jagersa.

również rośnie lub maleje jak e^{r^*t} , gdy $t \rightarrow +\infty$: tempo wzrostu jest równe r^* . Ponadto, struktura wieku populacji, określona przez $B(t-x)p(x)/P(t)$, zmierza do

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

To jest to, co Lotka nazwał „stabilną populacją”: piramida wieku zachowuje ten sam kształt w czasie, ale całkowita populacja rośnie lub maleje wykładniczo. Wniosek jest więc taki sam, jak w dyskretnym modelu Eulera. Badanie Lotki uwzględnia jednak zależność współczynnika urodzeń od wieku. Jest więc w pewnym sensie bardziej ogólne niż model Eulera.

Lotka kontynuował pracę nad tym tematem przez całe swoje życie. W latach 1908-1909 wznowił studia na Uniwersytecie Cornella, aby uzyskać tytuł magistra. Od 1909 do 1911 roku pracował w *National Bureau of Standards*, a od 1911 do 1914 roku jako redaktor czasopisma *Scientific American Supplement*. W 1912 r. uzyskał tytuł doktora na Uniwersytecie w Birmingham, zbierając artykuły, które publikował od 1907 r. na temat dynamiki populacji i demografii. W czasie I wojny światowej pracował ponownie dla *General Chemical Company* nad sposobami wiązania azotu z atmosfery. W 1920 roku jeden z jego artykułów na temat biologicznych oscylacji (patrz rozdział 13) zrobił duże wrażenie na Raymondzie Pearlu, profesorze biometrii na Uniwersytecie Johns Hopkinsa, który właśnie „odkrył” równanie logistyczne (patrz rozdział 6). Mając nadzieję na znalezienie pracy w Instytucie Badań Medycznych Rockefellera w Nowym Jorku, Lotka pracował nad modelami matematycznymi opracowanymi przez Rossa w odniesieniu do malarii (patrz rozdział 12). W końcu otrzymał dwuletnie stypendium na Uniwersytecie Johns Hopkinsa, co pozwoliło mu napisać książkę zatytułowaną *Elementy biologii fizycznej*, wydaną w 1925 roku. Następnie został szefem działu badawczego *Metropolitan Life Insurance Company* w Nowym Jorku. Skupił się na matematycznej analizie zagadnień demograficznych i we współpracy z kolegą, statystykiem i wiceprezesem firmy Louistem Israelem Dublinem, opublikował kilka książek: *Wartość pieniężna człowieka* (1930), *Długość życia* (1936) i *Dwadzieścia pięć lat postępu w dziedzinie zdrowia* (1937). Został wybrany na prezydenta *Population Association of America* na lata 1938–1939. Wśród jego różnych badań statystycznych, „Prawo Lotki” (sięgające 1926 roku) stwierdza, że liczba autorów, którzy napisali n artykułów w danej dziedzinie naukowej maleje mniej więcej jak $1/n^2$ wraz ze wzrostem n .

Lotka opublikował również książkę w języku francuskim zatytułowaną *Analityczna teoria związków biologicznych*. Pierwsza część, która była bardziej filozoficzna, ukazała się w 1934 roku. Druga, bardziej techniczna część, wydana w 1939 roku, podsumowywała wszystkie jego badania nad demogra-

fią ludzi od 1907 roku. W swojej książce Lotka przedstawił również swój wkład w problem wymierania nazwisk rodowych. Po opublikowaniu w 1930 roku pierwszego artykułu Steffensena na ten temat (patrz rozdział 18), zastosował on teorię do danych zawartych w spisie powszechnym białej populacji USA z 1920 roku. Zauważył, że obserwowany rozkład $(p_k)_{k \geq 0}$ liczby synów jest dobrze aproksymowany przez malejące prawo geometryczne dla wszystkich $k \geq 1$: $p_0 = a$, $p_k = b c^{k-1}$ ($k \geq 1$), przy czym $a = 0,4825$, $b = 0,2126$ i $c = 1 - b/(1 - a)$. W ten sposób $\sum_{k \geq 0} p_k = 1$. Związana z tym funkcja tworząca jest postaci $f(x) = a + b \sum_{k=1}^{+\infty} c^{k-1} x^k = a + \frac{bx}{1-cx}$. Dwoma rozwiązaniami równania $x = f(x)$ są $x = 1$ i $x = a/c$. Prawdopodobieństwo wymarcia x_∞ jest mniejszym z tych dwóch rozwiązań (patrz rozdział 7). Przy wartościach liczbowych dla USA stwierdził, że $x_\infty \approx 0,819$, podczas gdy średnia liczba synów wynosiła $\mathcal{R}_0 = f'(1) = (1 - a)^2/b \approx 1,26$. Mimo średniej liczby dzieci (w tym synów i córek) zbliżonej do 2,5, prawdopodobieństwo wymarcia nazwiska przekracza 80 proc.

Lotka został wybrany na prezydenta Amerykańskiego Stowarzyszenia Statystycznego w 1942 roku. W 1947 roku przeszedł na emeryturę, a zmarł w 1949 roku w New Jersey. Nowe wydanie jego książki z 1925 roku ukazało się w 1956 roku pod nieco innym tytułem *Elementy biologii matematycznej*.

Literatura uzupełniająca

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, Alfred 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, Berlin (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

Rozdział 11

Prawo Hardy'ego-Weinberga (1908)

W 1908 r. brytyjski matematyk Hardy i niemiecki lekarz Weinberg niezależnie od siebie odkryli, że w nieskończonej dużej populacji, która kojarzy się losowo zgodnie z prawami Mendla, częstości genotypów uzyskanych z dwóch alleli pozostają stałe przez pokolenia. Ich model matematyczny był jednym z punktów wyjścia dla genetyki populacyjnej.

Godfrey Harold Hardy urodził się w 1877 roku w Surrey, w Anglii. Jego rodzice byli nauczycielami. Od 1896 r. studiował matematykę w *Trinity College* na Uniwersytecie Cambridge, w 1900 r. został członkiem kolegium, a w 1906 r. wykładowcą matematyki. Po pierwszej książce *Całkowanie funkcji jednej zmiennej* (1905), opublikował w 1908 roku kolejną pt. *Kurs analizy*, która była wielokrotnie wznawiana i tłumaczona na wiele języków obcych.



Rysunek 11.1:
Hardy (1877–1947)

W tym czasie ponowne odkrycie prac Mendla wzbudziło pewne wątpliwości. Niektórzy biolodzy zastanawiali się, dlaczego dominujące cechy nie stają się częstsze z pokolenia na pokolenie. Reginald Punnett, który napisał książkę zatytułowaną *Mendelizm* w 1905 roku, zadał to pytanie Hardy'emu, z którym grał w krykieta w Cambridge. Hardy napisał swoje rozwiązanie w artykule *Mendlowskie proporcje w populacji mieszanej*, który został opublikowany w 1908 roku. Aby uprościć analizę, wyobraził sobie sytuację dużej populacji, w której wybór partnera seksualnego byłby losowy. Ponadto ograniczył on swoje rozważania do dwóch czynników (lub „alleli”) A i a ,

przy czym A jest dominujący, a a recesywny. Dla pokolenia n , niech p_n będzie częstotliwością „genotypu” z AA , $2q_n$ z Aa i r_n z aa . Oczywiście, $p_n + 2q_n + r_n = 1$. Hardy założył też, że żaden z tych genotypów nie prowadzi do nadmiaru śmiertelności ani do spadku wskaźnika urodzeń w porównaniu z dwoma pozostałymi genotypami. Częstości w pokoleniu $n + 1$ można łatwo obliczyć, zauważając, że jeden losowo wybrany osobnik w pokoleniu n przekazuje allel A z prawdopodobieństwem $p_n + q_n$: albo genotypem jest AA i allel A jest przekazywany na pewno, albo genotypem jest Aa i allel A jest przekazywany z 50-procentową szansą. Analogicznie, allel a jest przekazywany z prawdopodobieństwem $q_n + r_n$. Można więc skonstruować tabelę 11.1 w taki sam sposób jak tabelę 8.1.

Tablica 11.1: Obliczenie częstości genotypów w pokoleniu $n + 1$ z częstości alleli rodziców (wiersze są dla matki, kolumny dla ojca).

Allele	A	a
Częstotliwość	$p_n + q_n$	$q_n + r_n$
A	AA	Aa
$p_n + q_n$	$(p_n + q_n)^2$	$(p_n + q_n)(q_n + r_n)$
a	Aa	aa
$q_n + r_n$	$(p_n + q_n)(q_n + r_n)$	$(q_n + r_n)^2$

Częstości genotypów AA , Aa i aa w pokoleniu $n + 1$ wynoszą odpowiednio p_{n+1} , $2q_{n+1}$ i r_{n+1} . Hardy stwierdził więc, że

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

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

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

Następnie zbadał, przy jakich warunkach częstości genotypów mogą pozostać stałe przez pokolenia, będąc równe p , $2q$ i r . Ponieważ z definicji $p + 2q + r = 1$, widzimy, że wszystkie równania (11.1)-(11.3) dają ten sam warunek $q^2 = pr$.

Na przykład, pierwsze równanie daje $p = (p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$, co jest równoważne $p(1 - p - 2q) = q^2$ i wreszcie $pr = q^2$.

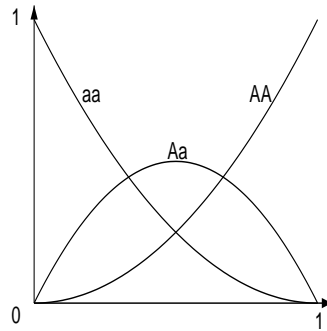
Zaczynając od dowolnych warunków początkowych $(p_0, 2q_0, r_0)$ z $p_0 + 2q_0 + r_0 = 1$, Hardy zauważył, że

$$q_1^2 = (p_0 + q_0)^2(q_0 + r_0)^2 = p_1 r_1.$$

Stan $(p_1, 2q_1, r_1)$ jest więc już równowagą. Zatem $(p_n, 2q_n, r_n)$ pozostaje równy $(p_1, 2q_1, r_1)$ dla wszystkich $n \geq 1$. Jeśli ustalimy $x = p_0 + q_0$ dla częstości występowania allelu A w pokoleniu 0, to $1 - x = q_0 + r_0$ jest częstością występowania allelu a . Korzystając ponownie z układu (11.1)–(11.3), otrzymujemy

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

dla wszystkich $n \geq 1$ (Rysunek 11.2).



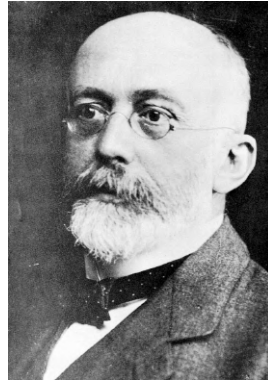
Rysunek 11.2: Wykresy funkcji x^2 , $2x(1-x)$ i $(1-x)^2$ odpowiadających częstościom równowagowym genotypów AA , Aa i aa .

Podsumowując, powyższe hipotezy prowadzą do prawa, zgodnie z którym częstości genotypów AA , Aa i aa pozostają niezmiennie w ciągu pokoleń. Teoria Mendla nie prowadzi do stopniowego wzrostu częstości cechy dominującej, jak początkowo sądzono.

Kilka lat później Fisher wykazał ważne następstwo tego prawa: w pierwszym przybliżeniu (tj. zakładając, że hipotezy modelu są realistyczne), populacja utrzymuje stałą wariancję genetyczną. Ta obserwacja rozwiązuje jeden z problemów, jakie zrodziła darwinowska teoria ewolucji przez dobór naturalny. Darwin, podobnie jak jego współcześni, uważał, że w każdym pokoleniu cechy fizjologiczne dzieci są swego rodzaju średnią cech dwojga rodziców, z których każde wnosi połowę. Idea ta została później dokładnie zbadana przy użyciu statystyki przez Francisca Galtona i jego następcę w laboratorium biometrii, Karla Pearsona. Gdyby to była prawda, wariancja tych cech w populacji powinna być dzielona przez dwa w każdym pokoleniu i wkrótce nastąpiłaby taka jednorodność, że selekcja naturalna, mająca tłumaczyć ewolucję, byłaby niemożliwa. Niemniej jednak potrzeba było kilku lat, aby ten mechanizm uśredniania został odrzucony, biometrycy bronili punktu

widzenia Darwina i niechętnie przyznawali, że prawa Mendla są nieuniknione dla zrozumienia ewolucji.

Po publikacji z 1908 r. Hardy powrócił do czystej matematyki. W swojej autobiografii, *Apologia Matematyka*, z dumą twierdził nawet, że uniknął odkryć o jakimkolwiek praktycznym zastosowaniu. W 1910 r. został wybrany do *Royal Society*. W 1913 r. odkrył hinduskiego cudotwórcę Ramanujana i zaprosił go do pracy w Cambridge. Po I wojnie światowej został profesorem na Uniwersytecie Oksfordzkim i kontynuował owocną współpracę ze swoim rodakiem Littlewoodem. W latach 1931-1942 był ponownie profesorem w Cambridge. Opublikował wiele książek, często we współpracy: *Rozkazy nieskończoności* (1910), *Ogólna teoria szeregów Dirichleta* z Marcelem Rieszem (1915), *Nierówności* z Littlewoodem i Płaszczycą (1934), *Wprowadzenie do teorii liczb* z E. M. Wrightem (1938), *Ramanujan* (1940), *Szeregi Fouriera* z Rogozińskim (1944) i *Szereg rozbieżny* (1949). Zmarł w Cambridge w 1947 r.



Rysunek 11.3:
Weinberg (1862–1937)

Kilkadziesiąt lat później zauważono, że prawo Hardy'ego dla częstotliwości genów zostało również odkryte w tym samym roku 1908 przez niemieckiego lekarza, Wilhelma Weinberga. Weinberg urodził się w Stuttgarcie w 1862 roku. Po studiach w Tybindze i Monachium, aż do uzyskania doktoratu z medycyny, pracował przez kilka lat w szpitalach w Berlinie, Wiedniu i Frankfurtu. W 1889 r. osiadł w Stuttgarcie jako lekarz ogólny i położnik. Mimo dużego obciążenia pracą znajdował czas na pisanie wielu artykułów w niemieckich czasopiśmie naukowych. W 1901 roku badał z punktu widzenia statystyki częstotliwość występowania bliźniąt tej samej płci. Artykuł z 1908 roku, w którym wyjaśnił to samo prawo, które odkrył Hardy, został opublikowany w lokalnym czasopiśmie naukowym i nie został zauważony.

Jednak w przeciwieństwie do Hardy'ego, kontynuował badania w następnych latach, odkrywając na przykład uogólnienie na przypadek, gdy istnieją więcej niż dwa allele. Wniósł również wkład w dziedzinę statystyki medycznej. Weinberg zmarł w 1937 roku. Po ponownym odkryciu jego artykułu z 1908 roku, genetycy nazwali prawo stabilności częstości genotypów prawem Hardy'ego-Weinberga.

Obecnie to prawo jest często używane w następujący sposób. Jeśli rzadki recesywny allel a nie ma wpływu na przeżywalność lub wskaźnik urodzeń i jeśli znamy częstość x^2 genotypu aa , ponieważ aa wytwarza określony fenotyp, to możemy obliczyć x i oszacować częstość $2x(1-x) \approx 2x$ genotypu Aa . Jako przykład, jeśli częstość występowania aa wynosi $1/20\,000$, to otrzymujemy $x \approx 1/140$. Zatem $2x \approx 1/70$ jest częstością genotypu Aa . Allel recesywny a , który może wydawać się bardzo rzadki z obserwacji fenotypów, w rzeczywistości nie jest tak rzadki.

Literatura uzupełniająca

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 University Press (1940). archive.org
3. Punnett, R.C.: *Mendelism*, 2nd edn. Cambridge University Press (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. Wuerth. Ver. vaterl. Natkd.* 64, 369–382 (1908). biodiversitylibrary.org

Rozdział 12

Ross i malaria (1911)

W 1911 r. brytyjski lekarz Ronald Ross, który już w 1902 r. otrzymał nagrodę Nobla za prace nad malarią, badał układ równań różniczkowych modelujący rozprzestrzenianie się tej choroby. Wykazał, że malaria może się utrzymywać tylko wtedy, gdy liczba komarów przekracza pewien próg. W związku z tym, aby wyeliminować malarię, nie trzeba zabijać wszystkich komarów - wystarczy zabić tylko pewną ich część. Podobne modele epidemii opracowali później Kermack i McKendrick.

Ronald Ross urodził się w 1857 roku na północy Indii, gdzie jego ojciec był oficerem armii brytyjskiej. Studiował medycynę w Londynie, ale wolał pisać wiersze i dramaty. Po rocznej pracy na statku w charakterze chirurga, udało mu się w 1881 roku wstąpić do indyjskiej służby medycznej. Praca medyczna w Indiach pozostawiała mu dużo wolnego czasu, w którym pisał utwory literackie i uczył się matematyki. Na przepustce do Anglii w 1888 r. uzyskał dyplom z zakresu zdrowia publicznego i studiował bakteriologię, nową naukę stworzoną kilka lat wcześniej przez Pasteura i Kocha. Po powrocie do Indii Ross rozpoczął badania nad malarią. Podczas swojego drugiego urlopu w 1894 roku spotkał w Londynie Patricka Mansona, specjalistę w dziedzinie medycyny tropikalnej, który pokazał mu pod mikroskopem to, co francuski lekarz wojskowy Alphonse Laveran zauważył w 1880 roku: krew pacjentów z malarią zawiera pasożyty. Manson zasugerował, że pasożyty te mogą pochodzić od komarów, ponieważ sam odkrył w Chinach pasożyty innej choroby tropikalnej (filariozy) w tych owadach. Uważał jednak, że ludzie zarażali się pasożytem pijąc wodę zanieczyszczoną przez komary. Od 1895 do 1898 roku Ross kontynuował swoje badania w Indiach i testował pomysł Mansona. W 1897 roku odkrył w żołądku pewnego gatunku komara, którego wcześniej nie badał (*anopheles*), pasożyty podobne do tych obserwowanych przez Laverana. Ponieważ przełożeni wysłali go do Kalkuty w sezonie, w którym przypadki malarii były rzadkie, postanowił zbadać malarię u ptaków trzymanyh w klatkach. Znalazł pasożyta w gruczołach ślinowych komarów *anopheles* i udało mu się zarazić eksperymentalnie zdrowe ptaki, pozwalając komarom je ukłuć: udowodnił w ten sposób, że malaria jest przenoszona przez ukłucia komarów, a nie przez spożycie skażonej wody. W 1899 roku Ross opuścił Indyjską Służbę Medyczną, aby uczyć w Szkole Me-

dycyny Tropikalnej w Liverpoolu, która została utworzona rok wcześniej. W 1901 r. został wybrany do *Royal Society*, a w 1902 r. otrzymał Nagrodę Nobla w dziedzinie fizjologii lub medycyny za pracę nad malarią. Podróżował do Afryki, na Mauritius i w rejon Morza Śródziemnego, aby popularyzować walkę z komarami. Metoda okazała się skuteczna w Egipcie wzdłuż Kanału Sueskiego, wzdłuż budowanego Kanału Panamskiego, na Kubie i w Malesji. W niektórych innych rejonach odniosła mniejszy sukces. Ross opublikował *Sprawozdanie na temat zapobiegania malarii na Mauritiusie* w 1908 roku i *Zapobieganie malarii* w 1910 roku.



Rysunek 12.1:
Ross (1857–1932)

Pomimo udowodnienia roli niektórych komarów w przenoszeniu malarii Ross spotkał się ze sceptycyzmem, gdy twierdził, że malarię można wyeliminować po prostu poprzez zmniejszenie liczby komarów. W drugim wydaniu swojej książki *Zapobieganie malarii*, opublikowanym w 1911 roku, próbował zbudować matematyczne modele przenoszenia malarii, aby poprzeć swoje twierdzenie. Jeden z jego modeli składał się z układu dwóch równań różniczkowych. Wprowadźmy następujące oznaczenia:

- N : całkowita populacja ludzka na danym obszarze;
- $I(t)$: liczba ludzi zarażonych malarią w czasie t ;
- n : całkowita populacja komarów (zakładana jako stała);
- $i(t)$: liczba komarów zarażonych malarią;
- b : częstotliwość klucia przez komary;
- p (odpowiednio p'): prawdopodobieństwo przeniesienia malarii z człowieka na komara (odpowiednio z komara na człowieka) podczas jednego ukłucia;

- a : szybkość, z jaką ludzie wracają do zdrowia po zachorowaniu na malarię;
- m : śmiertelność komarów.

Podczas małego przedziału czasu dt , każdy zarażony komar kłuje bdt ludzi, wśród których ułamek równy $\frac{N-I}{N}$ nie jest jeszcze zarażony. Biorąc pod uwagę prawdopodobieństwo transmisji p' , jest $b p' i \frac{N-I}{N} dt$ nowych zarażonych ludzi. W tym samym przedziale czasu, liczba ludzi, którzy wyzdrowieli wynosi $aI dt$. Stąd,

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

Podobnie każdy niezakażony komar kłuje bdt ludzi, wśród których ułamek równy I/N jest już zakażony. Biorąc pod uwagę prawdopodobieństwo transmisji p , jest $b p (n-i) \frac{I}{N} dt$ nowych zainfekowanych komarów. Tymczasem, zakładając, że infekcja nie ma wpływu na śmiertelność, liczba komarów, które umierają wynosi $mi dt$. Więc

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

Ponieważ malaria istnieje stale w większości zainfekowanych krajów, Ross rozważał tylko stany stacjonarne swojego układu dwóch równań: liczba zainfekowanych ludzi $I(t)$ i liczba zainfekowanych komarów $i(t)$ pozostają stałe w czasie ($dI/dt = 0$ i $di/dt = 0$). Po pierwsze, zawsze istnieje stan stacjonarny z $I = 0$ i $i = 0$, który odpowiada nieobecności malarii. Po drugie, Ross szukał takiego stanu stacjonarnego, że $I > 0$ i $i > 0$ i pokazał, że

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

Dzieląc równania stanu stacjonarnego przez iloczyn $I \times i$, problem staje się liniowym układem dwóch równań z dwiema niewiadomymi $1/I$ i $1/i$,

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

Jego rozwiązanie jest łatwe do uzyskania.

Można zauważyć, że $I > 0$ i $i > 0$ jeśli liczba komarów jest powyżej krytycznego progu:

$$n > n^* = \frac{amN}{b^2 p p'}.$$

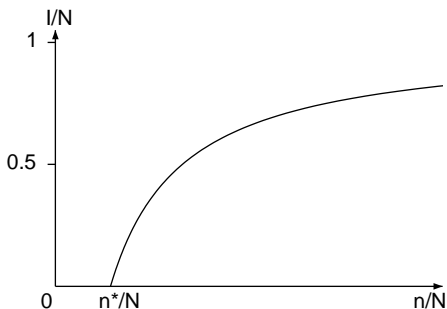
W tym przypadku stan stacjonarny odpowiada sytuacji, w której choroba jest endemiczna, tzn. stale obecna. Ross doszedł do wniosku, że jeśli liczba komarów n zostanie zmniejszona poniżej krytycznego progu n^* , to jedynym pozostałym stanem stacjonarnym jest $I = 0$ i $i = 0$, a więc malaria powinna zniknąć. W szczególności nie jest konieczne wytypowanie wszystkich komarów, aby zlikwidować malarię. Jest to dokładnie ten punkt, który Ross chciał podkreślić w swoim modelu.

Aby zilustrować swoją teorię, Ross szukał rozsądnych wartości liczbowych dla parametrów swojego modelu. Założył, że

- śmiertelność komarów jest taka, że tylko jedna trzecia z nich pozostaje przy życiu po dziesięciu dniach; tak więc $e^{-10m} = \frac{1}{3}$ oraz $m = (\log 3)/10$ za dzień;
- połowa ludzi jest nadal zakażona po trzech miesiącach, więc $e^{-90a} = 1/2$ oraz $a = (\log 2)/90$ za dzień;
- jeden na osiem komarów ukłuje każdego dnia; więc $e^{-b} = 1 - 1/8$ oraz $b = \log(8/7)$ za dzień.
- Zakażone komary zazwyczaj nie zarażają w ciągu pierwszych dziesięciu dni od zarażenia, ponieważ pasożyty muszą przejść przez kilka etapów transformacji. Ponieważ jedna trzecia komarów może przeżyć dziesięć dni, Ross założył, że jest również około jedna trzecia wszystkich zakażonych komarów, które zarażają: $p' = 1/3$;
- $p = 1/4$.

Ross mógł obliczyć za pomocą wzoru (12.1) zakażoną frakcję I/N w populacji ludzkiej jako funkcję stosunku n/N pomiędzy komarem a populacją ludzką. Swoje wyniki przedstawił w tabeli, która jest odpowiednikiem rysunku 12.2.

Kształt krzywej pokazuje, że frakcja zainfekowanych ludzi jest wyższa niż 50% już wtedy, gdy stosunek n/N jest tylko nieznacznie powyżej wartości krytycznej n^*/N . Jednak frakcja ta nie zmienia się zbytnio, gdy stosunek n/N wzrasta dalej. To wyjaśnia, dlaczego korelacja między liczbą komarów a występowaniem malarii nigdy wcześniej nie została zauważona. Ross zauważył jednak, że liczbowa wartość progu n^*/N była bardzo wrażliwa na małe zmiany w szybkości klucia b , ale nie zmieniało to ogólnego kształtu krzywej na rysunku 12.2. Jego jakościowe wyjaśnienie jest ważniejsze niż wyniki ilościowe, które tracą z powodu niepewności związanej z wartościami liczbowymi parametrów.



Rysunek 12.2: Frakcja I/N zainfekowanych ludzi jako funkcja stosunku n/N pomiędzy komarem a populacją ludzką.

Aby zinterpretować krytyczny próg n^* odkryty przez Rossa¹, rozważmy jednego zarażonego człowieka wprowadzonego do populacji ludzi i komarów, które są wolne od malarii. Człowiek ten pozostaje zakażony średnio przez okres czasu równy $1/a$. Otrzymuje on bn/N ukłuc na jednostkę czasu, więc średnio $bn/(aN)$ ukłuc w sumie podczas zarażenia. Tak więc zaraża on średnio $bpn/(aN)$ komarów. Każdy z tych zainfekowanych komarów żyje średnio przez okres czasu równy $1/m$, kłuje b/m ludzi i zaraża bp'/m ludzi. W sumie, po transmisji od pierwszego zarażonego człowieka do komarów i od tych komarów do innych ludzi, średnia liczba nowo zarażonych ludzi jest iloczynem dwóch poprzednich wyników, tzn.

$$\mathcal{R}_0 = \frac{b^2 p p' n}{a m N}. \quad (12.2)$$

To \mathcal{R}_0 jest liczbą wtórnych przypadków ludzkich spowodowanych jednym pierwotnym przypadkiem ludzkim. Tak więc proces infekcji, który przebiega w sposób ciągły w czasie, może być również rozpatrywany poprzez kolejne pokolenia. Malaria może „inwazyjnie” zaatakować populację tylko wtedy, gdy $\mathcal{R}_0 > 1$. Warunek ten jest równoważny warunkowi $n > n^*$.

Podsumowując, Ross opowiedział się bardziej ogólnie za modelowaniem matematycznym w epidemiologii:

„W gruncie rzeczy cała epidemiologia, zajmująca się zmiennością choroby w czasie lub w zależności od miejsca, musi być rozpatrywana matematycznie, niezależnie od tego, jak wiele zmiennych jest w nią zaangażowanych, jeśli ma być w ogóle rozpatrywana naukowo. Powiedzieć, że choroba zależy od pewnych

¹Ta interpretacja została podana dopiero długo po pracy Rossa.

czynników, to nie jest powiedzieć wiele, ale możemy również dodatkowo utworzyć szacunek, jak bardzo każdy czynnik wpływa na cały wynik. A matematyczna metoda leczenia jest naprawdę niczym innym, jak tylko zastosowaniem starannego rozumowania do omawianych problemów.”

Ross został pasowany na rycerza w 1911 roku. Przeprowadził się do Londynu i został konsultantem armii brytyjskiej podczas I wojny światowej. W 1923 r. opublikował swoją autobiografię *Pamiętniki z pełnym opisem wielkiego problemu malarii i jego rozwiązania*. W 1926 r. zainaugurował działalność *Ross Institute of Tropical Diseases* (obecnie część *London School of Hygiene and Tropical Medicine*), którego został dyrektorem. Ross zmarł w Londynie w 1932 roku.

Literatura uzupełniająca

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 with a Full Account of the Great Malaria Problem and its Solution*. John Murray, London (1923) archive.org
4. Rowland, J.: *The Mosquito Man, The Story of Sir Ronald Ross*. Roy Publishers, New York (1958)

Rozdział 13

Lotka, Volterra i model drapieżnik - ofiara (1920–1926)

W 1920 roku Alfred Lotka badał model drapieżnik-ofiara i wykazał, że populacje mogą stale oscylować. Rozwinął te badania w swojej książce *Elementy biologii fizycznej* z 1925 roku. W 1926 roku włoski matematyk Vito Volterra zainteresował się tym samym modelem, aby odpowiedzieć na pytanie postawione przez biologa Umberto d’Ancona: dlaczego w czasie pierwszej wojny światowej, kiedy połowy były niskie, rybacy łowili więcej ryb drapieżnych na Adriatyku?

W 1920 roku Lotka opublikował artykuł zatytułowany *Analityczna uwaga o pewnych rytmicznych relacjach w systemach organicznych*. Już od kilku lat interesował się on pewnymi reakcjami chemicznymi, które w eksperymentach laboratoryjnych wykazywały dziwne, przejściowe oscylacje. Celem jego artykułu było zasugerowanie, że układ dwóch gatunków biologicznych może nawet oscylować w sposób trwały. Jako przykład podał populację roślinożerców żywiących się roślinami. W analogii do równań stosowanych w kinetyce chemicznej, niech $x(t)$ będzie całkowitą masą roślin, a $y(t)$ całkowitą masą roślinożerców w czasie t . Lotka użył jako modelu następującego układu równań różniczkowych

$$\frac{dx}{dt} = ax - bxy, \quad (13.1)$$

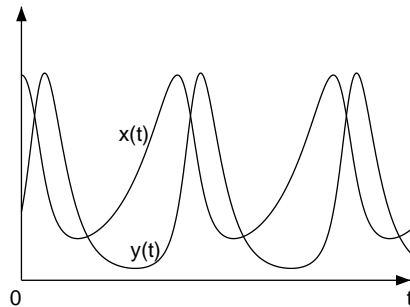
$$\frac{dy}{dt} = -cy + dxy, \quad (13.2)$$

gdzie wszystkie parametry a , b , c i d są dodatnie. Parametr a jest tempem wzrostu roślin, gdy nie ma roślinożerców, natomiast c jest tempem spadku populacji roślinożerców, gdy nie ma roślin. Wyrażenia $-bxy$ i dxy wyrażają, że im więcej jest zwierząt i roślin, tym większy jest transfer masy od roślin w kierunku zwierząt (transfer obejmuje pewną utratę masy, więc $d \leq b$). Ustawiając $dx/dt = 0$ i $dy/dt = 0$, Lotka zauważył, że istnieją dwa stany ustalone:

- $(x = 0, y = 0)$, populacja roślinożerców wyginęła i nie ma już roślin;
- $(x = c/d, y = a/b)$, współistnieją zwierzęta roślinożerne i rośliny.

Stwierdził też bez dowodu, że jeśli w czasie $t = 0$, $(x(0), y(0))$ nie jest jednym z tych dwóch stanów stacjonarnych, to funkcje $x(t)$ i $y(t)$ oscylują okresowo: istnieje taka liczba $T > 0$, że $x(t + T) = x(t)$ i $y(t + T) = y(t)$ dla wszystkich $t > 0$ (rysunek 13.1)¹. Jeśli na przykład roślinność jest bardzo obfita, to populacja roślinożerców wzrośnie, powodując spadek całkowitej masy roślin. Gdy masa ta stanie się niewystarczająca do wyżywienia roślinożerców, niektóre zwierzęta zginą z głodu, a całkowita masa roślin zacznie ponownie rosnąć, aż osiągnie poziom równy wartości początkowej. Zjawisko będzie się powtarzać.

Rysunek 13.1: Oscylacje całkowitej masy roślin $x(t)$ i całkowitej masy roślinożerców $y(t)$ jako funkcja czasu.



Lotka zbadał ten model nieco dokładniej w drugim artykule, opublikowanym w 1920 roku, zatytułowanym *Thumione oscylacje wyprowadzone z prawa działania masy*. Wyjaśnił, dlaczego układ może oscylować w sposób periodyczny. Wynika to z faktu, że punkt $(x(t), y(t))$ musi pozostawać na zamkniętej trajektorii w płaszczyźnie, w której x leży na osi poziomej, a y na pionowej; dokładniej w czworokącie, w którym $x \geq 0$ i $y \geq 0$ (rysunek 13.2).

Rzeczywiście, dzieląc równanie (13.1) przez równanie (13.2), otrzymujemy po pewnej zmianie kolejności

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

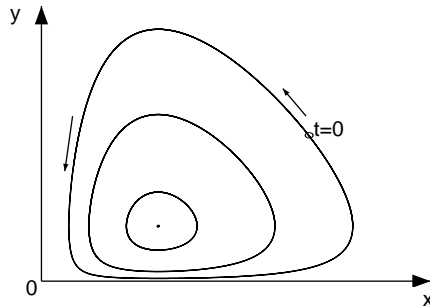
Po scałkowaniu mamy

$$dx(t) - c \log x(t) = -by(t) + a \log y(t) + K,$$

¹Okres T zależy od warunków początkowych, ale Lotka uświadomił sobie ten fakt dopiero w 1925 roku.

gdzie K jest stałą, która zależy tylko od warunku początkowego. Stąd punkt $(x(t), y(t))$ pozostaje na krzywej $dx - c \log x = -by + a \log y + K$, która tak się składa, że jest krzywą zamkniętą (rysunek 13.2).

Rysunek 13.2: Wykres z całkowitą masą roślin $x(t)$ na osi poziomej i całkowitą masą roślinożerców $y(t)$ na osi pionowej. Trzy zamknięte krzywe wokół stanu stacjonarnego odpowiadają różnym warunkom początkowym.



Trajektoria $(x(t), y(t))$ obraca się wokół stanu stacjonarnego $(c/d, a/b)$ przeciwnie do ruchu wskazówek zegara, co można łatwo zauważyć badając znak dx/dt i dy/dt . W pobliżu stanu stacjonarnego układ wykazuje niewielkie oscylacje o okresie równym $2\pi/\sqrt{ac}$.

W istocie, podstawiamy $x = \frac{c}{d} + x^*$ i $y = \frac{a}{b} + y^*$, gdzie $|x^*| \ll \frac{c}{d}$, a $|y^*| \ll \frac{a}{b}$. Wtedy

$$\begin{aligned}\frac{dx^*}{dt} &= -by^* \left(\frac{c}{d} + x^* \right) \approx -\frac{bc}{d} y^*, \\ \frac{dy^*}{dt} &= dx^* \left(\frac{a}{b} + y^* \right) \approx \frac{ad}{b} x^*.\end{aligned}$$

Z tych dwóch równań otrzymujemy

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

Równania te są takie same jak dla oscylacji wahadła matematycznego w fizyce. Okres wynosi $2\pi/\sqrt{ac}$.

Raymond Pearl, który przekazał pierwszy artykuł z 1920 roku do *Proceedings of the National Academy of Sciences*, pomógł Lotce uzyskać dwuletnie stypendium Uniwersytetu Johnsa Hopkinsa na napisanie książki zatytułowanej *Elementy biologii fizycznej*. Książka ta ukazała się w 1925 roku.

W rozdziale podsumowującym pracę z 1920 roku wspomniano również, że układy dwóch gatunków, jednego gatunku żywiciela i jednego gatunku pasożyta lub jednej ofiary i jednego gatunku drapieżnika, mogą być opisane tym samym modelem (13.1)–(13.2). Niestety książka Lotki nie cieszyła się zbyt dużą popularnością, kiedy została opublikowana. Jednakże, słynny matematyk Volterra niezależnie odkrył ten sam model wkrótce potem podczas badania problemu rybołówstwa.

Vito Volterra urodził się w żydowskim getcie w Anconie w 1860 roku, na krótko przed zjednoczeniem Włoch, kiedy miasto należało jeszcze do państw papieskich. Był osieroconym dzieckiem. Jego ojciec, handlarz suknem, zmarł, gdy Vito miał dwa lata i pozostawił rodzinę bez pieniędzy. Jako dobry uczeń szkoły średniej, mimo ubóstwa, Volterra kontynuował studia, najpierw na Uniwersytecie Florenckim, a później w *Scuola Normale Superiore* w Pizie. W 1882 r. uzyskał doktorat z fizyki, a w następnym roku został profesorem mechaniki na uniwersytecie w Pizie. W 1892 r. związał się z Uniwersytetem w Turynie, a w 1900 r. objął katedrę fizyki matematycznej na Uniwersytecie *La Sapienza* w Rzymie. W 1905 r. został senatorem. Wiele z wykładów, które wygłosił w Rzymie lub na zagranicznych uniwersytetach, zostało opublikowanych w formie książkowej: *Trzy wykłady na temat ostatnich postępów w fizyce matematycznej* (Uniwersytet Clark, 1909), *Wykłady o równaniach całkowitych i całkowito-różniczkowych* (Rzym, 1910), *Wykłady na temat funkcji liniowych* (Paryż, 1912), *Teoria funkcji permutowalnych* (Princeton, 1912). W czasie I wojny światowej służył jako oficer armii włoskiej i kierował biurem wynalazków wojennych. Po wojnie aktywnie uczestniczył w tworzeniu Włoskiej Unii Matematycznej (1922) i Włoskiej Narodowej Rady Badań Naukowych (1923), zostając jej pierwszym przewodniczącym. Został także przewodniczącym Międzynarodowej Komisji Badań Naukowych Morza Śródziemnego (1923) i przewodniczącym Accademia dei Lincei (1924). W 1924 r. ukazała się kolejna monografia, napisana we współpracy z J. Pérèsem, *Wykłady na temat funkcji złożonych i permutowalnych*.

W 1925 roku, w wieku 65 lat, Volterra zainteresował się badaniami zoologa Umberto D’Ancona, który później został jego zięciem, na temat proporcji ryb chrzęstnoszkieletowych (takich jak rekiny i płaszczyki) pozyskiwanych w rybołówstwie w latach 1905-1923 w trzech portach Morza Adriatyckiego: Trieście, Fiume² i Wenecji. D’Ancona zauważył, że udział tych ryb wzrósł podczas I wojny światowej, kiedy to zmniejszono połowy (tabela 13.1).

Ponieważ ryby chrzęstnoszkieletowe są drapieżnikami mniejszych ryb, wydawało się, że zmniejszenie połowów faworyzuje gatunki drapieżne. Volterra, który nie znał prac Lotki, wyjaśnił tę obserwację za pomocą tego sa-

²Teraz Rijeka w Chorwacji.

Rysunek 13.3: Volterra (1860–1940), otrzymując w 1900 r. tytuł doktora honoris causa Uniwersytetu Cambridge.



Tablica 13.1: Odsetek ryb chrzęstnoszkieletowych w łowiskach Triestu, Fiume i Wenecji przed, w trakcie i po I wojnie światowej.

rok	1910	1911	1912	1913	1914	1915	1916
Triest	5,7	8,8	9,5	15,7	14,6	7,6	16,2
Fiume	-	-	-	-	11,9	21,4	22,1
Wenecja	21,8	-	-	-	-	-	-
rok	1917	1918	1919	1920	1921	1922	1923
Triest	15,4	-	19,9	15,8	13,3	10,7	10,2
Fiume	21,2	36,4	27,3	16,0	15,9	14,8	10,7
Wenecja	-	-	30,9	25,3	25,9	25,8	26,6

meo modelu

$$\frac{dx}{dt} = ax - bxy, \quad \frac{dy}{dt} = -cy + dxy,$$

gdzie $x(t)$ oznacza liczbę ofiar, a $y(t)$ liczbę drapieżników. Zauważył on, podobnie jak Lotka, że układ ten może oscylować w sposób okresowy z okresem T , który zależy od warunku początkowego (x_0, y_0) . Zauważył też, że

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

Całkując po okresie T (tak, że $x(0) = x(T)$ i $y(0) = y(T)$), otrzymał

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

Zatem średnia w jednym okresie zarówno liczby ofiar, jak i liczby drapieżników jest niezależna od warunków początkowych. Ponadto, jeśli połowy maleją, to tempo wzrostu a ofiar rośnie, natomiast tempo wymierania c drapieżników maleje. Dlatego średnia z $x(t)$ maleje, a średnia z $y(t)$ rośnie: udział drapieżników wzrasta. Jest to dokładnie to, co zaobserwowano dla statystyk rybołówstwa z Morza Adriatyckiego.

Volterra opublikował swój artykuł po raz pierwszy po włosku w 1926 roku. Angielskie streszczenie ukazało się kilka miesięcy później w *Nature*. Lotka poinformował Volterrę i innych naukowców o pierwszeństwie swoich badań przed modelem drapieżnik-ofiara. Jednak jego artykuł z 1920 roku i książka z 1925 roku nie zawsze były cytowane. Lotka pracował już wtedy dla firmy ubezpieczeniowej, więc jego praca koncentrowała się na demografii ludzkiej. Volterra kontynuował pracę nad wariantami systemu drapieżnik-ofiara przez dekadę. W latach 1928-1929 wygłosił serię wykładów w nowo utworzonym Instytucie Henri Poincarégo w Paryżu. Notatki z tych wykładów zostały opublikowane w 1931 roku pod tytułem *Wykłady na temat matematycznej teorii walki o życie*. W 1935 roku Volterra opublikował we współpracy z Umberto D'Anconą kolejną książkę *Towarzystwa biologiczne z matematycznego punktu widzenia*.

Chociaż model drapieżnik-ofiara wydaje się poprawnie wyjaśniać dane dotyczące rybołówstwa, debata dotycząca realizmu uproszczonych modeli w ekologii dopiero się rozpoczynała i nadal jest przedmiotem sporów naukowych. Obecnie model drapieżnik-ofiara znany jest również jako model Lotki-Volterry i jest jednym z najczęściej cytowanych w ekologii.

W 1931 r. Volterra odmówił posłuszeństwa Mussoliniemu. Stracił profesurę na uniwersytecie w Rzymie i został wykluczony z włoskich akademii naukowych, których był jednym z najbardziej znanych członków. Odtąd

przebywał głównie poza granicami Włoch, podróżując po Europie i wygłaszając wykłady. Opublikował wraz z J. Pérèsem pierwszy tom *Ogólnej teorii funkcji* (1936) oraz książkę z B. Hostinskim o *Nieskończenie wiele operacji liniowych* (1938). Zmarł w Rzymie w 1940 roku.

Literatura uzupełniająca

1. Goodstein, J.R.: *The Volterra Chronicles, The Life and Times of an Extraordinary Mathematician 1860-1940*. 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*. Williams & Wilkins, 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, Accademia nazionale dei Lincei, 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. University of Chicago Press (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)

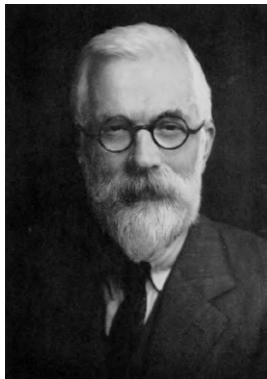
Rozdział 14

Fisher i dobór naturalny (1922)

W 1922 roku brytyjski biolog matematyczny Ronald Fisher opublikował bardzo wpływowy artykuł na temat genetyki populacyjnej. W tym rozdziale rozpatrujemy tylko jedną część artykułu, która skupia się na wariancie modelu Hardy'ego–Weinberga uwzględniającym dobór naturalny. Fisher wykazał, że jeśli heterozygota jest faworyzowana, to oba allele mogą współistnieć. Jeśli jedna z dwóch homozygot jest faworyzowana, wtedy drugi allel zanika. Podstawowym problemem jest wyjaśnienie, dlaczego niektóre geny mogą mieć kilka alleli.

Ronald Aylmer Fisher urodził się w Londynie w 1890 roku, jako ostatnie z sześciorga dzieci. Jego ojciec był licytатorem, ale później ogłosił bankructwo. Fisher studiował matematykę i fizykę w *Gonville and Caius College* na Uniwersytecie Cambridge w latach 1909-1913. W tym czasie genetyka szybko się rozwijała. Od 1911 r. Fisher uczestniczył w spotkaniach Towarzystwa Eugenicznego zainicjowanego przez Galtona. Zaczął koncentrować się na problemach statystycznych związanych z pracami Galtona i Mendla. Po ukończeniu studiów uniwersyteckich spędził jedno lato pracując na farmie w Kanadzie, a następnie zatrudnił się w *Mercantile and General Investment Company* w londyńskim City. Z powodu skrajnej krótkowzroczności nie mógł wziąć udziału w I wojnie światowej, mimo że zgłosił się na ochotnika. Lata te spędził na nauczaniu w szkołach średnich. W wolnych chwilach zajmował się gospodarstwem rolnym i kontynuował badania naukowe. Uzyskał nowe ważne wyniki wiążące współczynniki korelacji z genetyką mendlowską. W 1919 r. rozpoczął pracę jako statystyk w *Rothamsted Experimental Station*, która koncentrowała się na rolnictwie.

W 1922 roku Fisher opublikował artykuł zatytułowany *O współczynniku dominacji*. Wśród kilku innych ważnych nowych idei, artykuł ten rozważał model matematyczny łączący prawa Mendla i ideę doboru naturalnego ważną w teorii ewolucji Darwina. Fisher rozważał tę samą sytuację co Hardy z dwoma allelami A i a i z hipotezą losowego kojarzenia. Założył jednak, że osobniki o genotypach AA , Aa i aa mają różną śmiertelność przed osiągnięciem dorosłości, naśladując w ten sposób dobór naturalny. Ustalając p_n , $2q_n$ i r_n jako częstości występowania trzech genotypów wśród dorosłych osobników w pokoleniu n , istnieją odpowiednio $(p_n + q_n)^2$, $2(p_n + q_n)(q_n + r_n)$



Rysunek 14.1:
Fisher (1890–1962)

i $(q_n + r_n)^2$ noworodki w pokoleniu $n + 1$ posiadające te genotypy. Niech u , v i w będą odpowiednimi prawdopodobieństwami przeżycia od urodzenia do dorosłości. Wtedy częstości genotypów wśród dorosłych osobników w pokoleniu $n + 1$ wynoszą p_{n+1} , $2q_{n+1}$ i r_{n+1} z

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

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

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

gdzie dla wygody oznaczamy

$$d_n = u(p_n + q_n)^2 + 2v(p_n + q_n)(q_n + r_n) + w(q_n + r_n)^2.$$

Pamiętając, że $p_n + 2q_n + r_n = 1$, widzimy, że gdy $u = v = w$ (czyli gdy nie ma selekcji naturalnej), układ (14.1)-(14.3) redukuje się do układu (11.1)-(11.3) rozważanego przez Hardy'ego.

Niech $x_n = p_n + q_n$ będzie częstością występowania allelu A wśród dorosłych osobników w pokoleniu n . Wówczas $q_n + r_n = 1 - x_n$ jest częstością allelu a . Dodając (14.1) i (14.2) otrzymujemy

$$x_{n+1} = \frac{ux_n^2 + vx_n(1 - x_n)}{ux_n^2 + 2vx_n(1 - x_n) + w(1 - x_n)^2}.$$

Równanie to można zapisać w postaci

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

Zawsze istnieją co najmniej dwa stany stacjonarne, w których częstość x_n pozostaje stała przez pokolenia: $x = 0$ (populacja składa się w całości z homozygotycznych aa) i $x = 1$ (populacja składa się w całości z homozygotycznych AA).

Korzystając z równania (14.4), można pokazać, że jeśli homozygotyczny AA ma większe szanse na przeżycie niż dwa pozostałe genotypy ($u > v$ i $u > w$), to allel a będzie stopniowo znikał z populacji. Przypadek ten nie powinien być zbyt częsty w przyrodzie, skoro wiemy, że oba allele współistnieją. Jeśli jednak heterozygotyczne Aa ma przewagę selektywną nad homozygotycznymi AA i aa ($v > u$ i $v > w$), to trzy genotypy mogą współistnieć w populacji. Jest to najczęstszy przypadek i może on tłumaczyć „siłę witalną” mieszańców zauważany przez rolników.

Rzeczywiście, stan stacjonarny $x = 1$ jest stabilny, gdy $u > v$, ponieważ $x_{n+1} - x_n \approx (1 - x_n)(u - v)/u$ gdy x_n jest bliskie 1. Populacja dąży do tego stanu stacjonarnego. Stan stacjonarny $x = 1$ jest niestabilny, gdy $u < v$, w którym to przypadku istnieje trzeci stan stacjonarny

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

z $0 < x^* < 1$. Co więcej, możemy sprawdzić, że jest on stabilny. Stan stacjonarny x^* odpowiada mieszaninie pomiędzy trzema genotypami.

Stąd łącząc po prostu prawa Mendla i hipotezę doboru naturalnego (tu różne prawdopodobieństwa przeżycia dla trzech genotypów), możemy wyjaśnić dwie sytuacje współistnienia lub zaniku genotypów. Po Fisherze model ten został rozwinięty również przez J. B. S. Haldane'a (patrz rozdział 17) oraz przez Sewalla Wrighta (patrz rozdział 19).

W oczekiwaniu na rozdział 20, zauważmy, że jeśli A jest całkowicie dominujący i homozygotyczny aa jest upośledzony w porównaniu do dwóch innych genotypów, liczby $u : v : w$ są w stosunku $1 : 1 : 1 - \varepsilon$, to równanie (14.4) ma postać

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

jeśli $\varepsilon \ll 1$. Jeśli przeżywalność heterozygotycznego Aa jest pośrodku między tymi dwoma homozygotycznymi, wtedy liczby $u : v : w$ są w stosunku $1 : 1 - \varepsilon/2 : 1 - \varepsilon$ i

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

jeśli $\varepsilon \ll 1$.

Rothamsted Fisher analizował długoterminowe dane dotyczące plonów i meteorologii. Wniósł również wielki wkład w metodologię statystyczną. W 1925 r. opublikował książkę *Metody statystyczne dla pracowników naukowych*, która odniosła wielki sukces i była wielokrotnie wznawiana. W 1929 r. został członkiem *Royal Society*. W 1930 r. Fisher opublikował książkę *Genetyczna teoria doboru naturalnego*, kamień milowy w historii genetyki populacyjnej. W 1933 r. został profesorem eugeniki w *University College* w Londynie, zastępując Karla Pearsona w Laboratorium Galtona. W 1943 r. przeniósł się na katedrę genetyki na Uniwersytecie Cambridge, tym razem zastępując R. C. Punnetta (patrz rozdział: 11). Opublikował również kilka książek: *Projektowanie eksperymentów* (1935), *Teoria chowu wsobnego* (1949) oraz *Metody statystyczne i wnioskowanie naukowe* (1956). Pasowany na rycerza w 1952 roku, po przejściu na emeryturę w 1959 roku osiadł w Australii i zmarł w Adelajdzie w 1962 roku. Do innej części jego twórczości wrócimy w rozdziale 20.

Literatura uzupełniająca

1. Fisher Box, J.: R.A. Fisher, *The Life of a Scientist*. John Wiley & Sons, New York (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)

Rozdział 15

Yule i ewolucja (1924)

W 1924 roku brytyjski statystyk Yule badał model ewolucji, w którym gatunki mogą produkować nowe gatunki przez małe mutacje, a rodzaje mogą produkować nowe rodzaje przez duże mutacje. Jego celem było wyjaśnienie rozkładu liczby gatunków w obrębie rodzajów, gdzie większość rodzajów zawiera tylko jeden gatunek, a kilka rodzajów zawiera dużą liczbę gatunków. Stochastyczny „proces urodzin” wprowadzony przez Yule’a w jego modelu jest nadal podstawowym narzędziem w badaniach drzew filogenetycznych i w wielu innych dziedzinach.

George Udny Yule urodził się w Szkocji w 1871 r. Jego ojciec zajmował wysokie stanowisko w brytyjskiej administracji w Indiach. W wieku 16 lat Yule rozpoczął studia w *University College* w Londynie, by zostać inżynierem. W 1892 r. zmienił kierunek i przez rok prowadził badania w Bonn pod kierunkiem fizyka Heinricha Hertza, który kilka lat wcześniej wykazał istnienie fal elektromagnetycznych. Gdy Yule wrócił do Anglii, Karl Pearson zaproponował mu stanowisko asystenta profesora matematyki stosowanej w *University College*. Yule, podążając za Pearsonem, zaczął koncentrować się na statystyce. W 1911 r. opublikował *Wstęp do teorii statystyki*, który był 14 razy wznawiany. W następnym roku przeniósł się na Uniwersytet Cambridge. Jego praca badawcza dotyczyła teoretycznych aspektów statystyki, ale także zastosowań w rolnictwie i epidemiologii. W 1922 r. został członkiem *Royal Society*.

W 1924 roku Yule opublikował artykuł zatytułowany *Matematyczna teoria ewolucji oparta na wnioskach dr J. C. Willisa*. Willis był kolegą z *Royal Society*, który w 1922 roku opublikował książkę zatytułowaną *Wiek i obszar, badanie rozmieszczenia geograficznego i pochodzenia gatunków*. Badał on rozmieszczenie gatunków wśród różnych rodzajów w klasyfikacji roślin i zwierząt. Z danych, które zebrał, wynikało, że większość rodzajów zawierała tylko jeden gatunek, że coraz mniej rodzajów zawierało większą liczbę gatunków i że nadal istniało kilka rodzajów zawierających dużą liczbę gatunków. Tabela 15.1 przedstawia dane dla węży, jaszczurek i dwóch rodzin chrząszczy (*Chrysomelidae* i *Cerambycinae*).

Znane wówczas 1580 gatunków jaszczurek zostało sklasyfikowanych w 259 rodzajach, z których 105 zawierało tylko jeden gatunek, 44 tylko dwa



Rysunek 15.1:
Yule (1871-1951)

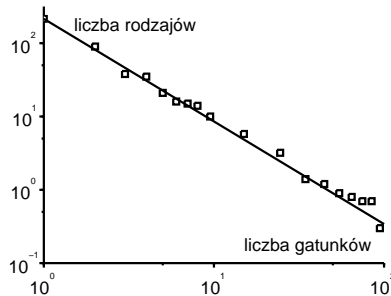
Tablica 15.1: Dane opracowane przez Willisa.

Liczba gatunków	Liczba rodzajów			
	<i>Chrysomelidae</i>	<i>Cerambycinae</i>	Węże	Jaszczurki
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
ogółem	627	1024	293	259

gatunki, 23 tylko trzy gatunki itd. oraz dwa rodzaje zawierające ponad sto gatunków. Dla innych rodzin zwierząt i roślin rozkład rodzajów w zależności od liczby zawartych w nich gatunków miał bardzo podobny kształt.

Yule zasugerował, że Willis powinien spróbować przedstawić swoje dane na wykresie w skali logarytmicznej. Dało to uderzający wynik (rysunek 15.2): logarytm liczby Q_n rodzajów zawierających n gatunków maleje mniej więcej liniowo z $\log(n)$. Innymi słowy, istnieją takie stałe $\alpha > 0$ i $\beta > 0$, że $Q_n \approx \alpha n^{-\beta}$: rozkład jest zgodny z „prawem siły”. W swoim artykule z 1924 roku Yule szukał matematycznego modelu ewolucji, który mógłby wyjaśnić taki rozkład statystyczny.

Rysunek 15.2: Liczba rodzajów jako funkcja liczby zawartych w nich gatunków, w skali logarytmicznej. Dane dla Chrysomelidae. Aby wygładzić fluktuacje, gdy n (liczba gatunków) jest duża, rodzaje liczone dla zakresów wartości n , jak w tabeli 15.1. Średnia liczba rodzajów dla pojedynczej wartości n może więc być mniejsza niż 1.



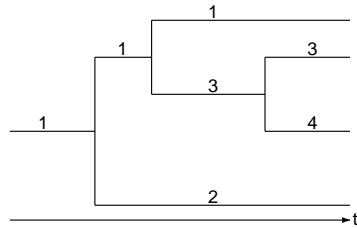
W tym celu wyobraził sobie najpierw model stochastyczny¹ z czasem ciągłym dla wzrostu liczby gatunków w obrębie jednego rodzaju (rysunek 15.3). Zaczynając z jednym gatunkiem w czasie $t = 0$, założył, że prawdopodobieństwo, że gatunek urodzi przez mutację nowy gatunek tego samego rodzaju w „małym” przedziale czasu dt (w skali czasowej ewolucji) jest równe $r dt$ z $r > 0$.

Niech $p_n(t)$ będzie prawdopodobieństwem, że istnieje n gatunków w czasie t (n jest liczbą całkowitą, ale t jest liczbą rzeczywistą). Aby obliczyć $p_n(t + dt)$, Yule rozważał kilka przypadków:

- jeśli istnieje $n - 1$ gatunków w czasie t , to każdy gatunek ma prawdopodobieństwo $r dt$ wygenerowania jednego nowego gatunku między t a $t + dt$; w granicy $dt \rightarrow 0$, będzie n gatunków w czasie $t + dt$ z prawdopodobieństwem $(n - 1) r dt$;
- jeśli jest n gatunków w czasie t , to będzie $n + 1$ gatunków w czasie $t + dt$ z prawdopodobieństwem $n r dt$.

¹McKendrick (patrz rozdział 16) zaczął już badać takie modele w dynamice populacji w pracy opublikowanej w 1914 roku.

Rysunek 15.3: Symulacja ewolucji liczby gatunków w obrębie jednego rodzaju. Gatunek 1 generuje gatunki 2 i 3. Gatunek 3 generuje gatunek 4.



Zatem $p_n(t)$ jest określone przez następujący układ równań różniczkowych

$$\frac{dp_1}{dt} = -r p_1, \quad (15.1)$$

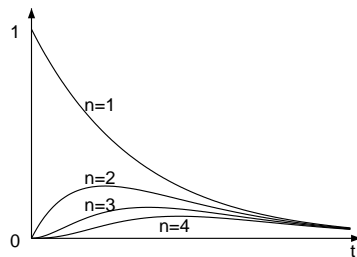
$$\frac{dp_n}{dt} = (n-1) r p_{n-1} - n r p_n \quad (15.2)$$

dla wszystkich $n \geq 2$. Z pierwszego równania otrzymujemy $p_1(t) = e^{-rt}$, ponieważ $p_1(0) = 1$. Można pokazać, że rozwiązaniem drugiego równania, które spełnia warunek początkowy $p_n(0) = 0$ jest

$$p_n(t) = e^{-rt} (1 - e^{-rt})^{n-1} \quad (15.3)$$

dla wszystkich $n \geq 2$ (rysunek 15.4). Zatem w pewnym ustalonym czasie t , rozkład prawdopodobieństw $(p_n(t))_{n \geq 1}$ jest „geometryczny” ze stosunkiem między dwoma kolejnymi członami równym $1 - e^{-rt}$.

Rysunek 15.4: Prawdopodobieństwo $p_n(t)$, że istnieje n gatunków tego samego rodzaju w czasie t , jeśli $1 \leq n \leq 4$.



Rzeczywiście, najpierw zauważamy, że równanie (15.2) jest równoważne

$$\frac{d}{dt} [p_n e^{nrt}] = (n-1) r p_{n-1} e^{nrt}, \quad (15.4)$$

z których możemy obliczyć kolejno $p_2(t)$, $p_3(t)$ Otrzymujemy $p_2(t) = e^{-rt}(1 - e^{-rt})$, oraz $p_3(t) = e^{-rt}(1 - e^{-rt})^2$, co sugeruje wzór (15.3) na rozwiązanie ogólne. Można w końcu sprawdzić, że wzór ten jest rozwiązaniem równania (15.4).

Yule wydedukował również ze wzoru (15.3), że oczekiwana liczba gatunków rośnie wykładniczo z czasem: $\sum_{n=1}^{+\infty} n p_n(t) = e^{rt}$.

Rzeczywiście, najpierw zauważamy, że dla wszystkich $|x| < 1$,

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

Więc

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

W szczególności, jeśli T jest czasem podwojenia zdefiniowanym przez $e^{rT} = 2$, to rozkład prawdopodobieństwa $(p_n(t))_{n \geq 1}$ liczby gatunków w czasie $t = T$ jest geometryczny ze stosunkiem $1/2$: $\frac{1}{2}, \frac{1}{4}, \frac{1}{8}, \frac{1}{16} \dots$ W czasie $t = kT$, jest ona geometryczna ze stosunkiem $1 - 1/2^k$ i $p_1(kT) = 1/2^k$.

Następnie Yule rozważał, równoległe do wzrostu liczby gatunków należących do tego samego rodzaju, podobny proces spowodowany większymi mutacjami prowadzącymi do powstania nowych rodzajów. Niech $s dt$ będzie prawdopodobieństwem, że istniejący rodzaj wygeneruje nowy rodzaj w małym przedziale czasowym dt . Tak jak poprzednio, zakładając, że w czasie $t = 0$ istnieje tylko jeden rodzaj, oczekiwana liczba rodzajów w czasie t wynosi e^{st} . Średnia liczba rodzajów stworzonych na jednostkę czasu w czasie t jest pochodną $s e^{st}$. W granicy², gdzie $t \rightarrow +\infty$, średnia liczba rodzajów, które w czasie t istniały między x a $x + dx$ jednostek czasu wynosi wtedy $s e^{s(t-x)} dx$. Prawdopodobieństwo, że w czasie t losowo wybrany rodzaj istniał między jednostkami czasu x i $x + dx$ wynosi $s e^{-sx} dx$.

²Yule rozważał również przypadek, w którym nie zakłada się, że t jest bardzo duże w porównaniu z czasem podwojenia e^{st} . Obliczenia są nieco bardziej skomplikowane, ale ostateczne wyniki nie różnią się zbytnio.

Jeśli rodzaj wybrany losowo w czasie t istniał od x do $x + dx$ jednostek czasu, to prawdopodobieństwo, że ten rodzaj zawiera n gatunków jest, zgodnie ze wzorem (15.3), równe $e^{-rx}(1 - e^{-rx})^{n-1}$ dla wszystkich $n \geq 1$. Zatem prawdopodobieństwo q_n , że rodzaj losowo wybrany w czasie t będzie zawierał n gatunków wynosi

$$q_n = \int_0^{+\infty} s e^{-sx} e^{-rx} (1 - e^{-rx})^{n-1} dx.$$

Oznaczamy $u = r/s$. Proste obliczenie pokazuje, że $q_1 = 1/(1+u)$ oraz że

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

dla wszystkich $n \geq 2$.

Rzeczywiście, mamy $(1 - e^{-rx})^{n-1} = (1 - e^{-rx})^{n-2} (1 - e^{-rx})$. Więc

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

Całkując przez części, otrzymujemy

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

Wzór (15.5) pokazuje, że ciąg prawdopodobieństw $(q_n)_{n \geq 1}$ jest malejący. Tak więc maksimum jest osiągnięte dla $n = 1$: większość rodzajów zawiera tylko jeden gatunek. To jest dokładnie to, co pokazywały dane. Co więcej, spadek q_n w kierunku 0, gdy n dąży do nieskończoności, jest stosunkowo wolny, ponieważ $q_n/q_{n-1} \rightarrow 1$. Może to wyjaśniać, dlaczego niektóre rodzaje zawierają dużą liczbę gatunków. Dokładniej, Yule pokazał, że $\log q_n$ maleje liniowo z $\log(n)$.

Wprowadźmy funkcję Gamma Eulera $\Gamma(z) = \int_0^{+\infty} t^{z-1} e^{-t} dt$. Wówczas $\Gamma(n+1) = n! = n \times (n-1) \times \cdots \times 2 \times 1$, gdy n jest liczbą całkowitą i $\Gamma(z+1) = z\Gamma(z)$. Zatem (15.5) przyjmuje postać

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

Przybliżenie Stirlinga daje jednak $\log \Gamma(n) \approx n \log n - n - \frac{1}{2} \log n + C$, gdzie C jest stałą. Podobnie, $\log \Gamma(n+1+\frac{1}{u}) \approx n \log n - n + (\frac{1}{u} +$

$$\frac{1}{2}) \log n + C. \text{ Wreszcie } \log q_n \approx -(1 + \frac{1}{u}) \log n + C'.$$

Rozważmy na przykład przypadek jaszczurek. Parametr u można oszacować na podstawie proporcji $q_1 = 1/(1+u)$ rodzajów, które zawierają tylko jeden gatunek. Zgodnie z tabelą 15.1, mamy $q_1 = 105/259$, więc $u \approx 1,467$. Możemy więc obliczyć teoretyczne prawdopodobieństwo q_n i oczekiwaną liczbę Q_n rodzajów zawierających n gatunków, mnożąc q_n przez całkowitą liczbę gatunków, która wynosi 259 (Tabela 15.2). Yule zauważył, że zgodność między obserwacjami a obliczeniami jest stosunkowo dobra³, biorąc pod uwagę prostotę modelu, który nie uwzględnia np. kataklizmów, przez które przechodziły gatunki w ciągu milionów lat ewolucji.

Tablica 15.2: Porównanie danych i teorii w przypadku jaszczurek (1 580 gatunków sklasyfikowanych w 259 rodzajach).

Liczba gatunków w rodzaju	Obserwowana liczba rodzajów	Obliczona liczba rodzajów
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
ogółem	259	259

Po 1931 roku Yule przeszedł na stopniową emeryturę z Uniwersytetu

³Dla liczby rodzajów zawierających ponad 100 gatunków, Yule uzyskał lepsze dopasowanie niż w tabeli 15.2, uznając, że t nie było duże w porównaniu z czasem podwojenia e^{st} .

Cambridge. Zainteresował się statystycznym rozkładem długości zdań w celu identyfikacji autorów książek. Zastosował to w szczególności do książki wydanej przez Johna Graunta (patrz rozdział 2), ale prawdopodobnie zainspirował go William Petty. W 1944 roku opublikował książkę *Statystyczne badanie słownictwa literackiego*. Zmarł w 1951 roku.

Obecnie model Yule'a jest nadal używany do analizy „drzew filogenetycznych” (drzew genealogicznych gatunków). Drzewa te, podobne do tego na rysunku 15.3, są lepiej znane dzięki nowym danym pochodzącym z biologii molekularnej. Ale zastosowania procesu stochastycznego określonego równaniami (15.1)-(15.2) nie ograniczają się do teorii ewolucji. Proces ten jest elementem składowym wielu modeli dynamiki populacji, od poziomu mikroskopowego (do modelowania np. kolonii bakterii) do poziomu makroskopowego (do modelowania początku epidemii). Nazywa się go „czystym procesem urodzin” lub „procesem Yule'a”. Prosty wariant zawiera prawdopodobieństwo mdt śmierci w dowolnie małym przedziale czasowym dt : oczekiwana wielkość populacji w czasie t dla tego „procesu urodzin i śmierci” jest wtedy $e^{(r-m)t}$. Jeśli chodzi o rozkład prawdopodobieństwa (15.5), jest on czasem nazywany rozkładem Yule'a. Rozkłady o ogonach spełniających prawa potęgowe przyciągają wiele uwagi w różnych dziedzinach nauki. Jednym z przykładów jest badanie epidemii w sieciach losowych o rozkładzie stopni zgodnym z prawem potęgowym.

Literatura uzupełniająca

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, New York (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

Rozdział 16

McKendrick i Kermack w sprawie modelowania epidemii (1926–1927)

W 1926 roku McKendrick badał stochastyczny model epidemii i znalazł metodę obliczania prawdopodobieństwa osiągnięcia przez epidemię określonej wielkości końcowej. Odkrył również równanie różniczkowe cząstkowe opisujące populację ze strukturą wiekową i z czasem ciągłym. W 1927 roku Kermack i McKendrick badali deterministyczny model epidemii i otrzymali równanie na ostateczny rozmiar epidemii, które opisuje pewien próg gęstości populacji. Duże epidemie mogą wystąpić powyżej, ale nie poniżej tego progu. Prace te są nadal bardzo często wykorzystywane we współczesnej epidemiologii.

Anderson Gray McKendrick urodził się w 1876 roku w Edynburgu, jako ostatnie z pięciorga dzieci. Studiował medycynę na Uniwersytecie w Glasgow, gdzie jego ojciec był profesorem fizjologii. W 1900 roku wstąpił do Indyjskiej Służby Medycznej. Przed wyjazdem do Indii towarzyszył Ronaldowi Rossowi w misji zwalczania malarii w Sierra Leone. Następnie przez 18 miesięcy służył w armii w Sudanie. Po przyjeździe do Indii został mianowany lekarzem w więzieniu w Bengalu, gdzie próbował zwalczać czerwonkę. W 1905 r. dołączył do nowego Centralnego Instytutu Badań Medycznych w Kasauli (północ Indii). Pracował nad wścieklizną, ale studiował też matematykę. W 1920 roku, zarażony chorobą tropikalną, powrócił do Edynburga i został kuratorem Laboratorium *Royal College of Physicians*.

W 1926 roku McKendrick opublikował artykuł na temat *Zastosowań matematyki do problemów medycznych*, który zawierał kilka nowych pomysłów. Wprowadził on w szczególności matematyczny model epidemii z czasem ciągłym, który uwzględniał stochastyczny aspekt infekcji i zdrowienia.

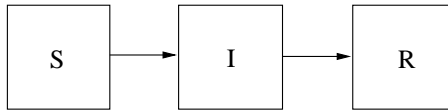
Rozważmy populację o rozmiarze N z początkowo tylko jedną zarażoną osobą. Ludzie mogą kolejno przechodzić przez trzy stany: stan podatności S , stan zakażenia I i stan wyzdrowienia R (rysunek 16.2)¹.

Niech $p_{i,r}(t)$ będzie prawdopodobieństwem, że populacja zawiera w czasie t dokładnie i ludzi w stanie I i r ludzi w stanie R , gdzie i i r są takimi

¹Model Daniela Bernoulliego (patrz rozdział 4) obejmował stany S i R , ale nie I , przy czym czas trwania infekcji był znacznie krótszy niż średnia długość życia.



Rysunek 16.1: McKendrick (1876–1943) i Kermack (1898-1970)



Rysunek 16.2: Możliwe stany: podatny (S), zakażony (I), wyleczony (R).

liczbami całkowitymi, że $1 \leq i + r \leq N$. W tym przypadku mówi się, że populacja jest w stanie (i, r) . Liczba osób podatnych na zakażenie wynosi $s = N - i - r$. Wzoruując się na pracach Rossa dotyczących malarii (patrz rozdział 12), McKendrick założył, że w małym przedziale czasowym dt prawdopodobieństwo wystąpienia jednej nowej infekcji jest równe $asidt$ (tzn. proporcjonalne zarówno do liczby osób podatnych, jak i liczby osób zarażonych). Prawdopodobieństwo wystąpienia jednego nowego wyzdrowienia jest równe $bidt$. Zarówno a , jak i b są parametrami dodatnimi. Aby obliczyć $p_{i,r}(t + dt)$, należy wyróżnić kilka przypadków:

- populacja jest w stanie $(i - 1, r)$ w czasie t i jedna nowa infekcja przenosi populację do stanu (i, r) pomiędzy t a $t + dt$; prawdopodobieństwo tego zdarzenia wynosi $as(i - 1) - r, dt$ z $s = N - (i - 1) - r$;
- populacja jest w stanie (i, r) w czasie t i jedna nowa infekcja przenosi populację do stanu $(i + 1, r)$ pomiędzy t a $t + dt$; prawdopodobieństwo tego zdarzenia wynosi $asidt$ z $s = N - i - r$;
- populacja jest w stanie $(i + 1, r - 1)$ w czasie t i jeden nowy powrót do zdrowia przenosi populację do stanu (i, r) między t a $t + dt$; prawdopo-

dobieństwo tego zdarzenia wynosi $b(i+1)dt$;

- populacja jest w stanie (i, r) w czasie t i jeden nowy odzysk przenosi populację do stanu $(i-1, r+1)$ między t a $t+dt$; prawdopodobieństwo tego zdarzenia jest $bi dt$.

W związku z tym McKendrick otrzymał równania

$$\begin{aligned} \frac{dp_{i,r}}{dt} = & a(N-i-r+1)(i-1)p_{i-1,r} - a(N-i-r)ip_{i,r} \\ & + b(i+1)p_{i+1,r-1} - bip_{i,r} \end{aligned} \quad (16.1)$$

dla $1 \leq i+r \leq N$. Pierwszego członu po prawej stronie brak, gdy $i=0$, natomiast trzeciego członu brak, gdy $r=0$. Warunki początkowe są $p_{i,r}(0) = 0$ dla wszystkich (i, r) z wyjątkiem $p_{1,0}(0) = 1$.

Za pomocą tego modelu McKendrickowi udało się obliczyć prawdopodobieństwo zakończenia epidemii, gdy n osób zostało zarażonych, co jest granicą $p_{0,n}(t)$, gdy $t \rightarrow +\infty$. W istocie nie ma potrzeby rozwiązywania układu (16.1). Wystarczy zauważyć, że tak długo jak istnieje i osób zarażonych i r osób wyleczonych, prawdopodobieństwo nowego zarażenia w małym przedziale czasu dt wynosi $a(N-i-r)idt$, a prawdopodobieństwo nowego wyleczenia wynosi $bidt$. Tak więc prawdopodobieństwa przejścia (jak to się zwykle nazywa w teorii łańcuchów Markowa) ze stanu (i, r) do stanu $(i+1, r)$ lub stanu $(i-1, r+1)$ wynoszą odpowiednio

$$\mathcal{P}_{(i,r) \rightarrow (i+1,r)} = \frac{a(N-i-r)}{a(N-i-r)+b}, \quad \mathcal{P}_{(i,r) \rightarrow (i-1,r+1)} = \frac{b}{a(N-i-r)+b},$$

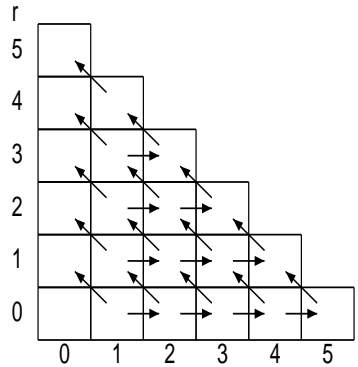
dla wszystkich $i, r \geq 1$ (rysunek 16.3).

Niech $q_{i,r}$ będzie prawdopodobieństwem, że populacja przechodzi przez stan (i, r) podczas epidemii. Ponieważ $i=1$ i $r=0$, gdy $t=0$, mamy $q_{1,0} = 1$. Pozostałe stany osiągnięte są albo po zakażeniu, albo po wyzdrowieniu:

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

Brakuje pierwszego członu prawej strony, gdy $i=0$ lub $r=1$. Drugiego członu brakuje, gdy $r=0$. Z tego wzoru możemy najpierw obliczyć $(q_{i,0})_{2 \leq i \leq N}$, potem $(q_{i,1})_{0 \leq i \leq N-1}$, potem $(q_{i,2})_{0 \leq i \leq N-2}$ itd. Prawdopodobieństwo, że epidemia w końcu osiągnie n osób wynosi $q_{0,n}$. W 1926 roku takie obliczenia były dość żmudne. McKendrick ograniczył się więc do przykładów dotyczących bardzo małych populacji, na przykład rodziny. Mając $N=5$ osób i $b/a=2$, otrzymał tabelę 16.1. Największe prawdopodobieństwa odpowiadają przypadkowi, w którym tylko jedna osoba w rodzinie jest zarażona oraz przypadkowi, w którym cała rodzina jest zarażona.

Rysunek 16.3: Diagram przedstawiający możliwe stany populacji o $N = 5$ (i na osi poziomej, r na osi pionowej) oraz możliwe przejścia w wyniku infekcji (strzałki poziome) lub wyzdrowienia (pozostałe strzałki).



Tablica 16.1: Prawdopodobieństwo, że epidemia w pięcioosobowej rodzinie osiągnie n osób, gdy $b/a = 2$.

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

Ten sam artykuł z 1926 roku zawiera również nowe sformułowanie problemów demograficznych, gdy czas jest traktowany jako zmienna ciągła. Dla dx nieskończenie małego, niech $P(x, t)$ będzie populacją o wieku pomiędzy x a $x + dx$ w czasie t . Niech $m(x)$ będzie śmiertelnością w wieku x . Wówczas

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

dla h nieskończenie małych. Wprowadźmy pochodne cząstkowe funkcji $P(x, t)$:

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

Wykorzystując

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

McKendrick otrzymał następujące równanie różniczkowe cząstkowe:

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

Takie równanie pojawia się naturalnie w problemach populacyjnych, w których występuje zmienna ciągła, taka jak wiek w demografii (zob. rozdział 25) lub czas od zakażenia w epidemiologii.

W 1921 roku William Ogilvy Kermack został mianowany kierownikiem sekcji chemicznej w laboratorium *Royal College of Physicians* w Edynburgu. Kermack urodził się w 1898 roku w małym miasteczku w Szkocji. Studiował na Uniwersytecie w Aberdeen i rozpoczął badania w dziedzinie chemii organicznej w laboratorium przemysłowym w Oxfordzie. Pomimo całkowitej ślepoty po wybuchu w laboratorium w Edynburgu w 1924 r., kontynuował swoją pracę chemiczną z pomocą kolegów i studentów. Kermack zaczął również współpracować z McKendrickiem nad matematycznym modelowaniem epidemii. Począwszy od 1927 r. opublikowali wspólnie serię pt. *Wkład do matematycznej teorii epidemii*, w której badali deterministyczne modele epidemii. Niech N będzie liczebnością populacji, przy czym N jest wystarczająco duże. Przyjmijmy, jak w artykule z 1926 roku, że ludzie mogą być albo podatni, albo zarażeni, albo wyleczeni. Jeśli choroba jest śmiertelna, to trzecim stanem jest w istocie śmierć. Niech $S(t)$, $I(t)$ i $R(t)$ będą liczbą ludzi w każdym z trzech stanów. Model ten jest (w uproszczonej postaci) układem trzech równań różniczkowych:

$$\frac{dS}{dt} = -aSI, \quad (16.2)$$

$$\frac{dI}{dt} = aSI - bI, \quad (16.3)$$

$$\frac{dR}{dt} = bI. \quad (16.4)$$

Stąd liczba nowych zakażeń w jednostce czasu jest, tak jak w modelu stochastycznym z 1926 roku, proporcjonalna zarówno do liczby osób podatnych, jak i do liczby osób zakażonych. Na początku epidemii, w czasie $t = 0$, pewna liczba osób jest zakażona: $S(0) = N - I_0$, $I(0) = I_0$ i $R(0) = 0$, przy założeniu $0 < I_0 < N$.

Chociaż układ (16.2)-(16.4) nie ma rozwiązania w jawnej postaci, to kilka jego własności można udowodnić:

- całkowita populacja $S(t) + I(t) + R(t)$ pozostaje stała i równa N ;
- $S(t)$, $I(t)$ i $R(t)$ pozostają dodatnie (tak jak powinno być, ponieważ są to populacje);
- gdy $t \rightarrow +\infty$, $S(t)$ maleje do granicy $S_\infty > 0$, $I(t)$ dąży do 0, a $R(t)$ rośnie do granicy $R_\infty < N$;

- ponadto wzór

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

daje pośrednio S_∞ , a więc także ostateczny rozmiar epidemii $R_\infty = N - S_\infty$.

Istotnie, zauważmy najpierw, że $\frac{d}{dt}(S + I + R) = 0$. Zatem $S(t) + I(t) + R(t) = S(0) + I(0) + R(0) = N$. Równania (16.2) i (16.3) można przepisać jako

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

Z jednej strony wynika z tego, że

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

a z drugiej strony, że

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

Równania (16.2) i (16.4) pokazują, że funkcja $S(t)$ jest malejąca, a funkcja $R(t)$ jest rosnąca (w szczególności, $R(t) \geq 0$). Ponieważ $S(t) \leq 0$ i $R(t) \leq N$, to funkcje $S(t)$ i $R(t)$ mają granice, gdy $t \rightarrow +\infty$. Ponieważ $I(t) = N - S(t) - R(t)$, to $I(t)$ również ma granicę, gdy $t \rightarrow +\infty$, która może być tylko zerowa, jak widać po scałkowaniu (16.4). Z równania (16.2) wynika również, że

$$-\frac{d}{dt} [\log S] = aI.$$

Całkując w granicach $t = 0$ i $t = +\infty$, znajdujemy

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

Równanie (16.3) można zapisać jako

$$\frac{dI}{dt} = -\frac{dS}{dt} - bI.$$

Całkując w granicach $t = 0$ i $t = +\infty$, otrzymujemy

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

Łącząc te dwa wyniki, otrzymujemy wzór (16.5), z którego wynika, że $S_\infty > 0$.

Gdy początkowa liczba zakażonych I_0 jest mała w porównaniu z liczebnością populacji N , co często ma miejsce na początku epidemii w mieście, wzór (16.5) można przepisać używając $S_\infty = N - R_\infty$ jako

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

gdzie z definicji

$$\mathcal{R}_0 = \frac{aN}{b}.$$

Równanie (16.6) ma dodatnie rozwiązanie tylko wtedy, gdy $\mathcal{R}_0 > 1$. Kermack i McKendrick dochodzą więc do następującego wniosku: epidemia obejmuje istotną część populacji tylko wtedy, gdy $\mathcal{R}_0 > 1$. Istnieje próg gęstości populacji $N^* = b/a$, poniżej którego epidemia nie może wystąpić.

Gdy wielkość populacji N jest tuż powyżej tego progu ($N = N^* + \varepsilon$), następuje epidemia o małej amplitudzie. Z (16.6) wynika, że $R_\infty \approx 2\varepsilon$. Zatem $S_\infty \approx N^* - \varepsilon$: epidemia doprowadzi podatną populację poniżej progu N^* w takim samym stopniu, jak początkowo znajdowała się powyżej.

Rzeczywiście, używając przybliżenia $-\log(1-x) \approx x + \frac{x^2}{2}$, równanie (16.6) staje się

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

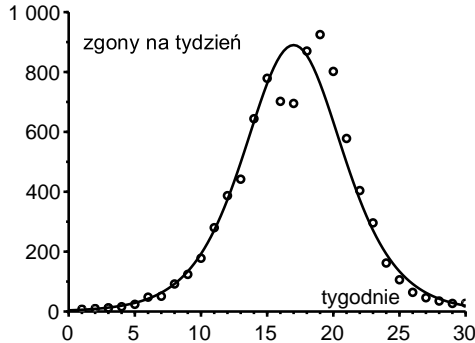
Więc

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

Podobnie jak w modelu malarii Rossa (rozdział 12), warunek $\mathcal{R}_0 > 1$ ma prostą interpretację. Ponieważ aN jest liczbą osób, które jedna zakażona osoba zaraża w jednostce czasu na początku epidemii i ponieważ $1/b$ jest średnim okresem zaraźliwości, $\mathcal{R}_0 = aN/b$ jest średnią liczbą przypadków wtórnych spowodowanych przez jedną zakażoną osobę na początku epidemii.

Dla chorób śmiertelnych, $R(t)$ jest skumulowaną liczbą zgonów od początku epidemii, a dR/dt jest liczbą zgonów na jednostkę czasu. Kermack i

McKendrick zauważyli, że wykres funkcji dR/dt w ich modelu matematycznym ma kształt dzwonu, którego można się spodziewać po krzywej epidemii (rysunek 16.4).



Rysunek 16.4: Krzywa dR/dt jako funkcja czasu oraz dane dotyczące liczby zgonów na tydzień podczas epidemii dżumy w Bombaju w latach 1905-1906.

Wyznamy dR/dt . Z równań (16.2) i (16.4) otrzymujemy $dS/dR = -aS/b$. Zatem $S(t) = S(0) \exp(-aR(t)/b)$. Po podstawieniu tego do równania (16.4) i użyciu $S(t) + I(t) + R(t) = N$, otrzymujemy równanie

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

którego nadal nie da się rozwiązać jednoznacznie. Niemniej jednak, jeśli $\frac{a}{b}R(t)$ pozostaje małe podczas całej epidemii, przybliżenie $\exp(-u) \approx 1 - u + u^2/2$ daje

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

Jest to tak zwane równanie Riccatiego z dwoma stałymi rozwiązaniami, jednym dodatnim R_+ i jednym ujemnym R_- , określonymi przez pierwiastki wielomianu drugiego rzędu w R po prawej stronie (16.8). Niech $\tilde{R}(t)$ będzie rozwiązaniem (16.8) i ustalmy $Q(t) = \tilde{R}(t) - R_+$. Wtedy $Q(t)$ spełnia równanie różniczkowe Bernoulliego podobne do tych, z którymi zetknęli się Daniel Bernoulli i Verhulst (patrz (4.5) i (6.1)). Można więc bezpośrednio zaadaptować wzór (6.2), aby otrzymać $Q(t)$.

Łatwe, ale żmudne obliczenia pokazują, że dQ/dt jest postaci

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

gdzie α , β i γ są stałymi, które w skomplikowany sposób zależą od parametrów modelu. Ponieważ $dR/dt \approx d\tilde{R}/dt = dQ/dt$, Kermack i McKendrick mogli wybrać (α, β, γ) , aby dopasować swoje dane. Oczywiście współczesne komputery i oprogramowanie mogą z łatwością rozwiązać numerycznie równanie różniczkowe (16.7) bez przechodzenia przez te przybliżenia.

Otrzymana w ten sposób krzywa dla dR/dt dobrze pasowała do danych dotyczących liczby zgonów na tydzień podczas epidemii dżumy w Bombaju między grudniem 1905 a lipcem 1906 roku (rysunek 16.4).

Kermack i McKendrick rozważali również bardziej ogólny model, w którym zaraźliwość $a(x)$ zależy od czasu x od zakażenia i w którym wskaźnik wyzdrowienia $b(x)$ również zależy od x . Równanie określające ostateczną wielkość epidemii (gdy początkowa liczba zakażonych przypadków jest mała) jest nadal równe (16.6), ale z

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

Parametr \mathcal{R}_0 , będący bazowym współczynnikiem reprodukcji, ma taką samą interpretację jak w poprzednim przypadku: jest to średnia liczba zarażonych przez jedną osobę zakażoną na początku epidemii. Zauważmy podobieństwo między (16.9) a formułą Lotki (10.2) dla \mathcal{R}_0 w demografii: wiek zastępujemy czasem od zakażenia, przeżywalność prawdopodobieństwem $e^{-\int_0^x b(y) dy}$ bycia nadal zakażonym, wskaźnik urodzeń współczynnikiem kontaktu $Na(x)$.

Kermack i McKendrick opracowali kilka innych matematycznych modeli epidemii w latach 30-tych XX wieku. Są one nadal podstawą dla większości bardziej złożonych modeli stosowanych obecnie w epidemiologii. Parametr \mathcal{R}_0 wciąż odgrywa główną rolę w analizie modelu.

McKendrick przeszedł na emeryturę w 1941 roku i zmarł w 1943. W latach 1930-1933 Kermack był współautorem kilku artykułów z zakresu fizyki matematycznej z Williamem McCreem i Edmundem Whittakerem, obaj z wydziału matematyki na Uniwersytecie w Edynburgu. W latach 30. i 40. zespół chemików Kermacka próbował zsyntetyzować nowe cząsteczki o aktywności przeciwmalarycznej, ale z ograniczonym powodzeniem. W 1938 r. Kermack był współautorem, wraz z Philipem Eggletonem, popularnej książki o elementarnej biochemii, *Rzeczy, z których jesteśmy stworzeni*. W 1944 r. został

wybrany na członka *Royal Society*, a w 1949 r. objął katedrę biochemii na Uniwersytecie w Aberdeen. Później pełnił funkcję dziekana Wydziału Nauki. Przeszedł na emeryturę w 1968 roku i zmarł w 1970 roku.

Literatura uzupełniająca

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*, S. 323–327. Springer, New York (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

Rozdział 17

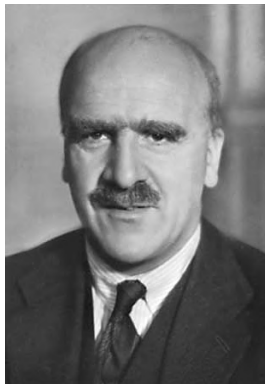
Haldane i mutacje (1927)

W innej części swojego artykułu z 1922 roku Fisher badał problem zmutowanego genu, który może być przekazany losowej liczbie potomstwa z danym rozkładem prawdopodobieństwa. Problem ten był formalnie taki sam jak problem wymierania nazwisk rodowych, ale w kontekście genetycznym. Fisher wykazał, że jeśli rozkład prawdopodobieństwa był rozkładem Poissona i jeśli zmutowany gen nie miał przewagi selektywnej, to zmutowany gen mógł zniknąć z populacji bardzo powoli. W 1927 roku brytyjski biolog Haldane posunął badania nad tym modelem dalej i wykazał, że prawdopodobieństwo utrzymania się zmutowanego genu przewagi jest dwukrotnie większe niż jego przewaga selektywna. Podał on również bardziej rygorystyczne traktowanie problemu wymierania.

John Burdon Sanderson Haldane urodził się w 1892 r. w Oksfordzie, gdzie jego ojciec był profesorem fizjologii na uniwersytecie. Haldane studiował w *Eton College*, a po 1911 r. w *New College* na Uniwersytecie Oksfordzkim. Po skoncentrowaniu się na matematyce na pierwszym roku, zwrócił się ku naukom humanistycznym. Studia przerwała I wojna światowa, podczas której służył we Francji i Iraku. Ranny, został wysłany jako instruktor wojskowy do Indii. W 1915 r. opublikował pierwszy artykuł omawiający eksperymenty genetyczne na myszach, które rozpoczął jeszcze przed wojną. W 1919 r. został stypendystą *New College*, wykładał fizjologię i studiował fizjologię układu oddechowego, podobnie jak jego ojciec. W 1923 r. dołączył do laboratorium biochemicznego F. G. Hopkinsa¹ na Uniwersytecie Cambridge, gdzie skupił się na kinetyce enzymów. Opublikował również powieść science fiction *Dedal, czyli nauka i przyszłość* (1923) oraz esej *Callinicus, Obrona wojny chemicznej* (1925). W latach 1924-1934 napisał serię dziesięciu artykułów zatytułowanych *Matematyczna teoria doboru naturalnego i sztucznego*.

W piątym artykule z tej serii, opublikowanym w 1927 roku, Haldane ponownie badał inny model genetyczny, który Fisher badał w 1922 roku, model skupiający się na mutacjach. Fisher badał prawdopodobieństwo wtargnięcia

¹Frederick Gowland Hopkins, który otrzymał Nagrodę Nobla w dziedzinie fizjologii i medycyny w 1929 roku za swoją pracę nad witaminami.



Rysunek 17.1:
Haldane (1892–1964)

zmutowanego genu do populacji lub jego zniknięcia. Problem ten jest formalnie taki sam, jak ten Bienaimégo, Galtona i Watsona dotyczący wymierania nazwisk rodowych. Ale Fisher nie odniósł się do tych prac, choć być może przeczytał artykuł Galtona i Watsona zamieszczony w dodatku książki Galtona z 1889 *Naturalne dziedziczenie*. Podobnie jak w rozdziale 9, oznaczmy przez p_k prawdopodobieństwo przekazania genu potomstwu k w pierwszym pokoleniu ($k \geq 0$). Fisher rozważał również funkcję tworzącą

$$f(x) = p_0 + p_1x + p_2x^2 + \dots + p_kx^k + \dots,$$

z tym, że nie ustalił żadnego górnego ograniczenia dla k : suma może zawierać nieskończoną liczbę członów. Zrozumiał, że wychodząc od jednego osobnika ze zmutowanym genem w pokoleniu 0, prawdopodobieństwo, że ten gen znajduje się u k osobników jest współczynnikiem x^k w $f_1(x) = f(x)$ dla pokolenia 1, w $f_2(x) = f(f(x))$ dla pokolenia 2, w $f_3(x) = f(f(f(x)))$ dla pokolenia 3 itd. W ten sposób staje się oczywiste, że zachodzi następujące równanie.

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

Równanie to jest znacznie bardziej praktyczne niż równanie $f_n(x) = f_{n-1}(f(x))$ wyprowadzone przez Watsona. W szczególności, z (17.1) wynika, że prawdopodobieństwo wymarcia w ciągu n pokoleń $x_n = f_n(0)$ spełnia formułę iteracyjną $x_n = f(x_{n-1})$, co zauważył już Bienaimé.

Jako przykład, Fisher rozważał przypadek rośliny ze zmutowanym genem, która może wyprodukować N nasion, z których każde ma prawdopodobieństwo q przetrwania, aby wyprodukować nową roślinę. Prawdopodobień-

stwo p_k uzyskania k potomstwa ze zmutowanym genem jest dwumianowe:

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

dla wszystkich $0 \leq k \leq N$ i $p_k = 0$ dla $k > N$. Funkcja tworząca jest więc postaci $f(x) = (1 - q + qx)^N$. Niech $\mathcal{R}_0 = Nq$ będzie średnią liczbą nasion, które przeżywają, by wytworzyć nową roślinę. Gdy N jest duże, a q jest małe, to

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

Rozkład prawdopodobieństwa (p_k) zmierza do $e^{-\mathcal{R}_0} (\mathcal{R}_0)^k / k!$, który nazywany jest rozkładem Poissona. Następnie Fisher obliczył prawdopodobieństwo wyginięcia w ciągu n pokoleń, używając $x_0 = 0$, $x_n \approx e^{\mathcal{R}_0(x_{n-1}-1)}$ oraz wartości liczbowych $N = 80$ i $q = 1/80$. W tym przypadku $\mathcal{R}_0 = Nq = 1$. Żmudne obliczenia pokazują, że $x_{100} \approx 0,98$: zmutowany gen bez przewagi selektywnej ($\mathcal{R}_0 = 1$) zanika bardzo powoli. Nadal istnieje 2% szans, że gen ten będzie obecny w populacji po 100 pokoleniach. W 1922 roku Fisher nie forsował dalej badań nad tym modelem.

Kontynuując pracę Fishera, Haldane po raz pierwszy zauważył w swoim artykule z 1927 roku, że dla dowolnego takiego rozkładu prawdopodobieństwa (p_k), że $p_0 > 0$, równanie $x = f(x)$ ma dokładnie dwa pierwiastki w przedziale $(0, 1]$, gdy średnia liczba potomstwa niosącego zmutowany gen \mathcal{R}_0 jest ściśle większa od 1, czyli gdy zmutowany gen ma przewagę selektywną. Co więcej, prawdopodobieństwo wygaszenia x_∞ , które jest granicą x_n jako $n \rightarrow +\infty$, jest najmniejszym z dwóch pierwiastków z $x = f(x)$: gen ma niezerowe prawdopodobieństwo pozostania w populacji. W przeciwieństwie do Bienaimého i Cournota, Haldane przedstawił dowód tego wniosku.

Istotnie, $f'(x) \geq 0$ i $f''(x) \geq 0$ na przedziale $[0, 1]$. Innymi słowami, funkcja $f(x)$ jest niemalejąca i wypukła. Z założeń $f(0) = p_0 > 0$ oraz $f'(1) = \mathcal{R}_0 = p_1 + 2p_2 + 3p_3 + \dots$ wynika, że równanie $f(x) = x$ ma dokładnie dwa rozwiązania w przedziale $(0, 1]$: $x = 1$ i x^* takie, że $0 < x^* < 1$. Następnie Haldane powołał się na artykuł Gabriela Koenigsa z 1883 roku, z którego wynikało, że jeśli $x_n = f(x_{n-1})$ oraz $x_n \rightarrow x_\infty$, to $x_\infty = f(x_\infty)$ i $|f'(x_\infty)| \leq 1$. Gdy $f'(1) > 1$, jedyną możliwością jest to, że $x_\infty = x^*$.

Dla przypadku rozkładu Poissona z $f(x) = e^{\mathcal{R}_0(x-1)}$ i \mathcal{R}_0 tylko nieznacznie większym od 1, prawdopodobieństwo wymarcia x_∞ jest bardzo bliskie 1.

Równanie $f(x_\infty) = x_\infty$ jest wtedy równoważne

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

Wynika z tego, że $1 - x_\infty \approx 2(\mathcal{R}_0 - 1)$. Haldane doszedł do wniosku, że prawdopodobieństwo, iż zmutowany gen nie wyginie, jest dwukrotnie większe niż jego przewaga selektywna $\mathcal{R}_0 - 1$. Nie powołując się na Haldane'a, Fisher w swojej książce z 1930 roku przytoczył jako przykład przypadek, w którym $\mathcal{R}_0 = 1,01$, co daje 2% szansy na to, że zmutowany gen nie wyginie.

Haldane został członkiem *Royal Society* w 1932 roku. Opuścił Cambridge, aby zostać profesorem genetyki, a później biometrii w *University College* w Londynie. Interesował się wówczas szczególnie genetyką człowieka: szacowaniem wskaźników mutacji, mapami genetycznymi chromosomów itp. Obok swoich książek naukowych (*Biologia zwierząt* w 1927 r. z Julianem Huxleyem, *Enzymy* w 1930 r. i *Przyczyny ewolucji* w 1932 r., *Biochemia genetyki* w 1954 r.), opublikował w prasie wiele artykułów naukowych (np. o pochodzeniu życia) i kilka esejów (*Nierówność człowieka* w 1932 r., *Filozofia biologa* w 1935 r., *Filozofia marksistowska a nauki ścisłe* w 1938 r., *Dziedziczność i polityka* w 1938 r. i *Postępy nauki* w 1947 r.). Po kilku wizytach w Hiszpanii w czasie wojny domowej, próbował przekonać swój kraj do budowy schronów przeciwlotniczych. W czasie II wojny światowej pracował nad problemami oddychania w łodziach podwodnych. Członek partii komunistycznej od 1942 r., zrezygnował w 1950 r. z powodu oficjalnego odrzucenia genetyki mendelowskiej w ZSRR z powodu wpływu Łysenki. W 1957 r. osiadł w Indiach, gdzie kontynuował swoje badania, najpierw w Indyjskim Instytucie Statystycznym w Kalkucie, a później w Bhubaneswar. Po uzyskaniu obywatelstwa indyjskiego zmarł w 1964 roku.

Literatura uzupełniająca

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)

Rozdział 18

Erlang i Steffensen o problemie wymierania (1929–1933)

W 1929 roku duński inżynier telekomunikacji Erlang ponownie rozważał problem wymierania nazwisk rodowych. Jego rodak, statystyk Steffensen, opracował pełne rozwiązanie tego problemu. Pokazał w szczególności, że oczekiwanie na liczbę potomstwa w każdym pokoleniu rośnie wykładniczo, tworząc w ten sposób pomost między stochastycznymi i deterministycznymi modelami populacji.

Agner Krarup Erlang urodził się w 1878 r. w Lønborg w Danii. Jego ojciec był nauczycielem. W latach 1896-1901 młody Erlang studiował matematykę, fizykę i chemię na Uniwersytecie w Kopenhadze. Następnie przez kilka lat uczył w szkołach średnich, nie przestając interesować się matematyką, a zwłaszcza teorią prawdopodobieństwa. Poznał Jensena, głównego inżyniera Kopenhaskiej Spółki Telefonicznej i matematyka amatora, który w 1908 r. przekonał go do wstąpienia do nowego laboratorium badawczego tej firmy. Erlang zaczął publikować artykuły na temat zastosowań teorii prawdopodobieństwa do zarządzania połączeniami telefonicznymi. W 1917 roku odkrył wzór na czas oczekiwania, który szybko został wykorzystany przez firmy telefoniczne na całym świecie. Jego artykuły, opublikowane najpierw w języku duńskim, zostały następnie przetłumaczone na kilka innych języków.

W 1929 roku Erlang zainteresował się tym samym problemem wymierania, który Bienaimé, Galton i Watson badali przed nim dla nazwisk rodowych i który Fisher i Haldane badali dla zmutowanych genów. Podobnie jak jego poprzednicy, nie był świadomy wszystkich opublikowanych prac. Nazywając ponownie p_k prawdopodobieństwem, że jeden osobnik będzie miał k potomstwa, zauważył, że prawdopodobieństwo x_n wyginiecia w ciągu n pokoleń spełnia warunek $x_n = p_0 + p_1 x_{n-1} + p_2 (x_{n-1})^2 + \dots = f(x_{n-1})$ z $x_0 = 0$. Zauważył też, że całkowite prawdopodobieństwo wymarcia x_∞ , będące granicą x_n , jest rozwiązaniem równania $x_\infty = f(x_\infty)$. Zdawał sobie sprawę, że $x = 1$ jest zawsze rozwiązaniem i że inne rozwiązanie istnieje między 0 a 1, gdy średnia liczba potomstwa $\mathcal{R}_0 = f'(1)$ jest większa od 1. Wydaje się jednak, że nie mógł się zorientować, które z tych dwóch rozwiązań jest właściwe. Podobnie jak Galton, zgłosił ten problem w 1929 roku do duńskiego czasopisma matematycznego *Matematisk Tidsskrift*:



Rysunek 18.1:
Erlang (1878–1929)

„Pytanie 15. Zakładając, że prawdopodobieństwo, że osobnik ma k dzieci jest równe p_k , gdzie $p_0 + p_1 + p_2 + \dots = 1$, znajdź prawdopodobieństwo, że jego rodzina wymrze.”

Niestety, Erlang zmarł w tym samym roku 1929 w wieku 51 lat. W rzeczywistości zmarł bezdzietnie¹.

Profesor matematyki aktuarialnej na Uniwersytecie w Kopenhadze, Johan Frederik Steffensen, podjął pytanie Erlanga. Swoje rozwiązanie opublikował w 1930 roku w tym samym duńskim czasopiśmie: prawdopodobieństwo wyginięcia x_∞ jest zawsze najmniejszym pierwiastkiem równania $x = f(x)$ w domkniętym przedziale $[0, 1]$, co zauważyli już Bienaymé i Haldane. Dowód Steffensena jest tym, który można znaleźć we współczesnych podręcznikach.

Istotnie, wiemy, że prawdopodobieństwo wymarcia x_∞ jest rozwiązaniem $x = f(x)$ w domkniętym przedziale $[0, 1]$. Niech x^* będzie najmniejszym takim rozwiązaniem. Z definicji, $x^* \leq x_\infty$. Steffensen zauważył najpierw, że $x^* = f(x^*) \geq p_0 = x_1$. Przyjmijmy przez indukcję, że $x^* \geq x_n$. Wtedy $x^* = f(x^*) \geq f(x_n) = x_{n+1}$, gdyż funkcja $f(x)$ jest rosnąca. Zatem $x^* \geq x_n$ dla wszystkich n . Mamy zatem przekroczenie granicy, $x^* \geq x_\infty$. Więc $x_\infty = x^*$.

Steffensen podał też bardziej formalne wyjaśnienie, dlaczego $x = 1$ jest jedynym pierwiastkiem $x = f(x)$, gdy średnia liczba potomstwa $\mathcal{R}_0 = f'(1)$ jest mniejsza lub równa 1 (rysunek 18.2a) i dlaczego istnieje tylko jeden inny

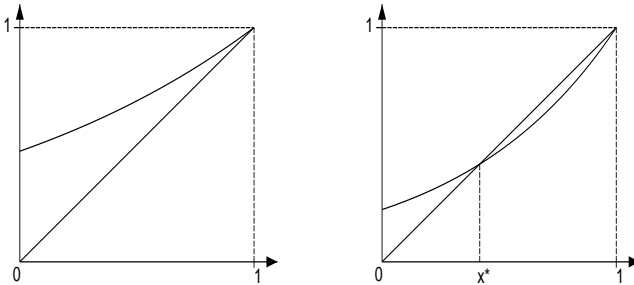
¹Ku jego pamięci Międzynarodowy Telefoniczny Komitet Konsultacyjny postanowił w 1946 roku nazwać „erlang” jednostką miary natężenia ruchu telefonicznego. Nazwa „Erlang” jest również nazwą nadaną językowi programowania przez firmę Ericsson.

pierwiastek różny od $x = 1$ w przypadku, gdy $\mathcal{R}_0 > 1$ (rysunek 18.2b). Zauważmy, że $\mathcal{R}_0 = f'(1)$ jest nachyleniem funkcji $f(x)$ przy $x = 1$.

Zauważył on, że dla dowolnego pierwiastka z $x = f(x)$, $1 - x = 1 - f(x) = 1 - p_0 - \sum_{k=1}^{+\infty} p_k x^k = \sum_{k=1}^{+\infty} p_k (1 - x^k)$. Zakładając, że $x \neq 1$ i dzieląc przez $1 - x$, otrzymujemy

$$1 = p_1 + p_2(1+x) + p_3(1+x+x^2) + \dots \quad (18.1)$$

Gdy x rośnie od 0 do 1, prawa strona równania (18.1) rośnie od $1 - p_0$ do $\mathcal{R}_0 = f'(1)$. Jeśli $\mathcal{R}_0 < 1$, to równanie (18.1) nie ma rozwiązania. Jeśli $\mathcal{R}_0 \geq 1$ i jeśli wykluczmy trywialny przypadek, w którym $p_1 = 1$, to prawa strona równania (18.1) jest ściśle rosnącą funkcją x . W przeciwnym razie nie istniałoby żadne $k \geq 2$ takie, że $p_k \neq 0$ i \mathcal{R}_0 byłoby równe $p_1 < 1$. Podsumowując, (18.1) ma jedno i tylko jedno rozwiązanie w przedziale $[0, 1]$, gdy $\mathcal{R}_0 \geq 1$.



Rysunek 18.2: Wykresy funkcji $y = x$ i $y = f(x)$ w przykładzie z rozdziału 17, $f(x) = e^{\mathcal{R}_0(x-1)}$, przy czym $\mathcal{R}_0 = 0,75 < 1$ (po lewej) lub $\mathcal{R}_0 = 1,5 > 1$ (po prawej).

Steffensen, który był również prezesem Duńskiego Towarzystwa Aktuarialnego i Duńskiego Towarzystwa Matematycznego, został zaproszony na Uniwersytet Londyński w 1930 roku. Jego brytyjski kolega W. P. Elderton opowiedział mu o pracach Galtona i Watsona. W 1933 roku Steffensen opublikował nowy artykuł w kronikach *Institut Henri Poincaré*, gdzie w 1931 roku miał wykład konferencyjny. Streścił w nim wyniki swojego artykułu w języku duńskim i porównał je z wynikami Watsona. Pokazał również, że wartość oczekiwana na liczbę potomstwa w pokoleniu n jest równa $(\mathcal{R}_0)^n$.

W rzeczy samej, niech $p_{k,n}$ będzie prawdopodobieństwem, że istnieje k potomstwa w pokoleniu n , zaczynając od jednego osobnika w pokoleniu 0. W swoim artykule z 1930 roku Steffensen zauważył, podobnie jak jego poprzednicy, że funkcja tworząca odnosząca się do pokolenia n $f_n(x) = \sum_{k=0}^{+\infty} p_{k,n} x^k$ spełnia $f_1(x) = f(x)$ i $f_n(x) = f(f_{n-1}(x))$. Niech M_n będzie oczekiwaniem na liczbę potomstwa w pokoleniu n . Wtedy $M_n = \sum_{k=1}^{+\infty} k p_{k,n} = f'_n(1)$. Z pochodnej otrzymujemy $f'_n(x) = f'(f_{n-1}(x)) \times f'_{n-1}(x)$. Więc $M_n = f'_n(1) = f'(f_{n-1}(1)) \times f'_{n-1}(1) = f'(1) \times M_{n-1} = \mathcal{R}_0 \times M_{n-1}$. Ponieważ $M_1 = f'_1(1) = f'(1) = \mathcal{R}_0$, wynika z tego, że $M_n = (\mathcal{R}_0)^n$ dla wszystkich n .

Stąd oczekiwana liczba potomstwa rośnie lub maleje geometrycznie w zależności od tego, czy \mathcal{R}_0 jest większa czy mniejsza od 1. Oczekiwana liczba potomstwa zachowuje się podobnie jak w deterministycznych modelach wzrostu populacji rozważanych przez Eulera, Malthusa itp. Jednak nawet wtedy, gdy $\mathcal{R}_0 > 1$, istnieje niezerowe prawdopodobieństwo x_∞ , że rodzina wyginie. Taka możliwość nie występuje w modelach deterministycznych.

Proces stochastyczny badany przez Steffensena i jego poprzedników jest nadal podstawowym elementem wielu bardziej realistycznych modeli dynamiki populacji. Wspomniemy o tym problemie po raz ostatni w rozdziale 20. Steffensen pozostał profesorem na Uniwersytecie w Kopenhadze do 1943 roku i zmarł w 1961 roku.

Literatura uzupełniająca

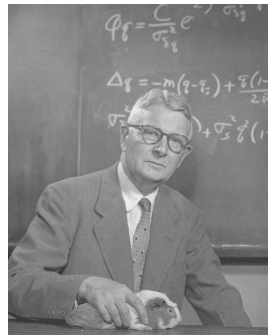
1. Brockmeyer, E., Halstrøm, H.L., Jensen, A.: The life and works of A.K. Erlang. *Trans. Dan. Acad. Techn. Sci.* 2 (1948)
2. Erlang, A.K.: Opgave Nr. 15. *Mat. Tidsskr. B*, 36 (1929) → Guttorp (1995)
3. Guttorp, P.: Three papers on the history of branching processes. *Int. Stat. Rev.* 63, 233–245 (1995) 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, New York (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

Rozdział 19

Wright i losowy dryf genetyczny (1931)

W 1931 roku amerykański biolog Sewall Wright rozwinął badania nad modelem stochastycznym w genetyce populacyjnej, który opiera się na tych samych założeniach, co prawo Hardy’ego–Weinberga, z tym wyjątkiem, że nie zakłada się nieskończenie dużej populacji. Częstości genotypów nie są już stałe. Jeden z dwóch alleli faktycznie zniknie, ale być może po bardzo długim czasie. Interpretacja tego modelu pozostawała przedmiotem sporu między Wrightem i Fisherem, przy czym ten ostatni uważał, że dobór naturalny odgrywa w ewolucji ważniejszą rolę niż stochastyczność.

Sewall Wright urodził się w Massachusetts w 1889 roku. Studia licencjackie odbył w małym college’u w Illinois, gdzie jego ojciec wykładał ekonomię. Po uzyskaniu tytułu magistra biologii na Uniwersytecie Illinois w Urbana i odbyciu szkoły letniej w *Cold Spring Harbor Laboratory*, Wright zrobił doktorat na Uniwersytecie Harvarda na temat dziedziczenia koloru sierści u kawi domowej (świnki morskiej). W latach 1915-1925 kontynuował pracę nad eksperymentami inbrodu na kawiach domowych w Wydziale ds. hodowli zwierząt Departamentu Rolnictwa Stanów Zjednoczonych w Waszyngtonie. Opracował „metodę współczynników ścieżek” do analizy tych doświadczeń. Następnie dołączył do wydziału zoologii na Uniwersytecie w Chicago.



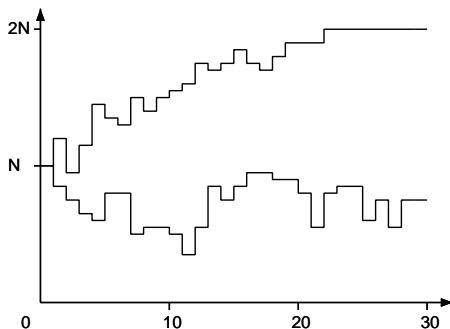
Rysunek 19.1:
Wright (1889–1988)

Pod wpływem artykułu Fishera z 1922 roku na temat genetyki populacyjnej (patrz rozdział 14), Wright napisał w 1925 roku długi artykuł zatytułowany

wany *Ewolucja w populacjach mendlowskich*, który został ostatecznie opublikowany w 1931 roku. W szczególności badał on model matematyczny, który pojawił się również implicite w książce Fishera z 1930 roku *Genetyczna teoria doboru naturalnego*. Podobnie jak w prawie Hardy’ego–Weinberga, model ten rozważa przypadek, w którym istnieją tylko dwa możliwe allele A i a dla jednego locus, ale nie zakłada się, że populacja jest nieskończenie duża. Chodzi o to, aby sprawdzić, czy usunięcie tego założenia ma jakiś wpływ na skład genetyczny populacji. Niech więc N będzie całkowitą liczbą osobników, która jest taka sama we wszystkich pokoleniach. Każdy osobnik ma dwa allele. Zatem w każdym pokoleniu w populacji jest w sumie $2N$ alleli. Model zakłada również, że kojarzenie odbywa się w sposób losowy. Jeśli w pokoleniu n są i allele A i $2N - i$ allele a , to allel wybrany losowo wśród osobników w pokoleniu $n + 1$ będzie A z prawdopodobieństwem $\frac{i}{2N}$ i a z prawdopodobieństwem $1 - \frac{i}{2N}$. Liczba alleli A w pokoleniu $n + 1$ będzie więc równa j z prawdopodobieństwem¹

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

gdzie $\binom{2N}{j}$ jest współczynnikiem dwumianowym równym $(2N)!/j!(2N - j)!$. Niech X_n będzie liczbą alleli A w pokoleniu n : jest to zmienna losowa (rysunek 19.2). Można pokazać, że wartość oczekiwana X_{n+1} przy założeniu,



Rysunek 19.2: Dwie symulacje pokazujące zmiany liczby X_n alleli A w ciągu 30 pokoleń, jeśli $N = 20$ i $X_0 = 10$.

że $X_n = i$ jest równa i : przypomina to prawo Hardy’ego–Weinberga, gdzie częstość allelu A pozostawała stała przez pokolenia.

¹To sformułowanie w języku łańcuchów Markowa zawdzięczamy Malécotowi (1944).

Rzeczywiście, rozważmy funkcję tworzącą

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

Wartość oczekiwana X_{n+1} przy założeniu, że $X_n = i$ wynosi

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

W tym modelu jest jednak możliwe, że wychodząc od warunku początkowego $X_0 = i$ z $0 < i < 2N$, zdarzenie $X_n = 0$ pojawia się przypadkowo po pewnej liczbie pokoleń. W takim przypadku wszystkie allele byłyby typu a i X_n pozostałby równy 0 we wszystkich przyszłych pokoleniach. Taka sama fiksacja nastąpiłaby w przypadku allelu A , gdyby $X_n = 2N$ po pewnej liczbie pokoleń. Podsumowując, gdy zakładamy, że populacja jest nieskończenie duża, jak w modelu Hardy'ego–Weinberga, dwa allele nie mogą zniknąć, ponieważ ich częstości pozostają stałe. Gdy weźmiemy pod uwagę skończoną wielkość populacji, jak w modelu Fishera–Wrighta, częstości dwóch alleli zmieniają się i jeden z nich może (i będzie) zanikać.

Zaczynając od $X_0 = i$, można łatwo obliczyć prawdopodobieństwo Q_i dla populacji, która jest ustalona w stanie $X = 0$. Istotnie, Q_i musi spełniać „warunki brzegowe”

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

Ponadto,

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

ponieważ $p_{i,j} Q_j$ jest prawdopodobieństwem pozostania w stanie $X = 0$ zaczynając od $X_0 = i$ i przechodząc przez $X_1 = j$. Ponieważ $\sum_j p_{i,j} = 1$, widzimy korzystając z (19.2), że $Q_i = 1 - \frac{i}{2N}$ jest rozwiązaniem układu (19.3)–(19.4). Stąd prawdopodobieństwo, że zaczynając od i alleli typu A w populacji o rozmiarze N , system ewoluuje w kierunku populacji zawierającej tylko allel a jest równe $1 - \frac{i}{2N}$. Podobnie prawdopodobieństwo, że ewoluuje w kierunku populacji zawierającej tylko allel A jest równe $\frac{i}{2N}$.

Wrightowi udało się wykazać, że liczba pokoleń, które upływają przed utrwaleniem się w jednym z dwóch skrajnych stanów jest rzędu $2N$ pokoleń (rysunek 19.3). Dla populacji liczących kilka milionów osobników czas ten byłby tak długi, że częstości alleli można by uznać za prawie stałe, jak w prawie Hardy'ego–Weinberga.

W istocie, założmy, że w populacji w pokoleniu 0 istnieją i_0 allele typu A. Niech $u_i^{(n)}$ będzie prawdopodobieństwem, że w populacji w pokoleniu n jest i alleli typu A. Wtedy

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

dla wszystkich $j = 0, \dots, 2N$. Pokazaliśmy już, że gdy $n \rightarrow +\infty$,

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

dla wszystkich $0 < i < 2N$. Wright zauważył, że jeśli $u_i^{(n)} = v$ dla wszystkich $i = 1, \dots, 2N - 1$, to

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

dla wszystkich $1 < j < 2N$, ponieważ $p_{0,j} = p_{2N,j} = 0$. Gdy N jest wystarczająco duże,

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

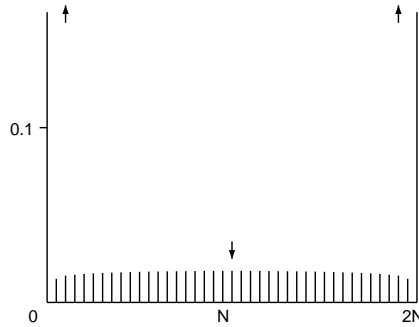
wartość całki otrzymujemy przez kolejne całkowania przez części. Z (19.5) i (19.6), otrzymujemy ostatecznie dla $0 < j < 2N$ wartość

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

Zatem prawdopodobieństwa $u_j^{(n)}$ dla wszystkich $0 < j < 2N$ maleją w tempie około $1/2N$ na pokolenie. Tempo to jest bardzo wolne, jeżeli N jest duże. Nie ma prawie żadnego spadku, jeśli, na przykład, N jest rzędu wielkości milionów.

W 1922 roku Fisher próbował już oszacować ten współczynnik fiksacji ($1/2N$), ale przeoczył czynnik 2. W każdym razie, obaj naukowcy nie zgadzali się co do typowej wielkości N populacji hodowlanych. Dla teorii ewolucji praca Wrighta sugerowała, że losowy dryf genetyczny w małej populacji

Rysunek 19.3: Prawdopodobieństwo, że po 30 pokoleniach w populacji jest i alleli A , jeśli $N = 20$ i $X_0 = 10$ ($i = 0, \dots, 2N$ na osi poziomej).



może być mechanizmem powstawania gatunków. Biolodzy pracujący nad klasyfikacją gatunków rzeczywiście zauważyli, że różnice między gatunkami lub podgatunkami często nie mają oczywistego wyjaśnienia w kategoriach doboru naturalnego. W latach czterdziestych i pięćdziesiątych pomysłowi temu ostro sprzeciwiali się Fisher i jego kolega E. B. Ford, którzy uważali, że losowy dryf genetyczny jest nieistotny w porównaniu z doбором naturalnym. Odnosili się oni w szczególności do swoich badań nad fluktuacjami częstości genów w małej izolowanej populacji śmy (*Panaxia dominula*) w pobliżu Oksfordu, gdzie trzy genotypy dla pewnego genu (wspólna homozygota, heterozygota i rzadka homozygota) mogły być rozróżniane wzrokowo. Inna słynna kontrowersja dotycząca odpowiedniego wpływu doboru naturalnego i losowego dryfu skupiła się na ślimakach z rodzaju *Cepaea*. Bardziej realistyczne modele ewolucji łączą obecnie losowy dryf, selekcję, mutację, migrację, nielosowe kojarzenie itd. Rola losowego dryfu została później ponownie doceniona przez japońskiego naukowca Motoo Kimurę w jego „neutralnej teorii ewolucji molekularnej”. Kolejnym efektem był rozwój teorii koadescencji (wprowadzonej przez Johna Kingmana w 1982 roku), która śledzi rodowód genów wstecz w czasie, aż do punktu, w którym mają one jednego wspólnego przodka.

Wright został członkiem Narodowej Akademii Nauk w 1934 roku. Przez wiele lat pracował z Theodosiusem Dobzhansky’em nad genetyką naturalnych populacji muchówek (*Drosophila pseudoobscura*) w regionie Doliny Śmierci. W 1955 roku przeszedł na emeryturę z Uniwersytetu w Chicago, ale przez kolejne pięć lat pracował jako profesor na Uniwersytecie Wisconsin-Madison. W latach 1968-1978 opublikował czterotomową rozprawę podsumowującą jego pracę na temat *Ewolucja i genetyka populacji*. W 1984 r.

otrzymał nagrodę Balzana, a zmarł w 1988 r. w wieku 98 lat.

Literatura uzupełniająca

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)

Rozdział 20

Rozprzestrzenianie się genów (1937)

W 1937 roku Ronald Fisher i trzech rosyjscy matematycy, Kołmogorow, Pietrowski i Piskunow, niezależnie od siebie badali równanie różniczkowe cząstkowe dla geograficznego rozprzestrzeniania się korzystnego genu. Wykazali, że częstotliwość genów zachowuje się jak fala poruszająca się z dobrze zdefiniowaną prędkością zależną od przewagi genu i współczynnika dyfuzji. Ich prace stanowiły punkt wyjścia dla teorii równań reakcja-dyfuzja.

W 1937 roku ukazały się dwa artykuły wprowadzające nowe podejście do badania heterogeniczności przestrzennej w dynamice populacji. Fisher był autorem pierwszego artykułu, zatytułowanego *Fala postępu korzystnych genów*, który ukazał się w *Annals of Eugenics*. Badał on przestrzenne rozprzestrzenianie się korzystnego genu w populacji. W pewnym uproszczeniu rozważał przestrzeń zredukowaną do jednego wymiaru i oznaczył przez $u(x, t)$ część populacji znajdującej się w punkcie x w czasie t , która posiada korzystny gen. Więc $0 \leq u(x, t) \leq 1$. Aby uwzględnić dobór naturalny, użył on równania (14.6) z czasem ciągłym

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

gdzie a jest dodatnim parametrem. Dla danej wartości x , otrzymujemy równanie logistyczne Verhulsta (patrz rozdział 6) z rozwiązaniem $u(x, t)$, które dąży do 1 przy $t \rightarrow +\infty$. Ponadto Fisher założył, że potomstwo osobnika znajdującego się w punkcie x z korzystnym genem nie pozostaje w tym samym punkcie, lecz rozprasza się losowo w sąsiedztwie x . Przez analogię do fizyki argumentował, że do równania na $u(x, t)$ należy dodać człon dyfuzyjny, co prowadzi do równania różniczkowego cząstkowego

$$\frac{\partial u}{\partial t} = au(1 - u) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}. \quad (20.1)$$

Gdy współczynnik selekcji a wynosi zero, sprowadza się to do równania dyfuzji wprowadzonego przez Fouriera w jego teorii ciepła, a później wykorzystanego przez Ficka do dyfuzji cząstek fizycznych. W 1904 roku Ronald

Ross zaczął rozważać losową dyspersję w dynamice populacji. Zastanawiał się wówczas, w jaki sposób gęstość komarów maleje wraz ze wzrostem odległości od miejsca rozrodu. Problemem tym zainteresowali się Karl Pearson i Lord Rayleigh. Do 1937 roku literatura naukowa dotycząca równań dyfuzji znacznie się powiększyła, w szczególności po pracach Einsteina nad ruchem Browna.

Fisher pokazał, że istnieją rozwiązania równania (20.1) w postaci $u(x, t) = U(x + vt)$ spełniające trzy warunki

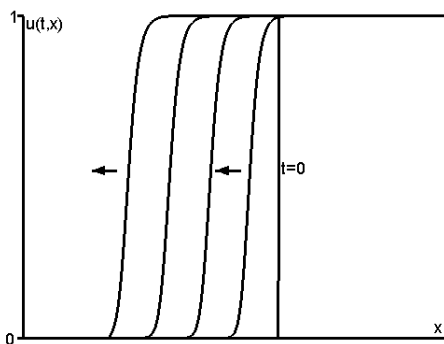
$$0 \leq u(x, t) \leq 1, \quad u(x, t) \xrightarrow{x \rightarrow -\infty} 0, \quad u(x, t) \xrightarrow{x \rightarrow +\infty} 1,$$

pod warunkiem, że $v \geq v^*$, gdzie

$$v^* = 2\sqrt{aD}.$$

Rozwiązania te łączą stan stacjonarny $u = 1$ z korzystnym genem ze stanem stacjonarnym $u = 0$, w którym takiego genu nie ma. Reprezentują one fale rozchodzące się z prędkością v w kierunku malejących wartości x . Istotnie, $u(x - vT, t + T) = u(x, t)$: część fali, która znajdowała się w pozycji x w czasie t przenosi się do pozycji $x - vT$ w czasie $t + T$.

Rysunek 20.1: Propagacja od lewej do prawej korzystnego genu z prędkością v^* . Częstotliwość genów $u(t, x)$ w chwili $t = 0$ jest funkcją krokową.



Rzeczywiście, podstawiając $z = x + vt$, Fisher zauważył, że jeśli $u(x, t) = U(z)$, to $\frac{\partial u}{\partial t} = vU'(z)$, $\frac{\partial u}{\partial x} = U'(z)$ oraz $\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = U''(z)$. Jeśli u jest rozwiązaniem równania (20.1), to

$$vU'(z) = aU(z)(1 - U(z)) + DU''(z). \quad (20.2)$$

Gdy u jest bliskie 0, tzn. gdy $z \rightarrow -\infty$, Fisher spodziewał się, że $U(z) \rightarrow 0$ i $U'(z) \rightarrow 0$. Oznaczmy przez k granicę $U'(z)/U(z)$, gdy $z \rightarrow -\infty$. Z reguły de L'Hôpitala wiemy, że $U''(z)/U'(z) \rightarrow k$. Dlatego, $U''(z)/U(z) = [U''(z)/U'(z)] \times [U'(z)/U(z)] \rightarrow k^2$. Dzieliąc równanie (20.2) przez $U(z)$ i przechodząc z z do $-\infty$, otrzymujemy równanie drugiego rzędu $Dk^2 - vk + a = 0$. Ale k musi być liczbą rzeczywistą. Zatem delta tego równania musi być nieujemna: $v^2 - 4aD \geq 0$, lub $v \geq 2\sqrt{aD} = v^*$. Stąd $v \geq v^*$ jest warunkiem koniecznym istnienia fali rozchodzącej się z prędkością v . Jest to również warunek dostateczny, jak wyjaśniono poniżej.

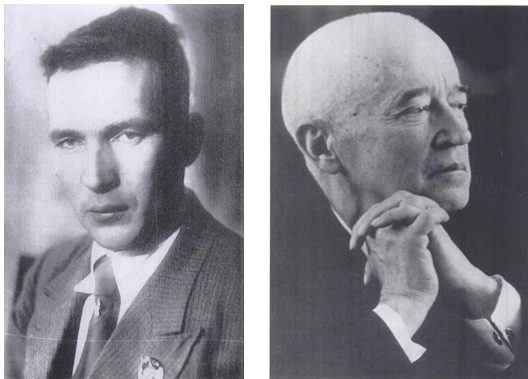
Fisher zauważył, że tylko fala rozchodząca się dokładnie z prędkością v^* jest wybrana dla dużej klasy warunków początkowych, np. dla funkcji schodkowej: $u(x,0) = 0$ dla $x < 0$, $u(x,0) = 1$ dla $x \geq 0$. Rysunek 20.1 pokazuje jak ten nieciągły warunek początkowy staje się stopniowo gładką falą rozchodzącą się w kierunku malejącego x z prędkością v^* .

W tym samym 1937 roku, niezależnie od pracy Fishera, Andriej Nikołajewicz Kołmogorow, Iwan Gieorgijewicz Pietrowski i Nikołaj Siemionowicz Piskunow badali ten sam problem propagacji genu dominującego.

Kołmogorow urodził się w 1903 r. w Tambowie w Rosji. Podczas studiów matematycznych na Moskiewskim Uniwersytecie Państwowym wykonał ważne prace dotyczące szeregów trygonometrycznych. W 1929 r. został pracownikiem naukowym Instytutu Matematyki i Mechaniki, a w 1931 r. profesorem uniwersyteckim. Pracował nad procesami stochastycznymi i ich związkami z równaniami różniczkowymi i cząstkowymi. W 1933 r. opublikował rozprawę o nowoczesnych podstawach teorii prawdopodobieństwa. Jego zainteresowania badawcze obejmowały topologię, teorię aproksymacji, łańcuchy Markowa, ruch Browna, a także zastosowania do problemów biologicznych. W 1935 r. opublikował artykuł o genetyce, w którym omówił wyniki Hardy'ego, Fishera i Wrighta. W 1936 r. opublikował artykuł o uogólnieniu modelu Lotki–Volterra.

Pietrowski urodził się w 1901 roku w Sevsku. Studiował również matematykę na Moskiewskim Uniwersytecie Państwowym, gdzie w 1933 roku został profesorem. Zajmował się głównie teorią równań różniczkowych cząstkowych i topologią rzeczywistych krzywych algebraicznych, ale napisał też kilka artykułów na temat równań różniczkowych zwyczajnych i teorii prawdopodobieństwa. Piskunow, który urodził się w 1908 roku, był kolejnym byłym studentem matematyki na Moskiewskim Uniwersytecie Państwowym.

W latach trzydziestych Kołmogorow utrzymywał kontakty z A. S. Serebrowskim, pionierem genetyki populacyjnej w Moskwie. Obrona genetyki



Rysunek 20.2: Kołmogorow (1903–1987) oraz Pietrowski (1901–1973)

mendlowskiej w ZSRR stawała się coraz bardziej niebezpieczna z powodu wzrostu znaczenia Łysenki, agronoma, któremu udało się przekonać Stalina, że genetyka mendlowska jest tylko „burżuazyjną pseudonauką”. Siódmy Międzynarodowy Kongres Genetyki, pierwotnie zaplanowany na 1937 rok w Moskwie, został odwołany. Wielu radzieckich genetyków zostało straconych lub zesłanych do obozów pracy.

W artykule z 1937 r. zatytułowanym *Badanie równania dyfuzji ze wzrostem ilości substancji i jego zastosowanie do problemu biologicznego*, który ukazał się w biuletynie Moskiewskiego Uniwersytetu Państwowego, Kołmogorow, Pietrowski i Piskunow posłużyli się jednak modelem matematycznym opartym na genetyce mendlowskiej. Ich model był równaniem różniczkowym cząstkowym postaci

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

gdzie $u(x, t)$ jest ponownie częstością występowania korzystnego genu w punkcie x i czasie t . Przyjmuje się, że funkcja $f(u)$ spełnia kilka warunków: $f(0) = f(1) = 0$, $f(u) > 0$ jeśli $0 < u < 1$, $f'(0) > 0$ oraz $f'(u) < f'(0)$ jeśli $0 < u \leq 1$. Autorzy pokazali wynik analogiczny do Fishera, ale z bardziej rygorystycznym dowodem: jeśli warunek początkowy jest taki, że $0 \leq u(x, 0) \leq 1$, $u(x, 0) = 0$ dla wszystkich $x < x_1$ i $u(x, 0) = 1$ dla wszystkich $x > x_2 \geq x_1$, to gen rozprzestrzeni się z prędkością $v^* = 2\sqrt{f'(0)D}$.

Poszukiwanie rozwiązania $u(x, t) = U(z)$ gdzie $z = x + vt$ prowadzi do oczywistego uogólnienia równania (20.2) $vU'(z) = f(U(z)) + DU''(z)$. To równanie różniczkowe drugiego rzędu można zapisać jako układ równań różniczkowych pierwszego rzędu

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

Przypomnijmy, że $U(z)$ powinno być takie, aby $U(z) \rightarrow 0$ jeśli $z \rightarrow -\infty$ i $U(z) \rightarrow 1$ jeśli $z \rightarrow +\infty$. W pobliżu stanu stacjonarnego ($U = 0, p = 0$) układu (20.4), mamy $f(U) \approx f'(0)U$. Zatem (20.4) może być aproksymowany przez układ liniowy

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

Szukając rozwiązań wykładniczych postaci $U(z) = U_0 e^{kz}$ oraz $p(z) = p_0 e^{kz}$ otrzymujemy równanie charakterystyczne $Dk^2 - vk + f'(0) = 0$, tak jak w artykule Fishera. Ponownie k musi być rzeczywiste (w przeciwnym razie u oscylowałoby i przyjmowałoby wartości ujemne). Zatem $v \geq 2\sqrt{f'(0)D} = v^*$. Dwa pierwiastki dla k są wtedy rzeczywiste i dodatnie. Jeśli $v > v^*$, to oba pierwiastki są różne i stan stacjonarny ($U = 0, p = 0$) jest węzłem niestabilnym. Jeśli $v = v^*$, to oba pierwiastki są identyczne i ($U = 0, p = 0$) jest niestabilnym węzłem zdegenerowanym, jak pokazano na rysunku 20.3. Analogicznie, układ (20.4) w pobliżu stanu stacjonarnego ($U = 1, p = 0$) prowadzi do układu liniowego

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

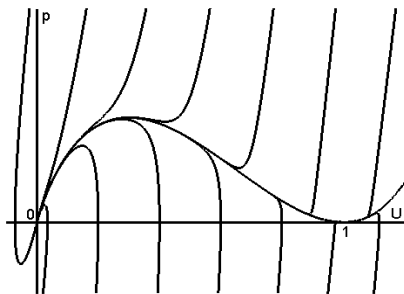
i do równania charakterystycznego $Dk^2 - vk + f'(1) = 0$. Wyróżnik wynosi $v^2 - 4Df'(1) \geq 0$, ponieważ $f'(1) \leq 0$. Jeśli $f'(1) < 0$, to istnieją dwa pierwiastki rzeczywiste przeciwnego znaku i ($U = 1, p = 0$) jest punktem siodłowym. Jeśli $f'(1) = 0$, to jeden pierwiastek jest zerowy, a drugi dodatni (patrz rysunek 20.3). Szczegółowa analiza pokazuje w rzeczywistości, że dla wszystkich $v \geq 2\sqrt{f'(0)D}$ istnieje unikalna krzywa całkowa łącząca dwa stany stacjonarne ($U = 0, p = 0$) i ($U = 1, p = 0$), jak w szczególnym przypadku na rysunku 20.3.

Kołmogorow, Pietrowski i Piskunow pokazali dalej rygorystycznie, że równanie różniczkowe cząstkowe (20.3) ma jedyne rozwiązanie $u(x, t)$

spełniające warunek początkowy oraz że to rozwiązanie jest takie, że $0 < u(x,t) \leq 1$ dla wszystkich x i $t > 0$, ponadto $u(x,t)$ pozostaje rosnącą funkcją x , jeśli jest taka w $t = 0$ i wreszcie, że $u(x,t)$ rzeczywiście zbiega do profilu falowego rozchodzącego się z prędkością v^* . Dowody są zbyt długie, by je tu streścić.

Zauważmy, że funkcja $f(u) = au(1-u)$ użyta przez Fishera spełnia wszystkie te warunki z $f'(0) = a$. Kołmogorow, Pietrowski i Piskunow, zainspirowani równaniem (14.5), rozważali funkcję $f(u) = au(1-u)^2$, która spełnia te same warunki i daje tę samą prędkość propagacji.

Rysunek 20.3: Wykres (U, p) przedstawiający niektóre krzywe całkowite układu (20.5), a w szczególności jedyną krzywą łączącą $(U = 1, p = 0)$ z $(U = 0, p = 0)$, która jest tą, która nadaje kształt rozchodzącej się fali. Tutaj $f(u) = au(1-u)^2$, $a = 1$, $D = 1$ i $v = v^* = 2$.



Artykuły Fishera oraz Kołmogorowa, Pietrowskiego i Piskunowa były punktem wyjścia do budowy wielu modeli matematycznych z dyfuzją geograficzną w genetyce, ekologii i epidemiologii. Modele te znane są jako „równania reakcji-dyfuzji”.

Jeśli chodzi o Kołmogorowa, to od 1938 r. badał on również problem wymierania nazwisk rodowych rozważany przez Bienaymego, Galtona, Watsona, Fishera, Haldane’a, Erlanga i Steffensena: proces stochastyczny, który jest wspólny dla wszystkich tych prac, nazwał „procesem gałązkowym”. W 1939 r. został członkiem Akademii Nauk ZSRR. Później wniósł ważny wkład do problemu turbulencji w mechanice płynów (1941), do teorii układów dynamicznych związanych z mechaniką nieba (1953) i do teorii informacji (od 1956). Współtworzył encyklopedię, podręczniki szkolne i akademickie, pomagał w zakładaniu eksperymentalnego liceum, redagował czasopismo popularnonaukowe. Zmarł w Moskwie w 1987 r. Otrzymał wiele nagród międzynarodowych (m.in. nagrodę Balzana w 1963 r. i nagrodę Wolfa w 1980 r.). W 1940 r. Pietrowski został dziekanem Wydziału Mechaniczno-Matematycznego Moskiewskiego Uniwersytetu Państwowego. Od 1951 r. do śmierci w 1973

r. pełnił funkcję rektora tej uczelni. Od 1946 r. był członkiem rzeczywistym Akademii Nauk ZSRR, a w 1966 r. przewodniczącym Międzynarodowego Kongresu Matematyków, który odbył się w Moskwie. Pisał podręczniki z zakresu równań różniczkowych zwyczajnych, cząstkowych i całkowych. Piskunow został profesorem w akademii wojskowej. Jego podręcznik rachunku różniczkowego i całkowego był używany przez wiele uczelni technicznych. Zmarł w 1977 roku.

Literatura uzupełniająca

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, S. 4–30. Gordon and Breach, Amsterdam (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. Shiryayev, A.N.: *Selected Works of A. N. Kolmogorov*, vol. 2. Kluwer (1992)
7. Shiryayev, A.N.: Andrei Nikolaevich Kolmogorov (April 25, 1903 to October 20, 1987). In: *Kolmogorov in Perspective*, 1–88. Am. Math. Soc. (2000)

Rozdział 21

Macierz Lesliego (1945)

W 1945 roku brytyjski ekolog P.H. Leslie przeanalizował model macierzowy dla populacji gryzoni o strukturze wiekowej, adaptując w ten sposób pracę Lotki do ram czasu dyskretnego. Udowodnił, że tempo wzrostu odpowiada wartości własnej, a stabilna struktura wiekowa wektorowi własnemu. Oszacował również numerycznie współczynnik reprodukcji netto R_0 dla szczura brunatnego.

Patrick Holt Leslie urodził się w 1900 r. w pobliżu Edynburga w Szkocji. Studiował w *Christ Church College* na Uniwersytecie Oksfordzkim i w 1921 roku uzyskał tytuł licencjata w dziedzinie fizjologii. Z powodu problemów zdrowotnych nie mógł jednak ukończyć studiów medycznych. Po kilku latach pracy jako asystent bakteriologii na wydziale patologii, zajął się statystyką i w 1935 r. wstąpił do *Bureau of Animal Population*, nowego ośrodka badawczego założonego przez Charlesa Eltona. Celem tego ośrodka było badanie fluktuacji populacji zwierząt poprzez badania terenowe i eksperymenty laboratoryjne. Większość badań dotyczyła gryzoni: analiza cykli zająca i jego drapieżnika rysia z wykorzystaniem archiwów *Hudson's Bay Company* w Kanadzie, śledzenie ekspansji terytorialnej wiewiórki szarej kosztem wiewiórki rudej w Anglii, zbieranie danych o nornicach w okolicach Oxfordu itd. Leslie zastosował do danych o nornicach metody opracowane przez Lotkę dla demografii człowieka. W czasie II wojny światowej badania ośrodka koncentrowały się na metodach kontroli szczurów i myszy w silosach.



Rysunek 21.1:
P. H. Leslie (1900–1972)

W 1945 roku Leslie opublikował swój najśłynniejszy artykuł w *Biome-*

trika, czasopiśmie założonym przez Galtona, Pearsona i Weldona w 1901 roku. Artykuł ten nosił tytuł *O zastosowaniu macierzy w pewnej matematyce populacyjnej*. Leslie rozważał model wzrostu liczby samic w populacji zwierząt, np. populacji szczurów (ale może to być również populacja ludzi). Populacja jest podzielona na $K + 1$ grup wiekowych: $P_{k,n}$ jest liczbą samic w wieku k w czasie n ($k = 0, 1, \dots, K; n = 0, 1, \dots$). Niech f_k będzie wskaźnikiem urodzeń w wieku k , a dokładniej liczbą córek urodzonych przez jedną samicę między czasem n a czasem $n + 1$. Wtedy K jest maksymalnym wiekiem z niezerowym współczynnikiem urodzeń ($f_K > 0$). Oznaczmy przez s_k prawdopodobieństwo, że zwierzę w wieku k przeżyje przynajmniej do wieku $k + 1$. Wtedy struktura wiekowa populacji jest dana następującym układem równań:

$$\begin{cases} P_{0,n+1} = f_0 P_{0,n} + f_1 P_{1,n} + \dots + f_K P_{K,n} \\ P_{1,n+1} = s_0 P_{0,n} \\ P_{2,n+1} = s_1 P_{1,n} \\ \vdots \\ P_{K,n+1} = s_{K-1} P_{K-1,n} \end{cases}$$

Wszystkie liczby f_k są nieujemne, zaś s_k spełnia warunek $0 < s_k < 1$. Na przełomie XIX i XX wieku matematycy przyjęli zwyczaj zapisywania takich układów równań w skróconej postaci¹

$$P_{n+1} = M P_n, \quad (21.1)$$

gdzie P_n jest wektorem kolumnowym $(P_{0,n}, \dots, P_{K,n})$ a M jest macierzą kwadratową (tzn. tablicą liczb o $K + 1$ wierszach i $K + 1$ kolumnach)

$$M = \begin{pmatrix} f_0 & f_1 & f_2 & \dots & f_K \\ s_0 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & s_1 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & 0 & s_{K-1} & 0 \end{pmatrix}.$$

Aby zrozumieć zachowanie układu (21.1) w funkcji czasu, Leslie poszukiwał geometrycznie rosnącego lub malejącego rozwiązania $P_n = r^n V$. Liczba r i wektor V muszą spełniać

$$M V = r V. \quad (21.2)$$

W tym przypadku r jest nazywane wartością własną, a V wektorem własnym macierzy M . Innymi słowy, problem polega na znalezieniu rozkładu wieku

¹Co oznacza, że $P_{k,n+1} = M_{k,0} P_{0,n} + M_{k,1} P_{1,n} + \dots + M_{k,K} P_{K,n}$ dla wszystkich k .

V , który w każdym kroku czasowym jest mnożony przez stałą r . Podążając za terminologią Lotki, takie rozkłady nazywamy stabilnymi. Wracając do bardziej typowych zapisów, równanie (21.2) można przepisać jako

$$\begin{cases} f_0 V_0 + f_1 V_1 + \dots + f_K V_K = r V_0, \\ s_0 V_0 = r V_1, \quad s_1 V_1 = r V_2, \quad \dots, \quad s_{K-1} V_{K-1} = r V_K. \end{cases}$$

Z ostatnich K równań wynika, że

$$V_1 = \frac{s_0 V_0}{r}, \quad V_2 = \frac{s_0 s_1 V_0}{r^2}, \quad \dots \quad V_K = \frac{s_0 s_1 \dots s_{K-1} V_0}{r^K}.$$

Podstawiając to do pierwszego równania, upraszczając przez V_0 i mnożąc przez r^K , Leslie otrzymał równanie charakterystyczne

$$r^{K+1} = f_0 r^K + s_0 f_1 r^{K-1} + s_0 s_1 f_2 r^{K-2} + \dots + s_0 s_1 \dots s_{K-1} f_K. \quad (21.3)$$

Jest to równanie wielomianowe zmiennej r stopnia $K + 1$. Zatem istnieje $K + 1$ rzeczywistych lub zespolonych pierwiastków r_1, \dots, r_{K+1} . Ponadto Leslie zauważył (korzystając z reguły znaków Kartezjusza dla wielomianów), że istnieje tylko jeden pierwiastek rzeczywisty dodatni. Nazwijmy go r_1 .

Leslie zasugerował również, że w większości biologicznie realistycznych warunków (które można uściślić za pomocą teorii Perrona i Frobeniusa dla macierzy nieujemnych), wartość własna r_1 jest ściśle większa niż moduły wszystkich pozostałych rzeczywistych lub złożonych wartości własnych (nazwijmy je r_2, \dots, r_{K+1}). Poza tym wszystkie pierwiastki z (21.3) są zwykle różne. Dla każdej wartości własnej r_i można znaleźć związany z nią wektor własny. Niech Q będzie macierzą kwadratową o rozmiarze $K + 1$, której kolumny $K + 1$ zawierają wektory własne odpowiednio związane z r_1, \dots, r_{K+1} . Wtedy $MQ = QD$, gdzie D jest macierzą diagonalną $[r_1, \dots, r_{K+1}]$. Zatem $M = QDQ^{-1}$ i

$$P_n = M^n P_0 = QD^n Q^{-1} P_0.$$

Zauważmy, że D^n jest macierzą diagonalną $[(r_1)^n, \dots, (r_{K+1})^n]$ i że

$$D^n / r_1^n \longrightarrow \mathcal{D} = [1, 0, \dots, 0]$$

gdy $n \rightarrow +\infty$, ponieważ $r_1 > |r_i|$ dla $i \neq 1$. Zatem $P_n / (r_1)^n$ jest zbieżne do $Q \mathcal{D} Q^{-1} P_0$.

Każda składowa wektora struktury wiekowej P_n rośnie lub maleje jak $(r_1)^n$. Jeśli $r_1 > 1$, to populacja rośnie wykładniczo. Jeśli $r_1 < 1$, to maleje wykładniczo. Na podstawie równania (21.3) można łatwo pokazać, że

warunek $r_1 > 1$ jest prawdziwy wtedy i tylko wtedy, gdy parametr \mathcal{R}_0 , zdefiniowany przez

$$\mathcal{R}_0 = f_0 + s_0 f_1 + s_0 s_1 f_2 + \cdots + s_0 s_1 \cdots s_{K-1} f_K,$$

jest ściśle większy od 1. Zauważmy, że $s_0 s_1 \cdots s_{k-1}$ jest prawdopodobieństwem przeżycia co najmniej do wieku k . Parametr \mathcal{R}_0 jest więc średnią liczbą córek urodzonych przez jedną samicę w ciągu jej życia i jest analogiczny do wzorów (10.2), (12.2) i (16.9). Niniejszy model jest swego rodzaju dyskretno-czasowym analogiem pracy Lotki (patrz rozdział 10) oraz uogólnieniem obejmującym wskaźnik urodzeń zależny od wieku pracy Eulera (patrz rozdział 3).

Leslie zilustrował swoją metodę, wykorzystując dane opublikowane przez amerykańskiego kolegę na temat współczynników urodzeń i przeżywalności f_k i s_k dla szczura brunatnego. Po kilku operacjach statystycznych, aby uzupełnić dane w rozsądny sposób, otrzymał $\mathcal{R}_0 \approx 26$.

Macierzowe sformułowanie Lesliego problemów dynamiki populacji jest obecnie używane przez wielu biologów. Obliczenia są znacznie uproszczone dzięki nowoczesnym komputerom i oprogramowaniu naukowemu, które potrafi obliczyć wartości własne i wektory własne dowolnej macierzy. Można łatwo obliczyć zarówno parametr \mathcal{R}_0 jak i tempo wzrostu r_1 .

Po II wojnie światowej Leslie wykorzystał swoją metodę do obliczania tempa wzrostu innych gatunków zwierząt: ptaków, chrząszczy itp. Pracował również nad modelami stochastycznymi, modelami konkurencji między gatunkami oraz analizą danych typu „przechwytywanie-rejestrowanie”. Przeszedł na emeryturę w 1967 roku. W tym samym roku, kiedy Charles Elton również odszedł na emeryturę, Biuro Populacji Zwierząt przestało istnieć jako niezależny ośrodek badawczy i stało się częścią Wydziału Zoologii Uniwersytetu w Oxfordzie. Leslie zmarł w 1972 roku.

Literatura uzupełniająca

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)

Rozdział 22

Perkolacja i epidemie (1957)

W 1957 roku Hammersley i Broadbent rozważali problem przepływu „płynu” w nieskończonej regularnej sieci kwadratowej, w której dwa sąsiednie węzły są połączone z danym prawdopodobieństwem. Wśród możliwych przykładów wymienili rozprzestrzenianie się epidemii w sadzie. Pokazali, że istnieje prawdopodobieństwo krytyczne, poniżej którego nie może wystąpić duża epidemia i powyżej którego duże epidemie występują z dodatnim prawdopodobieństwem. Ich artykuł był punktem wyjścia dla teorii perkolacji.

John Michael Hammersley urodził się w 1920 r. w Szkocji, gdzie jego ojciec pracował dla amerykańskiej firmy eksportującej stal. Rozpoczął studia w *Emmanuel College* na Uniwersytecie Cambridge, ale w 1940 r. musiał wstąpić do wojska. Pracował przy udoskonalaniu obliczeń dla artylerii. Po ukończeniu studiów w 1948 r. został asystentem na Uniwersytecie Oksfordzkim w grupie zajmującej się projektowaniem i analizą eksperymentów. W 1955 r. rozpoczął pracę w *Atomic Energy Research Establishment* w Harwell koło Oksfordu.



Rysunek 22.1:
Hammersley (1920–2004)

Simon Ralph Broadbent urodził się w 1928 roku. Studiował inżynierię w Cambridge, matematykę w *Magdalen College* w Oxfordzie (gdzie również pisał poezję) i rozpoczął studia doktoranckie w dziedzinie statystyki w Imperial College w Londynie na temat *Niektóre badania odejścia od jednolitej dyspersji*. Podczas studiów doktoranckich otrzymał wsparcie od *British Coal*

Utilisation Research Association, aby zbadać problemy statystyczne, które mogłyby być związane z produkcją węgla.

W 1954 roku w *Royal Statistical Society* w Londynie odbyło się sympozjum poświęcone metodom Monte Carlo, sponsorowane przez *Atomic Energy Research Establishment*. Metody te, zapoczątkowane w latach 40. przez Johna von Neumanna, Stanisława Ulama i Nicholasa Metropolisa w *Los Alamos Laboratory*, wykorzystują stochastyczne symulacje komputerowe do szacowania nieznanymi wielkościami matematycznymi. Hammersley przedstawił na sympozjum w Londynie referat, który przygotował we współpracy z Mortonem, kolegą z Harwell. Referat ten został również opublikowany w *Journal of the Royal Statistical Society*. Podczas dyskusji po prezentacji na sympozjum, Broadbent wspominał o ciekawym problemie, który można by zbadać przy użyciu metody Monte Carlo: biorąc pod uwagę regularną sieć porów w dwóch lub trzech wymiarach, takich, że dwa sąsiednie pory są połączone z prawdopodobieństwem p , jaka część sieci byłaby wypełniona przez gaz, gdyby został on wprowadzony przez jeden z tych porów? Broadbent w rzeczywistości myślał o projektowaniu masek przeciwgazowych dla górników, a w szczególności o rozmiarze porów, który byłby niezbędny do ich funkcjonowania.

Hammersley zaczął wtedy pracować z Broadbentem nad problemem masek przeciwgazowej. Zdali sobie sprawę, że jest to tylko prototyp rodziny problemów, które nie zostały jeszcze zbadane: deterministyczne rozprzestrzenianie się „pływu” (znaczenie zależy od kontekstu) w przypadkowym ośrodku. Hammersley nazwał to „perkolacją”, przez analogię do tego, co dzieje się w dzbanku do kawy. W *Atomic Energy Research Establishment* Hammersley miał również dostęp do jednych z najpotężniejszych komputerów swoich czasów, aby testować metody Monte Carlo na problemach perkolacji.

W 1957 roku Broadbent i Hammersley opublikowali wreszcie pierwszy artykuł na temat matematycznej teorii perkolacji. Wśród rozważanych przez nich przykładów znalazł się model dynamiki populacji, a mianowicie rozprzestrzenianie się epidemii w sadzie. Zakłada się, że drzewa w bardzo dużym sadzie są umieszczone w węzłach kwadratowej sieci. Każde z czterech najbliższych położonych drzew od danego zainfekowanego drzewa ma prawdopodobieństwo p , że jest również zainfekowane. Pytanie brzmi, czy duża liczba drzew zostanie zainfekowana, czy też epidemia pozostanie lokalna. Zależy to oczywiście od prawdopodobieństwa p , które z kolei jest związane z odległością między drzewami, czyli szerokością siatki sieci.

Broadbent i Hammersley rozpatrywali ograniczający przypadek, gdy sad jest nieskończony i obejmuje całą płaszczyznę, z jednym zainfekowanym drzewem na początku. Niech $f(p)$ będzie prawdopodobieństwem, że nie-

skończona liczba drzew zostanie zainfekowana z tego źródła. Można się spodziewać, że $f(p)$ będzie rosnącą funkcją p , gdzie $f(0) = 0$ i $f(1) = 1$. Ich głównym wynikiem było to, że istnieje krytyczne prawdopodobieństwo p^* , $0 < p^* < 1$, takie, że:

- jeśli $p < p^*$, to $f(p) = 0$, więc tylko skończona liczba drzew jest zainfekowana;
- jeśli $p > p^*$, to $f(p) > 0$ i nieskończona liczba drzew może być zainfekowana.

Dowód polega na zbadaniu liczby różnych „samonieprzecinających się ścieżek” na płaszczyźnie startujących ze źródła infekcji. Ścieżki te przechodzą przez pewną liczbę sąsiadujących drzew (pamiętajmy, że każde drzewo ma czterech sąsiadów), nie odwiedzając żadnego drzewa więcej niż raz. Samonieprzecinająca się ścieżka długości n kroków jest ścieżką infekcji z prawdopodobieństwem p^n , ponieważ infekcja może być przeniesiona z każdego odwiedzonego drzewa na następne z prawdopodobieństwem p . Niech $q(j, n)$ będzie prawdopodobieństwem, że wśród wszystkich samonieprzecinających się ścieżek z n krokami, istnieje dokładnie j takich ścieżek, które są ścieżkami infekcji. Jeżeli istnieje nieskończona liczba zainfekowanych drzew, to dla wszystkich liczb całkowitych n istnieje przynajmniej jedna samonieprzecinająca się ścieżka o n krokach, która jest ścieżką infekcji. Zatem

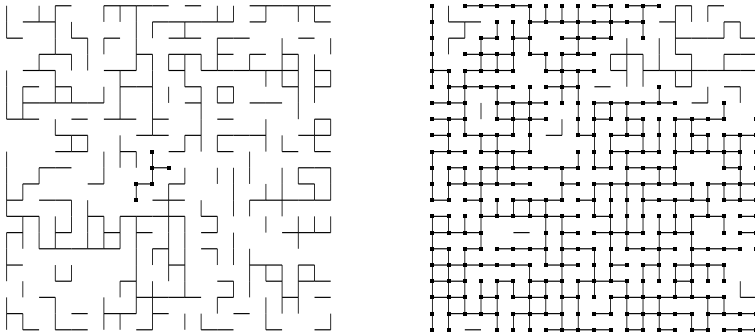
$$0 \leq f(p) \leq \sum_{j=1}^{\infty} q(j, n) \leq \sum_{j=1}^{\infty} j q(j, n)$$

dla wszystkich n . Ale $\sum_{j=1}^{\infty} j q(j, n)$ jest oczekiwaną liczbą samonieprzecinających się ścieżek o n krokach, które są ścieżkami infekcji. Liczba ta jest równa $p^n s(n)$, gdzie $s(n)$ jest całkowitą liczbą samonieprzecinających się ścieżek o n krokach. Hammersley mógł pokazać w pracy towarzyszącej, że $s(n)$ rośnie jak $e^{\kappa n}$, gdy $n \rightarrow +\infty$, gdzie κ jest nazywana stałą łączącą. Jeżeli $p < e^{-\kappa}$, to $p^n s(n)$ zmierza do 0 przy $n \rightarrow +\infty$ i $f(p) = 0$. Zatem $p^* \geq e^{-\kappa} > 0$.

W praktyce lepiej jest więc, gdy drzewa nie są zbyt blisko siebie, aby utrzymać p poniżej p^* w przypadku epidemii. Ale im bliżej są drzewa, tym większa produkcja z hektara. Trzeba znaleźć kompromis.

Jak zauważyli Broadbent i Hammersley, istnieje pewne podobieństwo między istnieniem prawdopodobieństwa krytycznego w procesach perkolacyjnych a istnieniem progu w procesach gałązkowych (patrz rozdział 7).

Można spróbować oszacować numerycznie prawdopodobieństwo krytyczne p^* . W tym celu ustalamy wartość p i aproksymujemy nieskończoną sieć przez skończoną sieć kwadratową o rozmiarze $N \times N$, gdzie N jest wystarczająco duże. Przyjmijmy na przykład, że drzewo w środku sieci jest zainfekowane. Za pomocą komputera można losowo wybrać, które drzewa mogą zarażać inne drzewa. Rysunek 22.2a i rysunek 22.2b pokazują losowo wybrane ścieżki infekcji przy użyciu krawędzi jak w grafie. Na rysunku 22.2a, p jest mniejsze niż p^* . Na rysunku 22.2b, p jest większe niż p^* . Można łatwo określić, które drzewa mogą być zainfekowane, czyli takie, do których można dotrzeć ścieżką krawędzi zaczynającą się od zainfekowanego drzewa w centrum. Na rysunkach są one zaznaczone małymi czarnymi kwadratami.

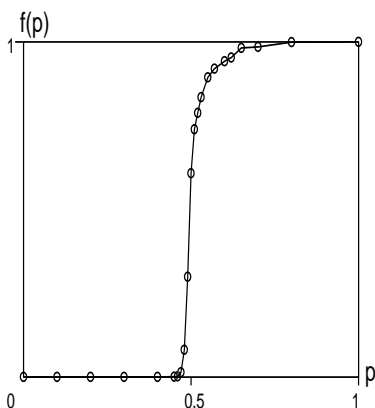


Rysunek 22.2: (a) Perkolacja z $p = 0,4$. (b) Perkolacja z $p = 0,55$.

Można wtedy sprawdzić, czy epidemia osiągnęła co najmniej granicę sieci $N \times N$. Jeśli tak jest i jeśli N jest wystarczająco duże, można uznać, że liczba zainfekowanych drzew jest „prawie nieskończona”. Powtarzając taką symulację wiele razy, można znaleźć przybliżoną wartość prawdopodobieństwa $f(p)$, że liczba zainfekowanych drzew jest nieskończona (jest to metoda Monte Carlo). Wreszcie, pozwalając p zmieniać się w zakresie od 0 do 1, można uzyskać przybliżenie progu p^* , który jest najmniejszą wartością taką, że $f(p) > 0$, jeśli $p > p^*$.

Artykuł Broadbenta i Hammersleya zawierał jedynie dowód istnienia progu p^* . W kolejnych latach Hammersley kontynuował rozwój matematycznej teorii perkolacji, a Broadbent zajął się innymi zagadnieniami. Wraz z rozwo-

jem komputerów w latach 70. XX wieku łatwiejsze stało się przeprowadzanie opisanych wyżej symulacji (rysunek 22.3). Wysłunięto wówczas przypuszczenie, że $p^* = 1/2$. Wynik ten został ostatecznie udowodniony w 1980 roku przez Harry'ego Kestena z Uniwersytetu Cornella.



Rysunek 22.3: Prawdopodobieństwo $f(p)$, że nieskończenie wiele drzew zostanie zainfekowanych jako funkcja p . Krzywą otrzymano przez przeprowadzenie 1000 symulacji na sieci 200×200 .

W latach 1959-1969 Hammersley pracował w Instytucie Ekonomii i Statystyki na Uniwersytecie Oksfordzkim. Został członkiem *Trinity College*. W 1964 r. opublikował we współpracy z Davidem Handscombem książkę *Metody Monte Carlo*. W 1976 r. został wybrany do *Royal Society*. W 1987 roku przeszedł na emeryturę, ale nadal odwiedzał *Oxford Centre for Industrial and Applied Mathematics*. Zmarł w 2004 roku.

Broadbent doktoryzował się w Imperial College w 1957 roku. Znalazł pracę w firmie przemysłowej, *United Glass Bottle Manufacturers*. Po dziesięciu latach pracy w przemyśle rozpoczął pracę w agencji informacyjnej *London Press Exchange*, która zajmowała się naukowymi badaniami czytelnictwa. W 1969 roku agencja została kupiona przez amerykańską firmę reklamową Leo Burnett. Broadbent pracował nad tym, jak zmierzyć skuteczność reklamy i opublikował kilka książek na ten temat: *Wydawanie pieniędzy na reklamę* (1975), *Budżet reklamowy* (1989), *Odpowiedzialna reklama* (1997) oraz *Kiedy reklamować* (1999). W 1980 roku pomógł założyć *Advertising Effectiveness Awards*. Przez kilka lat pracował w centrali Leo Burnett w Chicago jako dyrektor ds. ekonomiki marki. Prowadził również własną firmę konsultingową *BrandCon Limited*. Zmarł w 2002 roku.

Literatura uzupełniająca

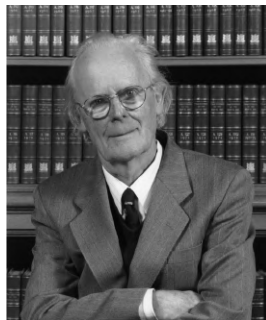
1. Grimmett, G., Welsh, D.: John Michael Hammersley. *Biogr. Mem. Fellows R. Soc.* 53, 163–183 (2007)
2. Broadbent, S.R.: Discussion on symposium on Monte Carlo methods. *J. R. Stat. Soc. B* 16, 68 (1954)
3. Broadbent, S.R., Hammersley, J.M.: Percolation processes I: Crystals and mazes. *Proc. Camb. 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)

Rozdział 23

Teoria gier i ewolucja (1973)

W 1973 roku Maynard Smith i Price opublikowali artykuł analizujący, dlaczego zwierzęta unikają używania swoich najgroźniejszych broni w konfliktach wewnątrzgatunkowych. Ich model wykorzystywał teorię gier i był jednym z tych, które zapoczątkowały zastosowanie tej matematycznej teorii do problemów ewolucji.

John Maynard Smith urodził się w Londynie w 1920 roku. Jego ojciec, który był chirurgiem, zmarł, gdy miał osiem lat. Maynard Smith uczył się w *Eton College*, a następnie rozpoczął studia inżynierskie w *Trinity College* na Uniwersytecie Cambridge. Był wówczas członkiem Komunistycznej Partii Wielkiej Brytanii. W 1939 r., kiedy wybuchła wojna, próbował zgłosić się na ochotnika do wojska, ale został odrzucony z powodu słabego wzroku. Skończył studia inżynierskie i przez kilka lat pracował przy projektowaniu samolotów wojskowych. W końcu zdecydował się zwrócić ku biologii, studiując genetykę w *University College* w Londynie pod kierunkiem Haldane'a. W 1952 r. został wykładowcą zoologii. Po wydarzeniach na Węgrzech w 1956 r. wystąpił z partii komunistycznej. W 1958 r. ukazała się jego pierwsza książka *Teoria ewolucji*. W 1965 r. został profesorem biologii na nowo powstałym Uniwersytecie w Sussex. Opublikował wówczas dwie kolejne książki: *Matematyczne idee w biologii* (1968) i *O ewolucji* (1972).



Rysunek 23.1:
Maynard Smith (1920–2004)

George R. Price urodził się w 1922 r. w USA. Studiował chemię na Uniwersytecie w Chicago, uzyskując tytuł doktora w 1946 r., po tym jak praco-

wał przy Projekcie Manhattan, budując bombę atomową. W 1950 r. został pracownikiem naukowym w dziedzinie medycyny na Uniwersytecie Minnesota. Później pracował jako niezależny dziennikarz dla różnych czasopism, a następnie powrócił do badań w IBM. W 1967 r., po leczeniu raka tarczycy, osiadł w Anglii i zajął się studiowaniem zupełnie innego przedmiotu: biologii ewolucyjnej. Od 1968 r. pracował w Londynie w *Galton Laboratory* w *University College*. Jego pierwsza praca w tej nowej dziedzinie, *Selekcja i kowariancja*, została opublikowana z pomocą W. D. Hamiltona w numerze *Nature* z 1970 r. i zawierała to, co dziś nazywamy równaniem Price'a.

Price złożył również kolejną pracę do *Nature*, tym razem na temat konfliktów między zwierzętami. Nie miał on jednak odpowiedniego formatu dla tego czasopisma. Maynard Smith, który był recenzentem, zasugerował więc przygotowanie krótszej wersji. Price zaczął pracować nad czymś innym, podczas gdy Maynard Smith zaczął rozwijać pomysł Price'a na własną rękę. W końcu Maynard Smith i Price opublikowali wspólny artykuł zatytułowany *Logika konfliktu zwierząt*, który *Nature* opublikowało w 1973 roku. Artykuł ten stanowił interesujący wkład do wykorzystania teorii gier w biologii ewolucyjnej. Wcześniej teoria gier była rozwijana głównie na potrzeby ekonomii i polityki, zwłaszcza po wydaniu w 1944 roku książki Johna von Neumanna i Oskara Morgensterna pt. *Teoria gier i zachowania ekonomiczne*. Punktem wyjścia dla Maynarda Smitha i Price'a było następujące pytanie: jak to się dzieje, że w konfliktach między zwierzętami tego samego gatunku rzadko kiedy „broń”, którą dysponują (rogi, pazury, jad itp.) jest używana do zabijania? Zgodnie z ideami Darwina dotyczącymi walki o życie, bardziej agresywne zwierzęta powinny wygrywać więcej walk i mieć większą liczbę potomstwa, co prowadzi do eskalacji użycia „broni”. Zauważmy, że był to czas zimnej wojny, więc temat miał również posmak polityczny.

Maynard Smith i Price wyobrazili sobie sekwencję gier, w których dwa zwierzęta mogą konkurować o zasób, na przykład terytorium w korzystnym siedlisku. W uproszczonej prezentacji, której Maynard Smith użył w swojej książce *Ewolucja i teoria gier* z 1982 roku, każde zwierzę przyjmuje albo strategię „jastrzębia”, albo „gołębia”. W dalszej części mówimy po prostu o jastrzębiach i gołębiach, ale mamy na myśli strategię przyjmowane przez zwierzęta tego samego gatunku. Niech $V > 0$ będzie wartością zasobu: jeśli \mathcal{R}_0 jest normalną średnią liczbą potomstwa zwierzęcia, to zwycięzca konkurencji ma średnio $\mathcal{R}_0 + V$ potomstwa.

Jeśli jastrzęb spotka innego jastrzębia, to walczą o zasób: zwycięzca otrzymuje zasób o wartości V , przegrany ponosi „koszt” $C > 0$. Każdy z dwóch jastrzębi ma prawdopodobieństwo równe $1/2$ wygranej w rywalizacji i takie samo prawdopodobieństwo przegranej. Oczekiwana wypłata z walki

między dwoma jastrzębiami wynosi zatem $\frac{1}{2}(V - C)$ dla dwóch konkurentów. Jeśli jednak jastrząb spotka gołębia, to jastrząb zdobywa zasób V , gołąb ucieka bez walki, a koszt wynosi 0. Wreszcie, jeśli spotkają się dwa gołębie, jeden z nich otrzymuje zasób V , drugi ucieka bez walki i bez kosztów. Każdy z dwóch gołębi ma takie samo prawdopodobieństwo $1/2$ wygranej, oczekiwana wypłata w przypadku spotkania dwóch gołębi wynosi więc $V/2$. Wypłaty te można podsumować jak w tabeli 23.1.

Tablica 23.1: Oczekiwane wypłaty w grze jastrząb-gołąb.

	jastrząb	gołąb
wypłata jastrzębia przeciwko...	$\frac{1}{2}(V - C)$	V
wypłata gołębia przeciwko...	0	$V/2$

Bardziej ogólnie, można sobie wyobrazić walki pomiędzy osobami, które mogą przyjąć jedną z dwóch strategii, nazwijmy je 1 i 2, z macierzą oczekiwanych wypłat $(G_{i,j})_{1 \leq i,j \leq 2}$. W powyższym przykładzie jastrzębie postępują zgodnie ze strategią 1, a gołębie zgodnie ze strategią 2, $G_{1,1} = \frac{1}{2}(V - C)$, $G_{1,2} = V$, $G_{2,1} = 0$ oraz $G_{2,2} = V/2$. W oryginalnym artykule z 1973 r., Maynard Smith i Price w rzeczywistości wykorzystali już symulacje komputerowe do przetestowania więcej niż dwóch możliwych strategii (były one nazywane jastrzębiem, myszą, tyranem, odwetowcem i prowokatorem).

Wyobraźmy sobie teraz dużą populację zwierząt tego samego gatunku z proporcją x_n jastrzębi i proporcją $1 - x_n$ gołębi w pokoleniu n . Jastrzębie w pokoleniu n mają średnią liczbę potomstwa równą

$$R_1(n) = \mathcal{R}_0 + x_n G_{1,1} + (1 - x_n) G_{1,2}. \quad (23.1)$$

Podobnie, gołębie mają średnią liczbę potomstwa równą

$$R_2(n) = \mathcal{R}_0 + x_n G_{2,1} + (1 - x_n) G_{2,2}. \quad (23.2)$$

Średnia liczba potomstwa w całej populacji wynosi zatem

$$R(n) = x_n R_1(n) + (1 - x_n) R_2(n).$$

Zapominając o możliwych subtelnościach związanych z rozmnażaniem płciowym, widzimy, że udział jastrzębi w następnym pokoleniu wynosi

$$x_{n+1} = x_n R_1(n) / R(n). \quad (23.3)$$

Stąd $x_{n+1} > x_n$, jeśli $R_1(n) > R(n)$ i $x_{n+1} < x_n$, jeśli $R_1(n) < R(n)$. Istnieją trzy możliwe stany stacjonarne: $x = 0$, $x = 1$ oraz

$$x^* = \frac{G_{1,2} - G_{2,2}}{G_{2,1} - G_{1,1} + G_{1,2} - G_{2,2}}$$

pod warunkiem, że $0 < x^* < 1$. W grze jastrząb-gołąb, $x^* = V/C < 1$ pod warunkiem, że $V < C$.

Rzeczywiście, $x = 0$ jest oczywistym stanem stacjonarnym dla (23.3). Jeśli $x \neq 0$ jest kolejnym stanem stacjonarnym, to $R_1 = R = xR_1 + (1-x)R_2$. Zatem albo $x = 1$, albo $R_1 = R_2$. Ta druga możliwość jest równoważna $xG_{1,1} + (1-x)G_{1,2} = xG_{2,1} + (1-x)G_{2,2}$, co daje stan stacjonarny x^* .

Stan stacjonarny $x = 1$ odpowiada populacji, w której 100 % osobników stosuje strategię 1. Ten stan stacjonarny jest stabilny, jeśli nie może zostać zaatakowany przez kilka osobników stosujących strategię 2. Z (23.3) widzimy, że ten warunek jest równoważny temu, że $R_1(n) > R(n)$ dla wszystkich x_n wystarczająco bliskich 1. Ponieważ $R(n) = x_n R_1(n) + (1-x_n)R_2(n)$, warunek staje się $R_1(n) > R_2(n)$ dla wszystkich x_n dostatecznie bliskich 1. Patrząc na wyrażenia (23.1)-(23.2) R_1 i R_2 , dochodzimy do wniosku, że $x = 1$ jest stabilny wtedy i tylko wtedy, gdy spełniony jest jeden z dwóch poniższych warunków:

- $G_{1,1} > G_{2,1}$;
- $G_{1,1} = G_{2,1}$ oraz $G_{1,2} > G_{2,2}$.

Jeśli tak, to mówi się, że strategia 1 jest strategią ewolucyjnie stabilną. W grze jastrząb-gołąb, warunek $G_{1,2} > G_{2,2}$ jest zawsze prawdziwy. Tak więc strategia jastrzębia jest ewolucyjnie stabilna wtedy i tylko wtedy, gdy $G_{1,1} \geq G_{2,1}$, czyli $V \geq C$.

Stan stacjonarny $x = 0$ odpowiada populacji, w której wszystkie osobniki stosują strategię 2. Sytuacja ta jest symetryczna do poprzedniej, jeśli zamienimy indeksy 1 i 2. W grze jastrząb - gołąb mamy $G_{1,2} = V > G_{2,2} = V/2$, więc stan stacjonarny $x = 0$ jest zawsze niestabilny. Wprowadzenie niewielkiej liczby jastrzębi do populacji gołębi doprowadziłoby do stopniowej inwazji jastrzębi.

Podobnie, można pokazać, że trzeci stan stacjonarny x^* , pod warunkiem $0 < x^* < 1$, jest zawsze stabilny. W grze jastrząb-gołąb, $x^* = V/C$ odpowiada populacji mieszanej, w której są zarówno jastrzębie, jak i gołębie.

Podsumowując, w grze jastrzęb-gołąb można wyróżnić dwa przypadki. Jeśli $V \geq C$, tzn. jeśli wartość zasobu jest większa od możliwego kosztu, to populacja dąży do stanu stacjonarnego z jastrzębiami, ale bez gołębi, niezależnie od stanu początkowego $x(0)$ z $0 < x(0) < 1$. Strategia jastrzębia jest wtedy ewolucyjnie stabilną strategią. Jeśli, dla kontrastu, $V < C$, wtedy populacja dąży do mieszanego stanu stacjonarnego z proporcją x^* jastrzębi i proporcją $1 - x^*$ gołębi. Model ten daje więc wyjaśnienie, dlaczego osobniki o mniej agresywnych zachowaniach mogą przetrwać, gdy $V < C$. Ze wzoru $x^* = V/C$ wynika ponadto, że im wyższy koszt C dla przegranych, tym mniejszy udział x^* jastrzębi w populacji. Stąd gatunki posiadające najgroźniejszą „broń” rzadko używają jej do walk wewnątrzgatunkowych: wolą bezkrwawe walki rytualne, w których konkurujące ze sobą zwierzęta starają się zrobić na sobie wrażenie, ale unikają prawdziwych walk, które mogłyby spowodować obrażenia.

Oryginalny artykuł Maynarda Smitha i Price’a z 1973 roku omawiał koncepcję ewolucyjnie stabilnej strategii i wykorzystywał głównie komputerowe symulacje konkursów zwierzęcych, rejestrując wypłaty różnych strategii. Podejście wykorzystujące równania dynamiczne, takie jak (23.3), zostało rozwinięte nieco później, w szczególności przez Taylora i Jonkera. Od tego czasu wielu autorów zastosowało idee z teorii gier do zagadnień biologii ewolucyjnej lub odwrotnie, zastosowało dynamiczne podejście ewolucyjne do bardziej klasycznych problemów teorii gier. Poza pytaniami dotyczącymi konfliktów między zwierzętami, można przytoczyć na przykład problemy inwestycji rodzicielskich lub stosunku płci (stosunek liczby samców i samic przy urodzeniu), te ostatnie były badane już przez Carla Düsinga w 1884 roku i przez Ronalda Fishera w jego książce z 1930 roku *Genetyczna teoria doboru naturalnego*. Niektóre inne modele koncentrują się na dynamicznych aspektach „dylematu więźnia” lub gry w kamień-papier-nożyce. Uświadomiono sobie również, że pojęcie ewolucyjnie stabilnej strategii jest blisko związane z pojęciem równowagi Nasha w teorii gier.

Price, który był przekonany ateistą, miał mistyczne doświadczenie w 1970 roku i nawrócił się na wiarę chrześcijańską. Zrezygnował z badań w 1974 r., ponieważ czuł, że „teoretyczna genetyka matematyczna, którą się zajmował, nie była zbyt istotna dla ludzkich problemów”. Wszystkie swoje rzeczy oddał bezdomnym, a kilka miesięcy później popełnił samobójstwo.

Maynard Smith, w przeciwieństwie do niego, kontynuował ten kierunek myślenia i został wybrany do Royal Society w 1977 roku. Opublikował wiele książek: *Modele w ekologii* (1974), *Ewolucja płci* (1978), *Ewolucja i teoria gier* (1982), *Problemy biologii* (1986), *Czy Darwin miał rację?* (1988) i *Genetyka ewolucyjna* (1989). Opublikował także we współpracy z E. Szath-

márym *Główne przejścia w ewolucji* (1995) oraz *Pochodzenie życia: Od narodzin życia do powstania języka* (1999). W 1985 r. przeszedł na emeryturę. W 1999 roku otrzymał nagrodę Crafoorda w dziedzinie nauk biologicznych od Królewskiej Szwedzkiej Akademii Nauk za „podstawowy wkład w rozwój pojęciowy biologii ewolucyjnej”. W 2003 r. opublikował we współpracy z D. Harperem *Sygnaty zwierząt*. Zmarł w Sussex w 2004 roku.

Literatura uzupełniająca

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

Rozdział 24

Chaotyczne populacje (1974)

W 1974 roku Robert May, australijski fizyk, który stał się ekologiem, badał dyskretne równanie logistyczne jako model dynamiki populacji. Zauważył, że pojawiają się nieoczekiwane bifurkacje, a zachowanie asymptotyczne może być nawet chaotyczne. Tak więc długoterminowe przewidywania mogą być niemożliwe nawet w przypadku prostego modelu deterministycznego. Artykuł Maya był jednym z tych, które zapoczątkowały „teorię chaosu”.

Robert McCredie May urodził się w 1936 roku w Australii. Po studiach z zakresu fizyki teoretycznej i uzyskaniu doktoratu na Uniwersytecie w Sydney w 1959 r. spędził dwa lata na wydziale matematyki stosowanej na Uniwersytecie Harvarda. Po powrocie do Australii został profesorem fizyki teoretycznej. W 1971 roku, podczas pobytu w *Institute for Advanced Study* w Princeton, zmienił tematykę badań i zajął się dynamiką populacji zwierząt. W 1973 r. został profesorem zoologii w Princeton. W tym samym roku opublikował książkę zatytułowaną *Stabilność i złożoność w modelowych ekosystemach*.



Rysunek 24.1:
Robert M. May (1936-2020)

W 1974 roku May opublikował w *Science* artykuł zatytułowany *Populacje biologiczne z nienakładającymi się pokoleniami: stabilne punkty, stabilne cykle i chaos*, w którym pokazał, że bardzo proste modele matematyczne w dynamice populacji mogą zachowywać się w sposób chaotyczny.

Aby zrozumieć genezę tego problemu, należy cofnąć się w czasie o około dziesięć lat. W 1963 roku Edward Lorenz, amerykański meteorolog pracujący w *Massachusetts Institute of Technology* (M.I.T.), zauważył podczas symulacji numerycznych na swoim komputerze, że uproszczony model atmosfery z trzema tylko równaniami różniczkowymi może zachowywać się

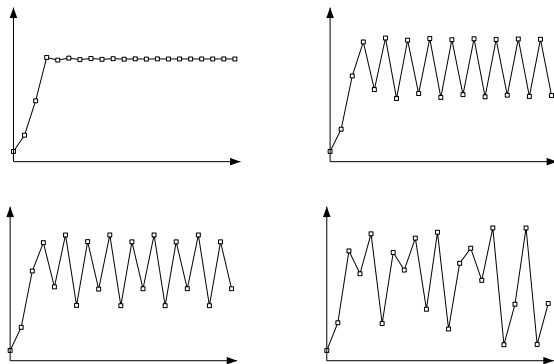
w bardzo zaskakujący sposób: niewielka zmiana warunków początkowych może całkowicie zmienić końcowy wynik symulacji, a więc i prognozy meteorologiczne. Matematyk Henri Poincaré, po tym jak pracował nad ruchem planet w Układzie Słonecznym, myślał o takiej możliwości już na początku XX wieku, na długo przed erą komputerów. Jednak na początku lat 70. tylko kilku badaczy zaczęło przyglądać się bliżej tej dziwnej właściwości. Na Uniwersytecie w Maryland James Yorke zastanawiał się nad pracami Lorenza i wprowadził w tym kontekście termin „chaos”. Artykuł, który napisał wraz ze swoim studentem Tien-Yien Li, zatytułowany *Okres trzeci oznacza chaos*, ukazał się w 1975 roku¹.

W swoim podejściu May skupiał się na modelu $p_{n+1} = p_n + a p_n(1 - p_n/K)$, gdzie a i K są dodatnimi parametrami, a p_n oznacza wielkość populacji zwierząt w roku n . Gdy p_n jest małe w porównaniu z nośnością K , dynamika jest bliska wzrostowi geometrycznemu $p_{n+1} \approx (1 + a)p_n$. Pełne równanie jest swego rodzaju analogiem równania logistycznego z czasem dyskretnym wprowadzonego przez Verhulsta (patrz rozdział 6). Jednak w przeciwieństwie do tego ostatniego, May pokazał, że równanie z czasem dyskretnym może mieć znacznie bardziej zaskakujące zachowanie, które łatwo zaobserwować na prostym kalkulatorze kieszonkowym wykonującym dodawanie i mnożenie (rysunek 24.2). Maynard Smith rozważał już równanie $p_{n+1} = p_n + a p_n(1 - p_n/K)$ w swojej książce *Matematyczne idee w biologii* z 1968 roku. Ale pomimo wypróbowania kilku wartości liczbowych dla a , nie zdawał sobie sprawy, że jest to coś szczególnego.

Rysunek 24.2, który jest podobny do tego z artykułu Maya z 1974 roku, pokazuje, że populacja p_n zbiega do stanu stacjonarnego, gdy $0 < a < 2$. Gdy $2 < a \leq 2,449$ (górną granicą 2,449 jest przybliżeniem), populacja p_n zmierza do cyklu o okresie 2. Gdy $2,450 \leq a \leq 2,544$, populacja p_n dąży do cyklu o okresie 4. Gdy $2,545 \leq a \leq 2,564$, to populacja p_n zmierza do cyklu o okresie 8 itd. Przedziały parametru a , dla których p_n dąży do cyklu o okresie 2^n zmniejszają się wraz ze wzrostem n i nigdy nie przekraczają 2,570. Gdy $a \geq 2,570$, p_n może zachowywać się w sposób „chaotyczny”.

W 1976 r. May napisał pracę przeglądową, opublikowaną w *Nature*, zatytułowaną *Proste modele matematyczne o bardzo skomplikowanej dynamice*. Zebrał tam nie tylko własne wyniki, ale także wyniki innych badaczy. Po pierwsze, dobierając $x_n = \frac{a p_n}{K(1+a)}$ i $r = 1 + a$ (tak, że $r > 1$), widzimy, że

¹Co ciekawe, bardziej ogólny wynik został udowodniony przez O. M. Szarkowskiego w 1964 roku, ale jego artykuł opublikowany w ukraińskim czasopiśmie matematycznym nie był dobrze znany.



Rysunek 24.2: Na wszystkich rysunkach: n znajduje się na osi poziomej, p_n na osi pionowej, a $p_0 = K/10$. Linie otrzymujemy przez połączenie punktów o współrzędnych (n, p_n) . U góry po lewej: $0 < a < 2$ (stan stacjonarny). Góra po prawej: $2 < a \leq 2,449$ (okres 2 cyklu). Na dole po lewej: $2,450 \leq a \leq 2,544$ (okres 4 cyklu). Prawy dolny: $2,570 \leq a \leq 3$ (prawdopodobnie chaos).

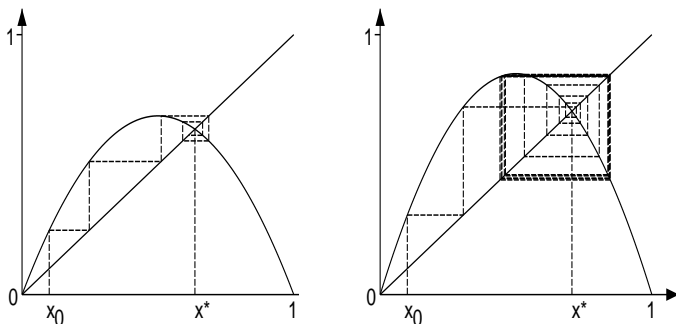
równanie $p_{n+1} = p_n + a p_n(1 - p_n/K)$ można przepisać w prostszej postaci

$$x_{n+1} = r x_n (1 - x_n). \quad (24.1)$$

Aby to równanie miało znaczenie w dynamice populacji, x_n powinno być nieujemne dla wszystkich n . Zakładamy więc, że warunek początkowy x_0 spełnia $0 \leq x_0 \leq 1$ oraz że $r \leq 4$. Ten ostatni warunek zapewnia, że prawa strona (24.1) pozostaje pomiędzy 0 a 1. Co ciekawe, chaotyczny przypadek $r = 4$ był też używany jako generator liczb losowych przez Stanisława Ulama i Johna von Neumanna już w 1947 roku. Jeśli wprowadzimy funkcję $f(x) = rx(1 - x)$, wtedy równanie (24.1) można przepisać jako $x_{n+1} = f(x_n)$, a stanami stacjonarnymi są rozwiązania $x = f(x)$. Graficznie są to punkty przecięcia krzywych $y = f(x)$ i $y = x$ (rysunek 24.3). Zauważmy, że $x = 0$ jest zawsze stanem stacjonarnym. Ponieważ $r > 1$, istnieje też inny stan stacjonarny $x^* > 0$ taki, że $x^* = r x^* (1 - x^*)$, czyli $x^* = 1 - 1/r$.

Ponieważ $r > 1$, stan stacjonarny $x = 0$ jest niestabilny. W istocie, gdy x_n jest bliskie 0, mamy $x_{n+1} \approx r x_n$. Zatem x_n dąży do oddalania się od 0. Jeśli chodzi o stan stacjonarny x^* , to jest on lokalnie stabilny tylko dla $1 < r < 3$.

W istocie, podstawmy $y_n = x_n - x^*$. Wtedy (24.1) jest równoważne $y_{n+1} = (2 - r - r y_n) y_n$. Jeśli x_n jest bliskie x^* , to y_n jest bliskie 0 i



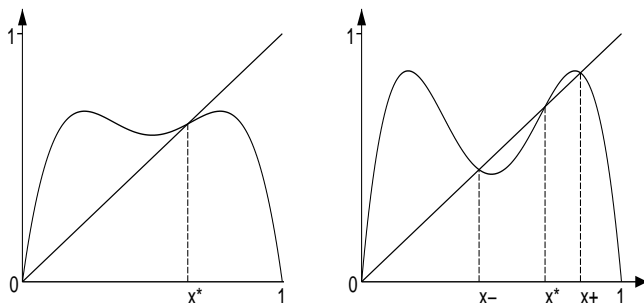
Rysunek 24.3: Funkcja $y = f(x)$, linia prosta $y = x$, stan stacjonarny x^* oraz ciąg zdefiniowany przez $x_{n+1} = f(x_n)$. Góra: $r = 2,75$, ciąg dąży do x^* . Dół: $r = 3,4$, stan stacjonarny x^* jest niestabilny, a ciąg dąży do cyklu o okresie 2.

$y_{n+1} \approx (2-r)y_n$. Ale jeśli $y_{n+1} = ky_n$, to $y_n = k^n y_0$ tak, że $y_n \rightarrow 0$, gdy $n \rightarrow \infty$ wtedy i tylko wtedy, gdy $-1 < k < 1$. Tutaj stan stacjonarny x^* jest lokalnie stabilny wtedy i tylko wtedy, gdy $-1 < 2-r < 1$, tzn. $1 < r < 3$.

Gdy $1 < r < 3$, można pokazać, że dla wszystkich warunków początkowych $0 < x_0 < 1$, ciąg x_n rzeczywiście dąży do x^* (rysunek 24.3a). Ale co się dzieje, gdy $3 < r \leq 4$? Aby odpowiedzieć na to pytanie, zauważmy najpierw, że $x_{n+2} = f(x_{n+1}) = f(f(x_n))$. Wprowadzamy funkcję $f_2(x) = f(f(x)) = r^2 x(1-x)(1-rx(1-x))$ i rozważamy rozwiązania równania $x = f_2(x)$, które nazywamy punktami stałymi funkcji $f_2(x)$. Graficznie są to punkty przecięcia krzywych $y = f_2(x)$ i $y = x$ (rysunek 24.4).

Jeśli $x = f(x)$, to $x = f(f(x)) = f_2(x)$. Zatem $x = 0$ i $x = x^*$ są również punktami stałymi funkcji $f_2(x)$. Ale gdy $r > 3$, to funkcja $f_2(x)$ ma jeszcze dwa inne punkty stałe, x_- i x_+ , takie, że $f(x_-) = x_+$ i $f(x_+) = x_-$.

Rzeczywiście zauważamy, że $f_2'(x) = f'(f(x))f'(x)$ aby $f_2'(x^*) = [f'(x^*)]^2$. Ale $f'(x) = r(1-2x)$ oraz $x^* = 1-1/r$. Więc $f'(x^*) = 2-r$ oraz $f_2'(x^*) = (2-r)^2$. Stąd nachylenie funkcji $f_2(x)$ przy $x = x^*$ jest takie, że $f_2'(x^*) > 1$, jeśli $r > 3$. Ale ponieważ $f_2(0) = 0$, $f_2'(0) = r^2 > 1$ oraz $f_2(1) = 0$, widzimy na rysunku 24.4b, że istnieją koniecznie dwa inne rozwiązania x_- i x_+ równania $x = f_2(x)$, przy czym $0 < x_- < x^*$ i $x^* < x_+ < 1$. Inny sposób dojścia do tego samego wniosku polega na



Rysunek 24.4: Krzywe $y = f_2(x) = f(f(x))$ i $y = x$ oraz stan stacjonarny x^* . Góra: $r = 2,75$. Dół: $r = 3,4$ i dwa inne rozwiązania x_- i x_+ równania $x = f_2(x)$.

rozwiązaniu równania $x = f_2(x)$, które jest równaniem wielomianowym stopnia 4 z dwoma znanymi pierwiastkami: $x = 0$ i $x = x^*$. Dwa pozostałe rozwiązania x_- i x_+ są pierwiastkami wielomianu

$$x^2 - \frac{1+r}{r}x + \frac{1+r}{r^2} = 0. \quad (24.2)$$

Są one prawdziwe, jeśli wyróżnik jest dodatni, tzn. jeśli $r > 3$. Ponieważ $f_2(f(x_-)) = f(f(f(x_-))) = f(f_2(x_-)) = f(x_-)$, punkt $f(x_-)$ jest również punktem stałym $f_2(x)$. Ale $f(x_-) \neq x_-$, bo x_- nie jest punktem stałym $f(x)$. I $f(x_-) \neq x^*$, bo inaczej mielibyśmy $x_- = f(f(x_-)) = f(x^*) = x^*$. Ponieważ $f(x_-) \neq 0$, wnioskujemy, że $f(x_-) = x_+$. Analogicznie, $f(x_+) = x_-$.

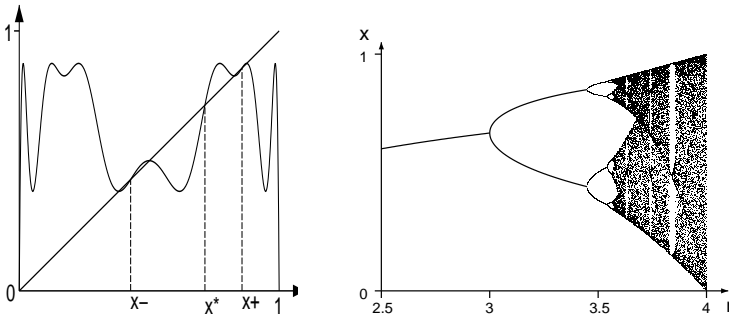
Stąd dla $r > 3$ widzimy, że jeśli np. $x_0 = x_-$, to $x_1 = x_+$, $x_2 = x_-$, $x_3 = x_+$ itd. Można też pokazać, że dla prawie każdego warunku początkowego $0 < x_0 < 1$, ciąg x_n dąży przy $n \rightarrow +\infty$ w kierunku cyklu o okresie 2 , x_+, x_-, x_+ , itd. (rysunek 24.3b i 24.4b). Cykl ten pozostaje stabilny tak długo, jak długo r jest mniejsze od wartości krytycznej $r_1 = 1 + \sqrt{6} \approx 3,449$, gdzie $f_2'(x_-) = -1$.

Widzimy, korzystając z (24.2), że

$$\begin{aligned} f_2'(x_-) &= f'(f(x_-))f'(x_-) = f'(x_+)f'(x_-) = r^2(1 - 2x_+)(1 - 2x_-) \\ &= r^2(1 - 2(x_+ + x_-) + 4x_+x_-) = -r^2 + 2r + 4. \end{aligned}$$

Zatem $f'_2(x_-) = -1$ jeśli $-r^2 + 2r + 5 = 0$, a w szczególności jeśli $r = 1 + \sqrt{6}$.

Dla $r_1 < r < r_2$, cykl o okresie 4 staje się stabilny: pojawiają się cztery nowe punkty stałe następującej funkcji $f_4(x) = f_2(f_2(x)) = f(f(f(f(x))))$ (rysunek 24.5a). Dla $r_2 < r < r_3$ jest to cykl o długości 8, itd. Liczby r_n zmierzają do granicy $r_\infty \approx 3,570$, gdy $n \rightarrow +\infty$. Gdy $r_\infty < r \leq 4$, układ może być nawet chaotyczny! Rysunek 24.5b przedstawia wykres bifurkacyjny, który pokazuje złożoność dynamiki².



Rysunek 24.5: (a) Krzywa $y = f_4(x)$ gdy $r = 3,5$ oraz prosta $y = x$. Oprócz x^* , x_+ i x_- istnieją jeszcze cztery inne punkty stałe, które nie są łatwe do odróżnienia. (b) Wykres bifurkacyjny równania (24.1).

R. M. May na zakończenie zwrócił uwagę na fakt, że nawet bardzo proste układy dynamiczne mogą mieć bardzo skomplikowane zachowanie. Nie jest to specyficzne dla równania $x_{n+1} = r, x_n, (1 - x_n)$. Ta sama „kaskada podwajania okresów” prowadząca do chaosu pojawia się dla innych równań z funkcją $f(x)$ mającą kształt „garbka”. Tak jest na przykład w przypadku innego równania używanego w biologii populacyjnej: $x_{n+1} = x_n \exp(r(1 - x_n))$.

Badanie to sugeruje, że nie należy się dziwić, jeśli wiele zbiorów danych dotyczących dynamiki populacji jest trudnych do analizy. Model ten pokazuje również, że rozróżnienie pomiędzy modelami deterministycznymi i stochastycznymi nie jest tak wyraźne, jak wcześniej sądzono: nawet w przypadku prostego modelu deterministycznego, niemożliwe może być tworzenie

²Wykres ten otrzymaliśmy wykreślając dla każdej danej wartości r punkty o współrzędnych $(r, x_{200}), (r, x_{201}), \dots, (r, x_{220})$, gdzie $x_{n+1} = f(x_n)$ i $x_0 = 0,1$. Jeżeli x_n dąży do stanu stacjonarnego, to na wykresie widzimy tylko jeden punkt. Jeśli x_n dąży do cyklu o okresie 2, to widzimy dwa punkty itd.

długoterminowych prognoz, jeśli parametry znajdują się w reżimie chaotycznym.

W 1979 r. May został wybrany do *Royal Society*. Od 1988 do 1995 r. był profesorem na Uniwersytecie Oksfordzkim i w *Imperial College* w Londynie. Od 1995 do 2000 r. był głównym doradcą naukowym rządu brytyjskiego. W 1996 r. otrzymał nagrodę Crafoorda „za pionierskie badania ekologiczne dotyczące teoretycznej analizy dynamiki populacji, społeczności i ekosystemów”. Z ekologii zwrócił się ku epidemiologii i immunologii, publikując dwie książki: *Choroby zakaźne człowieka* (1991, z Royem Andersonem) i *Dynamika wirusów* (2000, wraz z Martinem Nowakiem). Ta ostatnia książka analizuje interakcję pomiędzy komórkami układu odpornościowego a HIV (wirusem wywołującym AIDS) jako pewnego rodzaju układ drapieżnik-ofiara (patrz rozdział 13). Od 2000 do 2005 roku May był prezesem *Royal Society*. W 1996 roku został pasowany na rycerza, a w 2001 roku został dożywotnim członkiem Towarzystwa. Zmarł w 2020 roku.

Literatura uzupełniająca

1. Gleick, J.: *Chaos, Making a New Science*. Viking Penguin, New York (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. Sharkovsky, O.M.: Co-existence of cycles of a continuous mapping of a line onto itself. *Ukr. Math. J.* 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

Rozdział 25

Chińska polityka jednego dziecka (1980)

W 1980 roku Song Jian i jego współpracownicy, którzy byli specjalistami w dziedzinie teorii sterowania stosowanej w inżynierii przestrzeni powietrznej, obliczyli, że jeśli wskaźnik urodzeń w Chinach utrzyma się na obecnym poziomie, to w XXI wieku liczba ludności przekroczy dwa miliardy. Ich wyniki, oparte na modelu matematycznym o strukturze wiekowej, przyczyniły się do podjęcia przez rząd decyzji o wprowadzeniu polityki jednego dziecka.

Song Jian¹ urodził się w 1931 r. w Rongcheng w chińskiej prowincji Shandong. W latach 50. studiował w Związku Radzieckim na Moskiewskim Państwowym Uniwersytecie Technicznym im. Baumana oraz na Wydziale Matematyki i Mechaniki Moskiewskiego Uniwersytetu Państwowego. Następnie wrócił do Chin i został kierownikiem Biura Badań Cybernetycznych w Instytucie Matematycznym Chińskiej Akademii Nauk. Był specjalistą w zakresie zastosowania teorii sterowania do naprowadzania pocisków. Pracował również dla Siódmego Ministerstwa Budowy Maszyn, które później przemianowano na Ministerstwo Lotnictwa i Kosmonautyki. W 1978 r. zaczął koncentrować się na związkach między teorią sterowania a demografią.



Rysunek 25.1: Song Jian

Aby zrozumieć kontekst pracy Song Jian'a nad dynamiką populacji, należy najpierw wyjaśnić czym jest „teoria sterowania”. Jest to nauka o systemach dynamicznych, których zachowanie zależy od pewnych parametrów,

¹Song to nazwisko rodowe. Jest ono zawsze zapisywane jako pierwsze w języku chińskim.

które mogą być modyfikowane w miarę upływu czasu w celu optymalizacji danego kryterium. Teoria ta była szczególnie rozwijana w związku z programami kosmicznymi w USA i ZSRR. Istotnie, inżynierowie musieli „kontrolować” trajektorię wahadłowców kosmicznych, aby wynieść satelity na orbitę okołoziemską. Ale zastosowania nie były ograniczone do problemów fizycznych czy inżynierskich. Polityka kontroli urodzeń może być również traktowana jako pewnego rodzaju problem optymalnej kontroli w sensie matematycznym.

Należy również wspomnieć o eseju zatytułowanym *Granice wzrostu: Raport dla Klubu Rzymskiego na temat trudnej sytuacji ludzkości*, opublikowanym w 1972 roku i napisanym przez grupę z *Massachusetts Institute of Technology* (M.I.T.). Studium to opierało się na matematycznym modelu światowego wzrostu gospodarczego, który uwzględniał zasoby naturalne, wielkość populacji i zanieczyszczenie środowiska. Raport sugerował, że światowa gospodarka zmierza ku katastrofie z powodu wyczerpania nieodnawialnych zasobów, braku żywności dla ludności lub nadmiaru zanieczyszczeń. Dobrowolne ograniczenie urodzeń było jednym z proponowanych rozwiązań. Podsumowując, była to swego rodzaju nowoczesna wersja tez Malthusa. Raport odbił się szerokim echem na Zachodzie w latach 70.

Od czasu powstania Republiki Ludowej w 1949 r., chiński przyrost naturalny był bardzo wysoki, z wyjątkiem katastrofalnego „Wielkiego Skoku Naprzód”. W połowie lat 70-tych Chiny powoli dochodziły do siebie po rewolucji kulturalnej. Planowanie rodziny nakłaniało kobiety do opóźniania decyzji o pierwszym dziecku, do wydłużania czasu pomiędzy kolejnymi dziećmi i do posiadania mniejszej liczby dzieci. Deng Xiaoping, który wyłonił się jako nowy przywódca po śmierci Mao Zedonga w 1976 r., rozpoczął w 1978 r. politykę „czterech modernizacji”: rolnictwa, przemysłu, nauki i technologii oraz obrony narodowej. Wielkość i wzrost populacji Chin były wówczas postrzegane jako istotne przeszkody dla tych modernizacji. Naukowcy, którzy do tej pory pracowali nad zastosowaniami wojskowymi, zostali zachęcani do znalezienia rozwiązań dla tego trudnego problemu.

Mając takie podstawy, Song Jian udał się w 1978 roku do Helsinek na kongres Międzynarodowej Federacji Automatyki. Zauważył tam, że niektórzy badacze w Europie próbowali zastosować teorię kontroli do problemów populacyjnych z myślą, że ścisła kontrola urodzeń mogłaby ostatecznie zapobiec katastrofom zapowiedzianym w raporcie *Granice wzrostu gospodarczego*. Po powrocie do Chin założył mały zespół, w skład którego weszli jego kolega Yu Jingyuan i ekspert komputerowy Li Guanyuan, aby zastosować ten rodzaj modelowania matematycznego do danych dotyczących chińskiej populacji. W tamtych czasach komunikacja naukowa między Chinami

a resztą świata była znikoma. Zespół opracował na nowo równania opisujące ewolucję struktury wiekowej populacji, w taki sam sposób, w jaki zrobili to Lotka i McKendrick (patrz rozdziały 10 i 16). Używając modelu z czasem ciągłym z następującymi oznaczeniami

- $P(x, t)$ wielkość populacji w wieku x w czasie t ;
- $m(x)$ śmiertelność w wieku x ;
- $P_0(x)$ struktura wieku populacji w czasie $t = 0$;
- $b(t)$ dzietność kobiet w czasie t , tj. średnia liczba dzieci, które kobieta miałaby w ciągu swojego życia, gdyby wskaźnik urodzeń zależny od wieku pozostał taki, jaki jest w czasie t ;
- f odsetek urodzeń wśród kobiet;
- $h(x)$ rozkład prawdopodobieństwa wieku matki, gdy rodzi się dziecko ($\int_0^{+\infty} h(x) dx = 1$).

Przy tych oznaczeniach i założeniach ewolucję struktury wiekowej można modelować za pomocą równania różniczkowego cząstkowego

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

z warunkiem początkowym $P(x, 0) = P_0(x)$ i warunkiem brzegowym

$$P(0, t) = b(t) f \int_0^{+\infty} h(x) P(x, t) dx,$$

gdzie $b(t)$ jest parametrem, który ma być kontrolowany. Jeśli dzietność kobiet jest stała i przekracza próg krytyczny

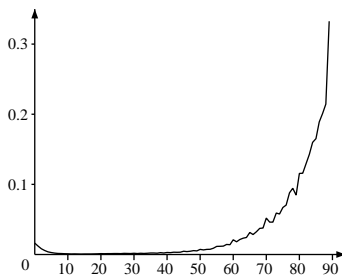
$$b^* = 1 / \left[f \int_0^{+\infty} h(x) e^{-\int_0^x m(y) dy} dx \right],$$

wtedy populacja rośnie wykładniczo. Kryterium to jest podobne do tego otrzymanego przez Lotkę ze wzoru (10.2). Zespół Song Jiana rozważał również wersję modelu z czasem dyskretnym, która jest podobna do modelu Lesliego (patrz rozdział 21). Niech $P_{k,n}$ będzie populacją w wieku k w roku n . Wprowadzamy analogicznie m_k , b_n i h_k . Wtedy

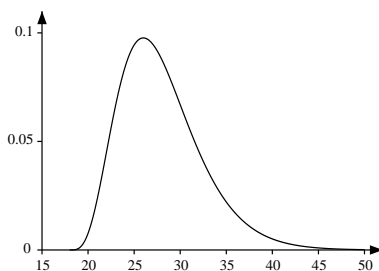
$$P_{k+1, n+1} = (1 - m_k) P_{k, n}, \quad P_{0, n+1} = b_n f \sum_{k \geq 0} h_k P_{k, n}.$$

Znając z badań reprezentacyjnych umieralność m_k (rysunek 25.2), odsetek urodzeń wśród kobiet $f \approx 0,487$, rozkład wieku matek h_k (rysunek 25.3), warunek początkowy $P_{k,0}$ będący strukturą wiekową populacji w 1978 roku (rysunek 25.4) i zmieniając dzietność b (zakładaną na stałym poziomie w każdej symulacji), zespół Song Jian mógł wykonać projekcje demograficzne dla swojego kraju z horyzontem czasowym stu lat, od 1980 do 2080 roku (rysunek 25.5). Biorąc pod uwagę wymagane tysiące operacji dodawania i mnożenia (rok n waha się między 0 a 100 lat, wiek k między 0 a 90 lat), niezbędny był komputer. W tamtych czasach w Chinach niewiele osób miało dostęp do takiego sprzętu, z wyjątkiem osób pracujących dla wojska. Song Jian, czołowy ekspert w dziedzinie naprowadzania rakiet, był jednym z nich.

Rysunek 25.2: Śmiertelność (na rok) jako funkcja wieku w 1978 roku.

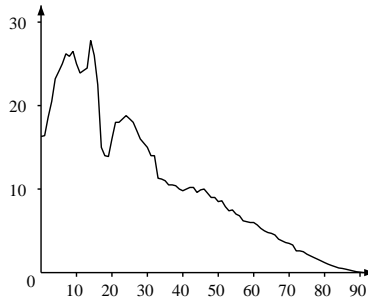


Rysunek 25.3: Wygładzony kształt zależności wskaźnika urodzeń (na rok) od wieku matki w 1978 r.



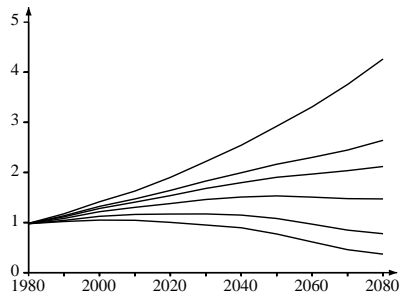
Prognozy sugerowały, że nawet jeśli Chiny utrzymają dzietność z 1978 roku na poziomie $b = 2,3$, czyli tuż powyżej krytycznego progu szacowanego na $b^* = 2,19$, liczba ludności wzrośnie z 980 milionów w 1980 roku do 2,12

Rysunek 25.4: Piramida wieku w 1978 roku. Oś pozioma: wiek. Oś pionowa: ludność (w milionach).



miliarda w 2080 roku. Ale Chiny wykorzystywały już prawie całą ziemię, która mogła służyć rolnictwu. Miały nawet tendencję do utraty części tej ziemi z powodu pustosynnienia i urbanizacji. Jak wyżywić taką populację, jeśli postęp w wydajności gospodarstw nie jest wystarczający? Jest to to samo pytanie, które rozważał Malthus dwa wieki wcześniej. Przy dzietności z 1975 roku na poziomie $b = 3,0$, populacja może osiągnąć nawet 4,26 miliarda w 2080 roku. Przy $b = 2,0$, populacja osiągnęłaby maksimum 1,53 miliarda około roku 2050, po czym zaczęłaby nieznacznie spadać. Przy $b = 1,5$, maksimum 1,17 miliarda zostałoby osiągnięte około roku 2030. Przy $b = 1,0$, maksimum wyniosłoby tylko 1,05 miliarda i zostałoby osiągnięte około roku 2000. Przy takim założeniu populacja powróciłaby do poziomu z 1978 roku dopiero w 2025 roku.

Rysunek 25.5: Prognozy demograficzne (w miliardach) przy różnych hipotezach dotyczących średniej liczby dzieci na kobietę. Od dołu do góry: $b = 1,0$; 1,5; 2,0; 2,3; 2,5; 3,0.



Najbardziej zaskakującą częścią tej pracy były jej praktyczne konsekwencje, w istocie o niezrównanym znaczeniu w historii matematycznej dynamiki populacji. W istocie Li Guangyuan pokazał wyniki symulacji zespołu w grudniu 1979 roku podczas sympozjum na temat populacji w Chengdu, w prowincji Syczuan. W styczniu 1980 roku Song Jian, Yu Jingyuan i Li Guangyuan opublikowali te wyniki w chińskim czasopiśmie ekonomicznym, opowiadając się przy okazji za polityką jednego dziecka. Wystali również swój artykuł – *Raport z badań ilościowych nad kwestią rozwoju populacji Chin* – do czołowego chińskiego naukowca Qian Xuesen, który przekazał go z rekomendacją do szefa administracji planowania urodzeń. Wyniki pracy zespołu Song Jian wywarły głębokie wrażenie na większości przywódców politycznych. Byli oni już przekonani o konieczności zwiększenia kontroli urodzeń wbrew temu, co pisał Marks (patrz rozdział 5), ale wciąż wahali się co do poziomu kontroli. W lutym 1980 roku Rada Państwowa i Komitet Centralny Partii ustaliły cel dla populacji Chin na poziomie 1,2 miliarda w horyzoncie 2000 roku. W marcu 1980 r. wyniki badań zespołu Song Jian zostały opublikowane w *Dzienniku Ludowym*. W kwietniu komisja złożona z przywódców politycznych i specjalistów od populacji zbadała środowiskowe i ekonomiczne konsekwencje wzrostu populacji i doszła do wniosku, że polityka jednego dziecka jest konieczna, aby osiągnąć cel wyznaczony przez Deng Xiaopinga dla dochodu na głowę mieszkańca w roku 2000. Polityka ta stała się oficjalna we wrześniu tego samego roku, a list otwarty wyjaśniający ją społeczeństwu został opublikowany na pierwszej stronie *Dziennika Ludowego*.

Do 1983 roku będzie jeszcze wiele nieautoryzowanych urodzeń. Postanowiono, że z każdej pary, która ma już dwoje dzieci, jedna osoba zostanie wysterylizowana, a każda zakazana ciąża zostanie przerwana. Jednak od 1984 r. wiejskim parom z jedną córką pozwolono na posiadanie drugiego dziecka. Polityka jednego dziecka zakończyła się w 2015 roku. W ostatnich latach wprowadzono pewne modyfikacje: jeśli w małżeństwie zarówno mężczyzna, jak i kobieta byli jedynakami, to mogli mieć dwoje dzieci. Represje wobec par posiadających więcej niż jedno dziecko były surowe: pracownicy rządowi mogą stracić pracę, trzeba zapłacić kosztowną grzywnę, aby uzyskać dokumenty administracyjne do nauki drugiego dziecka itd. Podsumowując, trudno znaleźć w historii modelowania matematycznego inny przykład o tak silnym oddziaływaniu społecznym. Oczywiście praca Song Jiana i jego współpracowników była tylko jednym z elementów, które doprowadziły do wyboru polityki jednego dziecka. Wydaje się jednak, że odegrała istotną rolę.

Podobnie jak w poprzednich rozdziałach, przedmiotem zainteresowania może być rola modelowania matematycznego. Wychodząc od rzeczywistej

sytuacji, buduje się model. Może on być analizowany matematycznie lub symulowany komputerowo. Można wtedy zrozumieć, jak model zachowuje się, gdy zmieniają się pewne parametry. Jednak matematyka nie mówi, czy model jest wiernym obrazem prawdziwego życia. Niektóre bardzo ważne aspekty mogły zostać pominięte. Niektóre modele zawierają również funkcję celu, na przykład utrzymanie populacji Chin poniżej 1,2 miliarda. Matematyka nie mówi, czy ten cel był właściwy.²

W 1980 roku Song Jian był również współautorem nowego wydania książki *Cybernetyka inżynierska* autorstwa Qian Xuesen, „ojca” chińskiego programu kosmicznego. Następnie zajmował różne wysokie stanowiska polityczne: wiceministra i głównego naukowca-inżyniera w Ministerstwie Lotnictwa i Kosmonautyki (1981–1984), członka Komitetu Centralnego Komunistycznej Partii Chin (1982–2002), przewodniczącego Państwowej Komisji Nauki i Technologii (1985–1998), radcy stanu (1986–1998) itd. Opublikował także dwie inne książki, które zostały przetłumaczone na język angielski: *Kontrola zaludnienia w Chinach* (1985, z Tuan Chi-Hsien i Yu Jingyuan) oraz *Kontrola systemu zaludnienia* (1988, z Yu Jingyuan). Książki te rozwijają teorię optymalnej kontroli stosowanej do dynamiki populacji. Song Jian został wybrany w 1991 r. do Chińskiej Akademii Nauk, a w 1994 r. do Akademii Inżynierów, której był przewodniczącym w latach 1998-2002.

Literatura uzupełniająca

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*. University of California Press (2008)
3. Meadows, D.H., Meadows, D.L., Randers, J., Behrens, W.W.: *The Limits to Growth*, 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, Berlin (1988)

²Liczba ludności w roku 2000 była szacowana na 1,264 miliarda. Dochód per capita wzrósł w przybliżeniu z 200 do 1000 dolarów w latach 1980-2000. W tym samym czasie stosunek płci stał się skrajnie niekorzystny dla chłopców, głównie z powodu aborcji selektywnej ze względu na płeć.

Rozdział 26

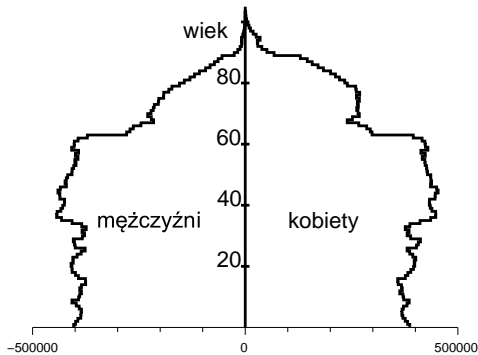
Niektóre współczesne problemy

Rozdział ten zawiera krótki przegląd niektórych współczesnych problemów matematycznej dynamiki populacji: starzenie się populacji w demografii; pojawiające się choroby (AIDS, SARS, choroby przenoszone przez wektory...) i polityka szczepień w epidemiologii; polityka rybołówstwa w ekologii; rozprzestrzenianie się organizmów genetycznie modyfikowanych w genetyce populacji. Wymienione są wyspecjalizowane instytucje pracujące we Francji nad modelowaniem tych problemów. Podkreślane są również różne aspekty pracy badawczej.

W demografii w ciągu ostatnich kilku dekad pojawił się stosunkowo nowy problem: starzenie się populacji. Problem ten jest przedmiotem zainteresowania nie tylko we Francji (rysunek 26.1), ale również w wielu innych krajach europejskich, jak również w Japonii. Ma on ważne konsekwencje ekonomiczne i społeczne: systemy emerytalne, polityka imigracyjna itp. We Francji modele matematyczne próbujące analizować zjawisko starzenia się są opracowywane przez Narodowy Instytut Studiów Demograficznych (INED) oraz Narodowy Instytut Statystyki i Studiów Ekonomicznych (INSEE). Jedną z trudności w prognozach demograficznych polega na tym, że liczba urodzeń może się znacznie zmieniać w czasie, nie dając się przewidzieć nawet z wyprzedzeniem jednej dekady. Jest to szczególnie uderzające, gdy spojrzysz się wstecz na prognozy sporządzone w 1968 r. dla ludności Francji w 1985 r.: prognozy te nie przewidywały spadku liczby urodzeń, który nastąpił w latach 70. Byłoby interesujące przejrzeć wszystkie przewidywania oparte na modelach matematycznych, które okazały się błędne, zwłaszcza te, które odbiły się szerokim echem w mediach. Byłoby to przeciwwagą dla wrażenia „postępu”, jakie wywołuje niniejsza książka, wrażenia, które już po przeczytaniu rozdziału o chińskiej polityce jednego dziecka mogło wydać się czytelnikowi podejrzanym. W odniesieniu do tego ostatniego tematu, nowy problem jest obecnie przedmiotem zainteresowania: jak złagodzić politykę, aby uniknąć gwałtownego zjawiska starzenia się, które jest oczekiwane w ciągu najbliższych kilku dekad. Również w tym przypadku modele matematyczne wnoszą swój wkład do debaty.

W epidemiologii, wśród nowych problemów, które pojawiły się na świecie w ostatnich dwóch dekadach, rozwój epidemii AIDS jest szczególnie ude-

Rysunek 26.1: Piramida wieku ludności Francji na dzień 1 stycznia 2010 r.
Źródło: www.insee.fr.

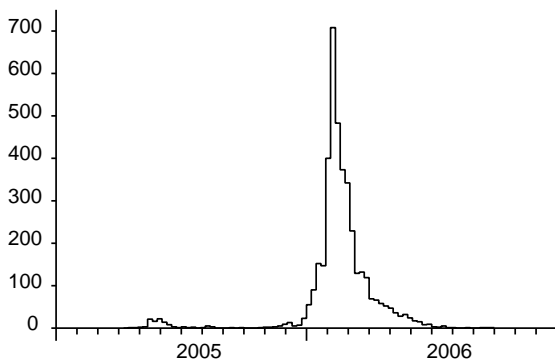


rzający. Niektóre modele próbują odgadnąć przyszłość epidemii w krajach, które niedawno ją przechodziły, takich jak Rosja, Indie czy Chiny. Trudno jest przewidzieć, czy epidemia zwolni, jak w Europie Zachodniej i Ameryce Północnej, czy też obejmie znaczny odsetek ludności, jak w niektórych krajach subsaharyjskich. Inne pojawiające się choroby, takie jak Ebola w Afryce, gorączka Zachodniego Nilu w Ameryce Północnej, SARS (zespół ostrej ciężkiej niewydolności oddechowej), ptasia grypa, chikungunya czy grypa H1N1 były badane za pomocą modeli matematycznych, choć przyznajemy, że z niewielkim powodzeniem.

W przypadku SARS trudność w modelowaniu polegała na tym, że epidemia pozostawała stosunkowo ograniczona w każdym kraju, ale mogła bardzo szybko rozprzestrzeniać się z kraju do kraju (Hongkong i Chiny, Singapur, Kanada...). Nie można było pominąć losowego charakteru krzywych epidemii w każdym nowym ognisku. Jak widzieliśmy w rozdziałach 16 i 22, modele stochastyczne są zwykle trudniejsze w obsłudze.

W przypadku epidemii wirusa chikungunya, która wystąpiła w latach 2005-2006 na wyspie Reunion (francuskie terytorium zamorskie na Oceanie Indyjskim), niektóre modele zostały zainspirowane modelem Rossa dla malarii (zob. rozdział 12), ponieważ obie choroby są przenoszone przez komary. Ważnym aspektem, który należało wziąć pod uwagę, był wpływ sezonowości. Rzeczywiście, populacja komarów zmniejsza się podczas południowej zimy, ograniczając w ten sposób przenoszenie choroby. Widać to na rysunku 26.2, który pokazuje liczbę nowych przypadków zgłaszanych co tydzień przez małą sieć około trzydziestu lekarzy pierwszego kontaktu, obejmującą zaledwie ułamek populacji wyspy. Sieć ta nie wykryła żadnych

nowych przypadków przez kilka tygodni we wrześniu i październiku 2005 r., ale przenoszenie choroby nadal trwało. Modele matematyczne epidemii zostały opracowane w Narodowym Instytucie Zdrowia i Badań Medycznych (INSERM) oraz w Instytucie Badań Tropikalnych (IRD). Pomimo tych modeli nikt nie był w stanie przewidzieć, że epidemia nie wygaśnie przed końcem południowej zimy 2005 roku, kiedy to zaraziło się nią zaledwie kilka tysięcy osób. Ostatecznie zakażeniu uległa prawie jedna trzecia ludności wyspy, czyli około 266 tysięcy osób. To pokazuje, że przewidywanie przyszłości epidemii może być dość trudne i że nie jest tak łatwo odróżnić w pierwszych dniach epidemii, czy będzie to epidemia mniejsza czy większa. Można przeprowadzić analogię z prognozowaniem pogody. Ten rodzaj prognozowania opiera się obecnie na intensywnych symulacjach komputerowych skomplikowanych modeli matematycznych oceanu i atmosfery. Mimo to prognozy na okres dłuższy niż kilka dni nie są wiarygodne.



Rysunek 26.2: Epidemia chikungunya na wyspie Reunion w latach 2005-2006. Liczba nowych przypadków zgłaszanych tygodniowo przez małą sieć lekarzy jako funkcja czasu. Pierwszy niewielki szczyt został osiągnięty w maju 2005 r., drugi duży szczyt w lutym 2006 r. Liczby na tym rysunku muszą być pomnożone przez około 67, aby uzyskać rzeczywisty rozmiar epidemii. Źródło: www.invs.sante.fr.

Z bardziej teoretycznego punktu widzenia, epidemia chikungunya postawiła pytanie, jak zaadaptować pojęcie bazowego współczynnika reprodukcji \mathcal{R}_0 w modelach, które zakładają, że środowisko ma sezonowe (np. okresowe) fluktuacje. Adaptacja nie jest taka prosta i budzi to pewne obawy co do spo-

sobu wykorzystania parametru \mathcal{R}_0 w przypadku innych epidemii, na które wpływ ma sezonowość, takich jak pandemia grypy 2009 H1N1.

Innym, coraz bardziej niepokojącym problemem, który naukowcy próbowali przeanalizować, jest oporność na leki (antybiotyki, leki przeciwmalariacyjne...). W epidemiologii, powracające od czasów Daniela Bernoulliego i d'Alemberta pytanie o to, jak zrównoważyć koszty i korzyści w sytuacji, gdy wstrzyknięcie szczepionki niesie ze sobą potencjalne ryzyko, nadal jest przedmiotem kontrowersji i może nim pozostać, ponieważ zmienia się wrażliwość na ryzyko. I tak, po pewnych sugestjach, że szczepionka przeciwko wirusowemu zapaleniu wątroby typu B może w bardzo małej liczbie przypadków powodować poważne powikłania, francuskie Ministerstwo Zdrowia w 1998 roku wstrzymało kampanię szczepień w szkołach, nawet jeśli ryzyko wydawało się znikome w porównaniu z ryzykiem śmierci po zakażeniu wirusem zapalenia wątroby typu B.

W ekologii badanie dynamiki populacji ryb wciąż stwarza wiele problemów. Niemniej jednak ma ona służyć jako naukowa podstawa do doboru wielkości połowów i innych ograniczeń. Przełowienie sardeli w Zatoce Biskajskiej i tuńczyka czerwonego w Morzu Śródziemnym to tylko dwa niedawne przykłady. Ponieważ szacunki zasobów rybnych są często niewiarygodne, modele wykorzystujące takie dane należy traktować z ostrożnością. We Francji tego typu badania prowadzone są głównie przez Instytut Badawczy Eksploatacji Morza (IFREMER). Niektóre modele matematyczne odegrały również rolę w decyzjach podejmowanych w przeszłości przez Międzynarodową Komisję Wielorybniczą.

W genetyce populacyjnej, rozproszenie organizmów genetycznie modyfikowanych jest również przedmiotem kontrowersji, które niektórzy badacze próbowali badać przy użyciu modeli „reakcji-dyfuzji” inspirowanych modelem Fishera (patrz rozdział 20). Jest to obszar działania Narodowego Instytutu Badań w Agronomii (INRAE).

Z bardziej teoretycznej strony badań można wymienić:

- prace nad równaniami różniczkowymi cząstkowymi, takimi jak równania dyfuzji (patrz rozdział 20) czy równania o strukturze wiekowej (patrz rozdział 16);
- prace dotyczące modeli stochastycznych z wymiarem przestrzennym lub bez niego (patrz rozdziały 16 i 22), w tym dotyczące sieci losowych modelujących rozprzestrzenianie się epidemii oraz poszukujące przybliżeń deterministycznych.

Ten rodzaj badań jest prowadzony głównie przez matematyków stosowanych. W ostatnich latach na francuskich uniwersytetach i w innych instytucjach

szkolnictwa wyższego wprowadzono kilka kierunków studiów magisterskich z zakresu biologii matematycznej.

Podobnie jak inne dziedziny nauki, matematyczne badanie dynamiki populacji jest zorganizowane głównie poprzez:

- „naukowe towarzystwa”: *Society for Mathematical Biology* (od 1973), *Société Francophone de Biologie Théorique* (1985), *Japanese Society for Mathematical Biology* (1989), *European Society for Mathematical and Theoretical Biology* (1991) itd.
- czasopisma specjalistyczne: *Bulletin of Mathematical Biology* (od 1939), *Mathematical Biosciences* (1967), *Journal of Mathematical Biology* (1974), *Mathematical Medicine and Biology* (1984), *Mathematical Population Studies* (1988), *Mathematical Biosciences and Engineering* (2004) itd.
- konferencje (*Annual Meeting of the Society for Mathematical Biology*, *Computational and Mathematical Population Dynamics*, *European Conference on Mathematical and Theoretical Biology* itp.).

Odniesiono się jedynie do tych elementów, które wyraźnie wskazują na to, że znajdują się na styku matematyki i jej zastosowań do dynamiki populacji. Jednak w każdej konkretnej dziedzinie (demografia, ekologia, genetyka populacyjna, epidemiologia i tak dalej) można znaleźć podobne elementy ze zmienną dawką modelowania matematycznego.

Na zakończenie zapraszamy zainteresowanego czytelnika do zapoznania się z oryginalnymi artykułami, które są dostępne w sieci World Wide Web. Adresy są podane w odnośnikach na końcu każdego rozdziału. Jak napisał kiedyś Ronald Fisher o Mendlu:

„Historia nauki bardzo ucierpiała z powodu korzystania przez nauczycieli z materiałów z drugiej ręki i związanego z tym zatarcia okoliczności i atmosfery intelektualnej, w której dokonywano wielkich odkryć przeszłości. Badanie z pierwszej ręki jest zawsze pouczające i często ... pełne niespodzianek.”

Literatura uzupełniająca

1. Bacaër, N.: Approximation of the basic reproduction number \mathcal{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/

Ilustracje

- s. 5. Portret autorstwa Thomasa Murraya (ok. 1687) w posiadaniu *Royal Society* w Londynie. Chapman, S.: Edmond Halley, F.R.S. 1656–1742. *Notes Rec. R. Soc. Lond.* 12, 168–174 (1957) © The Royal Society.
- s. 11. Portret autorstwa Emanuela Handmanna (1753) w zbiorach *Kunstmuseum* w Bazylei. *Leonhard Euler 1707–1783, Beiträge zu Leben und Werk.* Birkhäuser, Basel (1983)
- s. 17. Portret znajdujący się niegdyś w kościele *Petri-Kirche*, prawdopodobnie zniszczony podczas bitwy o Berlin w 1945 roku. Reimer, K.F.: Johann Peter Süssmilch, seine Abstammung und Biographie. *Arch. soz. Hyg. Demogr.* 7, 20–28 (1932)
- s. 23. Portret autorstwa Johanna Niclausa Grootha (ok. 1750–1755) przechowywany w Muzeum Historii Natury w Bazylei. Speiser, D.: *Die Werke von Daniel Bernoulli*, Band 2. Birkhäuser, Basel (1982)
- s. 30. Portret autorstwa Maurice Quentin Delatour (1753), przechowywany w *Musée du Louvre* w Paryżu.
- s. 33. Portret autorstwa Johna Linnella (1833) w posiadaniu Haileybury College, w Anglii. Habakkuk, H.J.: Robert Malthus, F.R.S. (1766-1834). *Notes Rec. R. Soc. Lond.* 14, 99–108 (1959)
- s. 37. Rycina Flamenga (1850). Quetelet, A.: Pierre-François Verhulst. *Annu. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 16, 97–124 (1850)
- s. 42. Heyde, C.C., Seneta, E.: I. J. Bienaymé, *Statistical Theory Anticipated.* Springer-Verlag, New York (1977) © Académie des sciences, Institut de France.
- s. 46. Bateson, W.: *Mendel's Principles of Heredity.* Cambridge University Press (1913)
- s. 51. Pearson, K.: *The Life, Letters, and Labors of Francis Galton*, vol. 1. Cambridge University Press (1914)
- s. 51. Portret Watsona w bibliotece *Trinity College*, Uniwersytet w Cambridge. Kendall, D.G.: Branching processes since 1873. *J. Lond. Math. Soc.* 41, 385–406 (1966)
- s. 57. Dokumenty Alfreda J. Lotki. © Princeton University Library.
- s. 61. Titchmarsh, E. C.: Godfrey Harold Hardy 1877–1947. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 6, 446–461 (1949)
- s. 64. Stern, C.: Wilhelm Weinberg. *Genetics* 47, 1–5 (1962)
- s. 67. G.H.F.N.: Sir Ronald Ross 1857–1932. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 1, 108–115 (1933) © The Royal Society.

- s. 76. Whittaker, E.T.: Vito Volterra 1860–1940. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 3, 690–729 (1941)
- s. 80. Yates, F., Mather, K.: Ronald Aylmer Fisher, 1890–1962. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 9, 91–120 (1963) © The Royal Society/Godfrey Argent Studio.
- s. 84. Yates, F.: George Udny Yule. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 8, 308–323 (1952)
- s. 92. Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.): *Statisticians of the Centuries*. Springer, New York (2001)
- s. 102. britannica.com/EBchecked/topic/252257/J-B-S-Haldane © Bassano and Vandyk Studios.
- s. 109. Hill, W.G.: Sewall Wright, 21 December 1889–3 March 1988. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 36, 568–579 (1990) © Llewellyn Studios, Chicago.
- s. 106. Nybølle, H.C.: Agner Krarup Erlang f. 1. Januar 1878 - d. 3. Februar 1929. *Mat. Tidsskr. B*, 32–36 (1929)
- s. 118. 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)
- s. 118. *I. G. Petrowsky Selected Works Part I*. Gordon and Breach, Amsterdam (1996) © Taylor and Francis Books UK.
- s. 122. Zdjęcie autorstwa Denysa Kempsona. Crowcroft, P.: *Elton's Ecologists, a History of the Bureau of Animal Population*. University of Chicago Press (1991)
- s. 126. © Geoffrey Grimmett.
- s. 132. 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.
- s. 138. © Samuel Schlaefli / ETH Zürich.
- s. 145. Selected works of J. Song. *Science Press*, Beijing (1999) © Song Jian.

Spis treści

1	Ciąg Fibonacciego (1202)	1
2	Tablice trwania życia Halley'a (1693)	4
3	Euler i geometryczny wzrost populacji (1748–1761)	10
4	Bernoulli i szczepienie przeciw ospie prawdziwej (1760)	22
5	Malthus i przeszkody dla wzrostu geometrycznego (1798)	33
6	Verhulst i równanie logistyczne (1838)	37
7	Bienaymé i wymieranie nazwisk rodowych (1845)	42
8	Mendel i dziedziczność (1865)	46
9	Galton, Watson i problem wymierania (1873–1875)	50
10	Lotka i teoria stabilnej populacji (1907–1911)	57
11	Prawo Hardy'ego-Weinberga (1908)	61
12	Ross i malaria (1911)	66
13	Lotka, Volterra i model drapieżnik - ofiara (1920–1926)	72
14	Fisher i dobór naturalny (1922)	79
15	Yule i ewolucja (1924)	83
16	McKendrick w sprawie modelowania epidemii (1926)	91
17	Haldane i mutacje (1927)	101
18	Erlang i Steffensen o problemie wymierania (1929–1933)	105
19	Wright i losowy dryf genetyczny (1931)	109
20	Rozprzestrzenianie się genów (1937)	115
21	Macierz Lesliego (1945)	122
22	Perkolacja i epidemie (1957)	126
23	Teoria gier i ewolucja (1973)	132
24	Chaotyczne populacje (1974)	138
25	Chińska polityka jednego dziecka (1980)	145
26	Niektóre współczesne problemy	152

Książka ta opisuje historię rozwoju dynamiki populacji - dziedziny teoretycznej ściśle związanej z genetyką, ekologią, epidemiologią i demografią - do której matematyka wniosła znaczący wkład. Stanowi przegląd powstawania kilku ważnych problemów: wzrostu wykładniczego, od Eulera i Malthusa do chińskiej polityki jednego dziecka; rozwoju modeli stochastycznych, od praw Mendla i kwestii wymierania nazwisk do teorii perkolacji dla rozprzestrzeniania się epidemii; i chaotycznych populacji, w których determinizm i przypadek są splecione.

Wraz z ostatnim postępem w dziedzinie tłumaczenia maszynowego, quasi-monopol jednego języka w literaturze naukowej nie jest już uzasadniony. Rosnąca alienacja językowa na uniwersytetach może zostać odwrócona. Tym starannie sprawdzonym polskim tłumaczeniem wspieramy tę nową drogę.

ISBN : 979-10-343-8217-0



15€