Nicolas Bacaër

Dénes Attila

A matematikai populációdinamika rövid története

A matematikai populációdinamika rövid története

Nicolas Bacaër

Dénes Attila

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

Dénes Attila
Szegedi Tudományegyetem
denesa@math.u-szeged.hu

A könyv papíralapú változatát megvásárolni kívánó olvasók a nicolas.bacaer@ird.fr címre küldhetnek e-mailt.

Simonyi Károlynak, „A fizika kultúrtörténete” című könyv (1978) szerzőjének.

Borítókép: Schickedanz Albert (1846–1915), *A szegedi híd*. © *Musée d’Orsay*, Párizs.

ISBN : 979-10-343-8914-8
Dépôt légal : janvier 2022

Bevezetés

A populációdinamika az a tudományterület, amely egyszerű mechanisztikus módon próbálja megmagyarázni a biológiai populációk – például az emberek, állatok, növények vagy mikroorganizmusok populációinak – méretének és összetételének időbeli változásait. Rokon, de mégis teljesen különbözik a populációs statisztika leíróbb területétől. Egyik közös pontjuk, hogy széleskörűen használják a matematikai nyelvet.

A populációdinamika több tudományterület – a matematika, a társadalomtudományok (demográfia), a biológia (populációgenetika és ökológia) és az orvostudomány (epidemiológia) – metszéspontjában áll. Ennek eredményeképpen ritkán mutatják be egészében, annak ellenére, hogy a különböző alkalmazásokban felmerülő problémák hasonlóságot mutatnak. Figyelemre méltó kivétel francia nyelven Alain Hillion *Matematikai népességelméletek*[1] című könyve. Ez azonban a matematikus szemszögéből mutatja be a témát, megkülönböztetve a modellek különböző típusait: diszkrét idejű modellek ($t = 0, 1, 2, \dots$) és folytonos idejű modellek (t valós szám), determinisztikus modellek (a jövőbeli állapotok pontosan ismertek, ha a jelenlegi állapot pontosan ismert) és sztochasztikus modellek (ahol a valószínűségek játszanak szerepet). A könyv ezután logikailag diszkrét determinisztikus modelleket, folytonos determinisztikus modelleket, diszkrét sztochasztikus modelleket és folytonos sztochasztikus modelleket vizsgál.

Ebben a könyvben ugyanezt a témát próbáltam tárgyalni, de történelmi szempontból. A kutatást a maga összefüggéseiben magyarázom. A tudósok rövid életrajzai is szerepelnek. Ez megkönnyíti a könyv olvasását a matematikában kevésbé járatosak számára, és általában segíthet a vizsgált problémák eredetének megértésében. Ez a könyv azonban nem csak a történelemről szól. Bevezetésként is szolgálhat a matematikai modellezésbe. Fontosnak gondoltam, hogy a könyv a legtöbb számítás részleteit is tartalmazza, hogy az olvasó valóban láthassa a modellek korlátait. A technikai részek szürke dobozokban vannak kiemelve, és első olvasásra átugorhatók. Az utolsó fejezet a populációdinamika számos olyan kortárs problémájára összpontosít, amelyeket megpróbálhatunk matematikai szempontból vizsgálni. Azok számára, akik többet szeretnének megtudni, az egyes fejezetek végén található hivatkozási listák olyan weboldalakat is tartalmaznak, amelyekről eredeti cikkek letölthetők.

---

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

Egy ilyen terjedelmű könyvben nem lehetett teljes képet adni az összes eddig kidolgozott munkáról, és nem lehetett beszélni az összes tudósról, aki hozzájárult a témához. Az elvégzett válogatás szükségszerűen tartalmaz önkényes elemet, különösen a legutóbbi évtizedek esetében. Mindazonáltal remélem, hogy a kiválasztott minta elég reprezentatív, és hogy a területen tevékenykedők, akiknek a munkásságáról nem esik szó, nem fognak felháborodni.

A könyv ideális célközönsége a következő:

- Középiskolások és egyetemi hallgatók, akik arra kíváncsiak, milyen összefüggések lehetnek az általuk látogatandó matematikaórák és az őket körülvevő világ között, vagy olyan diákok, akik a populációdinamikával kapcsolatos témán dolgoznak.
- Matematikatanárok, akik megpróbálják vonzóbbá tenni a kurzusukat. A négy elemi művelet ismerete elegendő az 1., 2. és 5. fejezetek nagy részének megértéséhez. A 3. fejezet bevezetésként szolgálhat a logaritmusok alkalmazásaiba. Ez a könyv a következőket is tartalmazza: rekurzív egyenletek az 1., 3., 8., 11., 14., 21., 23., 24. fejezetekben; differenciálegyenletek a következő fejezetekben: 4., 6., 12., 13., 16.; parciális differenciálegyenletek a 20., 25. fejezetekben; integrálegyenlet a 10 fejezetben; és a valószínűségelmélet alkalmazásai a 2., 7., 8., 9., 15., 16., 17., 18., 19., 22.
- A demográfiát, epidemiológiát, genetikát vagy ökológiát már ismerők, akik hajlandóak összehasonlítani kedvenc területüket más, esetleg hasonló matematikai modelleket alkalmazó területekkel.
- A tudománytörténet iránt érdeklődő olvasók.

Ez a könyv lényegében a Cassini (Párizs) által 2008-ban *Histoires de mathématiques et de populations* címmel kiadott francia kiadás fordítása. Néhány fejezetet átszerkesztettünk vagy átírtunk. A könyv négy ábrával egészült ki. Néhány nyomdahibát kijavítottunk. Az egyes fejezetek végén található hivatkozási listák bővültek és frissültek. Ezek a listák tartalmazzák az eredeti műveket bemutató weboldalakat. A hivatkozás, amelyet egy URL követ, azt jelenti, hogy az a világhálón való kereséssel könnyen megtalálható.

A könyv különböző változataival kapcsolatban többen is tettek észrevételeket, hivatkozásokat és képeket adtak, illetve szerzői jogi kérdéseket vitattak meg. A magyar kiadásért nagyon hálás vagyok Dénes Attilának, aki kedvesen lektorálta és javította a DeepL szoftver automatikus fordítását.

1. fejezet

A Fibonacci-sorozat (1202)

1202-ben a pisai Leonardo, más néven Fibonacci, kiadott egy könyvet, amely az arab matematikusok által is elfogadott indiai tizedes számrendszert népszerűsítette Európában. A könyvben szereplő számos példa közül a nyulak populációjának növekedésére vonatkozó modellt említjük. Ez a matematikai populációdinamikai modellek egyik legkorábbi példája.

A pisai Leonardo, akit jóval halála után neveztek el Fibonaccinak, 1170 körül született a Pisai Köztársaságban, amikor az kereskedelmi és katonai erejének csúcsán állt a mediterrán világban. 1192 körül Fibonacci apját a köztársaság elküldte a ma Algériában található Bejaia kikötőjébe, egy kereskedelmi állomás élére. A fia nem sokkal később csatlakozott hozzá, hogy kereskedőnek tanuljon. Leonardo itt ismerkedett meg a tízes számrendszerrel, amelyet az arabok hoztak Indiából, és amely ma is szinte ugyanabban a formában van használatban: 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 és 9. Üzleti céllal a Földközi-tenger körül utazva összehasonlította a különböző számrendszereket és arab matematikát tanult. Visszatérve Pisába, 1202-ben befejezte a *Liber abaci* („Számítási könyv”) című, latin nyelvű könyvét, amelyben elmagyarázta az új számrendszert, és bemutatta, hogyan lehet használni a számvitelhez, a súly- és valutaátváltásokhoz, a kamatlábakhoz és még sok egyéb alkalmazáshoz. Az arabok által ismert algebrai és számtani eredmények nagy részét is összegyűjtötte.

Fibonacci egy olyan kérdést is vizsgált könyvében, amelyet ma populációdinamikai problémának neveznénk. Ez a probléma azonban csak számítási gyakorlatként jelent meg más, egymással nem összefüggő témák között: a könyv előző szakasza a tökéletes számokról szól, amelyek tényezőik összegeiként állnak elő, például $28 = 14+7+4+2+1$, a következő szakasz pedig a pénz négy ember közötti elosztásával kapcsolatos probléma, amely megegyezik egy négy egyenletből álló lineáris egyenletrendszerrel. Íme a populćiódinamikai probléma eredeti latin nyelvű szövegének fordítása:

> „Egy bizonyos embernek egy pár nyula volt együtt egy bizonyos zárt helyen. Szeretnénk tudni, hány nyúl származik a pártól egy év alatt, ha az a tulajdonságuk, hogy egyetlen hónap alatt egy

> másik párt hoznak létre, a második hónapban pedig az újonnan születetettek is is ellenek.”

Ha egy újszülött nyúlpár van az első hónap elején, akkor ez a pár egy hónap után még nem lesz termékeny, és a második hónap elején még mindig csak egy pár nyúl lesz. Ez a nyúlpár a harmadik hónap elején egy másik párnak ad életet, tehát összesen két pár lesz. A kezdeti nyúlpár a negyedik hónap elején ismét egy másik párnak ad életet. De a második nyúlpár még nem lesz termékeny. Csak három pár nyúl lesz.

Modern jelöléseket használva legyen P_n a nyúlpárok száma az n-edik hónap elején. P_{n+1} a nyúlpárok száma az $n+1$-edik hónapban, ez az n-edik hónapban meglévő párok P_n számának és az $n+1$-edik hónap újszülött párjainak összege. De csak azoknak a nyúlpároknak születik új nyúlpár utódja az $n+1$-edik hónapban, amelyek legalább két hónaposak. Ezek azok a párok, amelyek már jelen voltak az $n-1$-edik hónapban, és számuk P_{n-1}. Így

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

Ez egy rekurzív összefüggés: az $n+1$-edik hónap népességét adja meg az előző hónapok népességének függvényében. Ezek alapján Fibonacci könnyen elkészíthette a következő táblázatot, ahol $1+1=2$, $1+2=3$, $2+3=5$, $3+5=8$ stb.

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

Valójában Fibonacci kezdeti feltételként az $n=2$. hónap helyzetét tekintette. Mivel $P_{14} = 144+233 = 377$, tizenkét hónappal a kiindulópont után végül 377 pár nyulat nyert. Észrevette, hogy ez a számsorozat a végtelenségig folytatható.

1202 után Fibonacci számos más könyvet írt, például 1220-ban a *Practica geometriae*-t és 1225-ben a *Liber quadratorum*-ot („Négyzetek könyve”). Hírnevenek köszönhetően találkozott II. Frigyes császárral, aki nagyra értékelte a tudományt. 1240-ben a Pisai Köztársaság éves nyugdíjat ítélt meg Fibonaccinak. Halálának éve nem ismert.

A következő évszázadok során Fibonacci nyulakkal kapcsolatos problémája feledésbe merült, és nem befolyásolta a matematikai populációdinamikai modellek fejlődését. Számos tudós találkozott ugyanazon számsorozattal kutatásai során, de nem hivatkoztak Fibonaccira, illetve valamilyen populációdinamikai háttérre sem. Kepler számos könyve tartalmazza azt a megjegyzést, hogy a P_{n+1}/P_n arány konvergál a $\phi = (1+\sqrt{5})/2$ aranyszámhoz, ha n

tart a végtelenbe. Ez a legtöbb populációdinamikai modellben jellemző tulajdonság sajátos esete: a geometriai növekedés tendenciája (lásd a 3. és 21. fejezeteket). 1728-ban Daniel Bernoulli általános rekurzív sorozatok tanulmányozása közben megkapta a pontos képletet:

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

Fibonacci összes műveit a XIX. században adták ki. Ettől kezdve a (P_n) sorozattal Fibonacci-sorozat néven találkozhatunk szórakoztató matematikai könyvekben.

Nyilvánvaló, hogy a nyúlpopuláció modellezése érdekében a Fibonacci-sorozathoz vezető feltevések korántsem realisztikusak: nincs halálozás, a nemeket nem különböztejük meg stb. A sorozat azért keltett nagy érdeklődést az elmúlt néhány évtizedben a biológiában, mert kiderült: több növény olyan struktúrákat tartalmaz, amelyek a P_n számok némelyikét tartalmazzák, például fenyőtobozokban megjelenik a 8 és a 13, a napraforgóban a 34 és a 55. Sőt, a *The Fibonacci Quarterly* című tudományos folyóirat kizárólag a Fibonacci-sorozat tulajdonságaival és alkalmazásaival foglalkozik!

További olvasnivalók

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

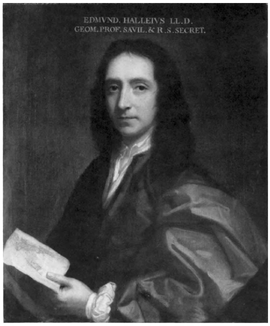
2. fejezet

Halley halandósági táblázata (1693)

1693-ban a híres angol csillagász, Edmond Halley Boroszló (ma Wrocław) város születési és halálozási adatait tanulmányozta, amelyeket Caspar Neumann juttatot el a Királyi Társasághoz. Halandósági táblázatot készített, amely megmutatta, hogy az azonos évben született kohorszból hányan élik meg valamely életkort. Táblázatát az életjáradékok árának kiszámítására is felhasználta. Ez a fejezet ezt a munkát idézi fel, és Halley életének, valamint a „politikai aritmetika” és a valószínűségelmélet korai fejlődésének összefüggésébe helyezi, amely olyan embereket foglalkoztatott, mint Graunt, Petty, De Witt, Hudde, Huygens, Leibniz és de Moivre.

Edmond Halley 1656-ban született London közelében. Apja gazdag szappankészítő volt. Edmond már fiatalon érdeklődni kezdett a csillagászat iránt. Az Oxfordi Egyetem *Queen's College*-ában kezdett el tanulni. Amikor 1675-ben felavatták a greenwichi csillagvizsgálót, Halley már meglátogathatta Flamsteedet, a Királyi csillagászt. Tanulmányait 1676 és 1678 között megszakította, hogy Szent Ilona szigetére menjen, és összeállítsa a déli féltekéről látható csillagok katalógusát. Angliába való visszatérésekor a *Royal Society* ösztöndíjasa lett. Közzétette a Szent Ilona-szigeti útja során a szelek keringéséről tett megfigyeléseit is. 1684-ben meglátogatta Newtont Cambridge-ben, hogy megvitassák a Kepler-féle bolygómozgásra vonatkozó törvények és a Nap által gyakorolt vonzóerő közötti kapcsolatot. Ő bátorította Newtont a híres *A természetfilozófia matematikai alapelvei* című könyv megírására, amelyet végül saját költségén adott ki. Ekkor a Királyi Társaság jegyzőjeként dolgozott. 1689-ben víz alatti búvárkodáshoz tervezett egy harangot, amelyet saját maga ki is próbált.

Nagyjából ugyanebben az időben Caspar Neumann, egy Boroszlóban élő teológus adatokat gyűjtött a születések és halálozások számáról városában. Boroszló a Habsburg Birodalomhoz tartozott (ma Lengyelországban van, és Wrocławnak hívják). Az adatok között szerepelt az is, hogy az emberek milyen életkorban halnak meg. Így az adatokból össze lehetett állítani egy halandósági táblázatot, amely megmutatta, hogy milyen valószínűséggel élnek meg egy adott életkort.



2.1. ábra.
Halley (1656–1742)

Az első halandósági táblázatot 1662-ben jelentették meg Londonban a *Természeti és politikai megfigyelések a halálozási jegyzékekről* című könyvben. Ezt a könyvet általában mind a statisztikát, mind a demográfiát megalapozó műnek tekintik, és van egy furcsa sajátossága: még ma sem tudjuk, hogy vajon John Graunt londoni kereskedő, a könyv borítóján feltüntetett szerző írta-e, vagy barátja, William Petty, a Királyi Társaság egyik alapítója.

A könyvben szereplő halandósági táblázat mindenesetre igyekezett kihasználni a londoni temetésekről és keresztelésekről a XVII. század eleje óta rendszeresen beszámoló közlemények előnyeit. Ezek az értesítők elsősorban arra szolgáltak, hogy tájékoztassák az embereket az ismétlődő pestisjárványokról. Ez az oka annak, hogy a halál okát tüntették fel, nem pedig azt az életkort, amelyben az emberek meghaltak. Ahhoz, hogy a túlélés esélyét az életkor függvényében megadó halandósági táblázatot kapjanak, Grauntnak vagy Pettynek kellett kitalálnia, hogy a különböző halálokok hogyan viszonyulnak a korcsoportokhoz. Így a halandósági táblázatuk nagy hibákat tartalmazhatott. A könyv ennek ellenére nagyon sikeres volt, 1662 és 1676 között öt kiadást ért meg. Európában több város is elkezdett a londonihoz hasonló értesítőt kiadni.

Így közel harminc évvel az első halandósági táblázat után Leibniz javaslatára Neumann elküldte Henry Justelnek, a Királyi Társaság titkárának Boroszló városának 1687–1691. évi demográfiai adatait. Justel nem sokkal később meghalt, Halley pedig megszerezte az adatokat, elemezte őket, és 1693-ban a *Philosophical Transactions of the Royal Society* című folyóiratban közzétette következtetéseit. Cikkének címe: *Becslés az emberiség halandósági fokozatairól, Boroszló városában a születések és temetések különös táblázata alapján, kísérletet téve az életjáradékok árának megállapítására*.

A vizsgált öt év alatt Halley azt tapasztalta, hogy a születések száma Boroszlóban nagyjából megegyezik a halálozások számával, így az össznépesség szinte állandó. Az analízis egyszerűsítése érdekében feltételezte, hogy a népesség egyensúlyi helyzetben van: a születések éves száma (nevezzük P_0-nak), a teljes népesség, a k éves népesség (P_k) és a k éves korban bekövetkező halálozások éves száma (D_k) az idő múlásával mind állandó. Ez kiemeli a boroszlói adatok egy további érdekes tulajdonságát, mert egy ilyen egyszerűsítés nem lett volna lehetséges egy olyan gyorsan növekvő város esetében, mint London, ahol a statisztikákat a vidékről érkező népességáramlás is torzította.

2.1. táblázat. Halley halandósági táblázata, amely a k éves P_k népességet mutatja.

k	P_k	k	P_k	k	P_k	k	P_k	k	P_k	k	P_k
1	1000	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

A boroszlói adatok átlaga évi 1238 születés volt: ezt az értéket választotta Halley a P_0 értékének. Elvileg az adatokból ki tudta számítani a k éves halálozások számának D_k éves átlagát is az összes $k \geqslant 0$ korú emberre vonatkozóan. A

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

képletet használva nyerte a 2.1. táblázatot, amely P_k-t adja meg. Ezzel szemben a $D_k = P_k - P_{k+1}$ képletből meg lehet találni az általa használt D_k értékeket: $D_0 = 238$, $D_1 = 145$, $D_2 = 57$, $D_3 = 38$ és így tovább. Valójában Halley egy kicsit átrendezte az eredményeit, vagy azért, hogy kerek számokat kapjon (ez a D_1 esete, amelyet kissé megváltoztatott, hogy $P_1 = 1000$ legyen), vagy azért, hogy kisimítson bizonyos szabálytalanságokat, amelyek az idős korban bekövetkezett halálozások kis számából adódnak egy ötéves vizsgálatban. A táblázatban szereplő összes P_k szám összegét véve Halley Boroszló teljes lakosságának közel 34 000 főre becsült értékét kapta[1]. Összefoglalva, ennek a módszernek az volt a nagy előnye, hogy nem volt szükség általános népszámlálásra, hanem csak a néhány év alatt bekövetkező születések és halálozások számának és az emberek halálozási korának ismeretére.

Halley halandósági táblázata a tizennyolcadik században számos munkához szolgált referenciaként (lásd a 4. fejezetet). Valójában, bár a P_k értékei Boroszló városára voltak jellemzőek, úgy tekinthetjük, hogy a P_{k+1}/P_k arány a $k+1$ életkorig való túlélés valószínűségét jelenti, tudva, hogy valaki már elérte a k életkort. Ez a valószínűség ésszerűen alkalmazható más korabeli európai városok lakosságára is. Például egy egyéves gyereknek 661/1000 esélye volt arra, hogy elérje a 10 éves kort, illetve 598/1000 esélye, hogy elérje a 20 éves kort.

Halley arra is felhasználta halandósági táblázatát, hogy kiszámítsa az életjáradékok árát. A tizenhatodik és tizenhetedik században, hogy pénzt szerezzenek, több város és állam adott el ilyen járadékokat polgárainak. A vevők halálukig minden évben fix összeget kaptak, amely az eredetileg kifizetett összeg bizonyos százalékának felelt meg, gyakran a korabeli kamatláb kétszeresével, de a vevő életkorától függetlenül. Természetesen az intézmény csődöt kockáztatott, ha túl sok, nagyon hosszú életű ember vásárolta meg ezeket az életjáradékokat. A problémát megbízható halandósági táblázat nélkül nem lehetett megfelelően kezelni.

1671-ben Johan De Witt, Hollandia miniszterelnöke és Johannes Hudde, Amszterdam városának egyik polgármestere már gondolkodott az életjáradékok árának kiszámításával kapcsolatos problémán. A francia csapatok inváziójától tartva pénzt akartak gyűjteni a hadsereg megerősítésére. Rendelkeztek adatokkal azokról az emberekről, akik évtizedekkel korábban életjáradékot vásároltak, elsősorban arról, hogy milyen életkorban vásárolták a járadékot, és milyen életkorban haltak meg. Sikerült többé-kevésbé helyesen kiszámítaniuk a járadékok árát, de módszerük később feledésbe merült. A következő évben Hollandiát megszállták, és De Wittet a tömeg meglincselte.

Halley 1693-ban a boroszlói halandósági táblázattal és 6%-os kamatlábat feltételezve újból megvizsgálta a problémát. A számítási módszer egyszerű. Legyen i a kamatláb. Legyen R_k az az ár, amelyen egy k korú személy évente mondjuk egy font járadékot vásárolhat. Ennek a személynek P_{k+n}/P_k valószínűsége van arra, hogy $k+n$ életkorban még életben lesz. Azt a fontot, amelyet az állam ígér, ha az illető eléri ezt az életkort, úgy kaphatjuk meg, hogy a kezdeti összegből $1/(1+i)^n$ fontot i kamatlábbal kamatoztatunk. Ha tehát azt az egyszerűsítő feltételezést tesszük, hogy az induló összeget csak az évjárادé-

[1] A 84 évnél idősebbek esetében Halley csak megemlítette, hogy a számuk 107.

kok kifizetésére fordítjuk, akkor az árnak a következőnek kell lennie:

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

Halley így kapta meg a 2.2. táblázatot, amely megmutatja azt az R_k tényezőt, amellyel a kívánt járadékot meg kell szorozni, hogy megkapjuk a szükséges kezdeti összeget. Egy 20 éves férfi tehát minden évben a kezdeti összeg $1/12{,}78 \approx 7{,}8\%$-át kapná. Egy 50 éves férfi viszont $1/9{,}21 \approx 10{,}9\%$-ot kapna, mivel kevesebb éve lenne hátra. Vegyük észre, hogy a kamatláb kétszerese az eredeti összeg 12%-ának megfelelő járadéknak, vagy ennek megfelelően a járadék 8,33-szorosának megfelelő árnak felel meg.

2.2. táblázat. Az életjáradékok árát az életkor alapján megadó szorzótényező.

k kor	R_k ár	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

A számítások természetesen meglehetősen hosszadalmasak. Halley mindazonáltal logaritmustáblázatokat használhatott, hogy gyorsabban megkapja a $P_{k+n}/(1+i)^n$ általános képletet. Mivel 84 évnél nagyobb értékeket nem adott meg a P_k értékekre, nem lehet pontosan ellenőrizni a számításait. Végül Halley munkájának nem volt azonnali hatása: az életjáradékokat Angliában és másutt még évtizedekig a vevő életkorától független áron adták el, méghozzá jóval alacsonyabb áron, mint amilyen lehetett volna, például a járadék 7-szereséért.

A halandósági táblázatokból levezetett kérdések Halley idején számos tudóst foglalkoztattak. A holland Christiaan Huygens, aki 1657-ben a valószínűségelméletnek szentelt első füzet szerzője volt, 1669-ben levelezésében testvérével, Graunttal folytatott levelezésében a halandósági táblázatot és a várható élettartam kiszámítását tárgyalta[2].

Néhány évvel azelőtt, hogy Neumann kapcsolatba került volna a *Royal Society*-vel, Leibniz is írt a várható élettartam kiszámításáról egy kiadatlanul maradt esszéjében. 1709-ben Nikolaus I Bernoullira került a sor. Abraham de Moivre 1725-ben egy egész könyvet adott ki *Értekezés az életjáradékokról* címmel. Egyik fő észrevétele az volt, hogy az R_k árat könnyen ki lehet számítani idős korúakra, mivel a (2.2) képlet csak néhány tagot tartalmaz. Ezután

[2] A k életkorban várható élettartamot a (2.2) képlet adja meg $i = 0$ mellett.

használhatjuk az

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

visszafelé rekurzív képletet, amely (2.2)-ből kiindulva könnyen bizonyítható. A Halley által a 70 éves kori árra megadott értéket használva tehát ellenőrizhetjük a 2.2. táblázat többi értékét[3] .

A demográfiára összpontosító szünet után Halley visszatért fő kutatási témáihoz. 1698 és 1700 között körbehajózta az Atlanti-óceánt, hogy megrajzolja a Föld mágneses terének térképét. 1704-ben az Oxfordi Egyetem professzora lett. A következő évben könyvet adott ki az üstökösökről, és megjósolta, hogy az 1682-es üstökös, amelyet Kepler 1607-ben megfigyelt, 1758-ban visszatér: ez „Halley üstököseként" vált ismertté. Kiadta a pergai Apollóniosz kúpokról szóló könyvének fordítását is. 1720-ban Flamsteedet váltotta a királyi csillagász posztján. Megpróbálta megoldani a tengeri hosszúság pontos meghatározásának problémáját a Hold megfigyelése alapján, ami a navigáció szempontjából nagy gyakorlati jelentőséggel bírt. Greenwichben halt meg 1742-ben, 86 éves korában.

További olvasnivalók

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

[3] Úgy tűnik, hogy a táblázatban van néhány hiba, különösen az 5 és 15 évesek esetében.

3. fejezet

Euler és a népesség geometriai növekedése (1748–1761)

Euler többször írt a populációdinamikáról. Az 1748-ban megjelent *Bevezetés a végtelen analízisébe* című értekezésében az exponenciális függvénnyel foglalkozó fejezet négy példát tartalmazott a népesség exponenciális növekedésére. 1760-ban publikált egy cikket, amelyben ezt az exponenciális növekedést a népesség korstruktúrájával kombinálta. Ez a munka a huszadik században kidolgozott, a demográfiában fontos szerepet játszó stabil népességelmélet előfutára. Euler 1761-ben Süssmilchnek is segített a demográfiáról szóló értekezésének második kiadásában. Kidolgozott egy érdekes modellt, amely a Fibonacci-sorozat egyfajta változata, de részletes elemzését nem publikálta.

Leonhard Euler 1707-ben született a svájci Bázelben. Apja protestáns lelkész volt. Euler 1720-ban kezdte meg egyetemi tanulmányait. Magánórákat is vett matematikából Johann Bernoullitól, aki Leibniz és Newton után nemzedékének egyik leghíresebb matematikusa volt. Összebarátkozott Johann Bernoulli két fiával: Nikolaus II-vel és Daniellel. Euler 1727-ben csatlakozott Danielhez az újonnan létrehozott szentpétervári Tudományos Akadémián. A matematika mellett a fizika és számos más tudományos és műszaki téma is érdekelte. 1741-ben II. Frigyes porosz király meghívta őt a berlini Tudományos Akadémia matematikai szekciójának igazgatójává. Euler jelentős számú cikket és könyvet publikált a mechanika (csillagászat, rugalmasság, folyadékok, szilárd testek) és a matematika (számelmélet, algebra, végtelen sorozatok, elemi függvények, komplex számok, differenciál- és integrálszámítás, differenciál- és parciális differenciálegyenletek, optimalizálás, geometria) minden területéről, de a demográfia témakörében is. Korának legtermékenyebb matematikusa volt.

1748-ban Euler latinul publikálta a *Bevezetés a végtelen analízisébe* című értekezését. Az exponenciálisokról és logaritmusokról szóló fejezetben hat példát tekintett: egyet a zenei skálák matematikai elméletéről, egyet egy kölcsön kamatos visszafizetéséről, négyet pedig a populációdinamikáról. Az utóbbiakban Euler feltételezte, hogy a P_n népesség az n-edik évben kielégíti a

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

3.1. ábra.
Euler (1707–1783)

összefüggést minden n egész számra. Az x növekedési ráta pozitív valós szám. A P_0 kezdeti állapotból kiindulva az n-edik évi népesség a következőképpen adódik:

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

Ezt geometriai vagy exponenciális növekedésnek nevezik. Az első példa azt kérdezi:

> „Ha egy adott régió lakossága évente egy harmincadával nő, és egy időben 100 000 lakos volt, akkor szeretnénk tudni, hogy 100 év múlva mennyi lesz a lakosság mérete."

A válasz $P_{100} = (1+1/30)^{100} \times 100\,000 \approx 2\,654\,874$. Eulert ennél a példánál az 1747-ben tartott berlini népszámlálás ihlette, amely 107 224 főre becsülte a lakosság létszámát. Számítása azt mutatja, hogy egy népesség egy évszázad alatt több mint tízszeresére nőhet. Pontosan ezt figyelték meg akkoriban London városára vonatkozóan.

Meg kell jegyezni, hogy az $(1+1/30)^{100}$ kiszámítása modern zsebszámológéppel nagyon egyszerű. Euler idejében azonban logaritmusokat kellett használni, hogy elkerüljük a nagy számú kézi szorzást, és gyorsan megkapjuk az eredményt. Először a P_{100} tizes alapú logaritmusát számoljuk ki. A logaritmus $\log(ab) = \log a + \log b$ alapvető tulajdonsága azt mutatja, hogy

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

A logaritmus fogalmát 1614-ben a skót John Napier vezette be. Barátja, Henry Briggs 1617-ben tette közzé a tizes alapú logaritmusok első táblázatát.

1628-ban a holland Adriaan Vlacq kiegészítette Briggs munkáját, és közzétett egy táblázatot, amely az 1-től 100 000-ig terjedő egész számok tíz számjegy pontosságú tizedes logaritmusait tartalmazta. Euler ezt a fajta táblázatot használta, hogy megkapja a $\log 30 \approx 1{,}477121255$, $\log 31 \approx 1{,}491361694$, és végül $\log P_{100} \approx 6{,}4240439$ értékeket. Már csak azt a P_{100} számot kell megtalálni, amelynek logaritmusa ismert. Mivel az 1-től 100 000-ig terjedő egész számok tizedes logaritmusa 0 és 5 között mozog, ehelyett a $P_{100}/100$ logaritmusát keressük, ami 4,4240439. A logaritmustáblázatban ellenőrizhetjük, hogy $\log 26\,548 \approx 4{,}424031809$ és $\log 26\,549 \approx 4{,}424048168$. A logaritmikus függvényt egy egyenessel helyettesítve 26 548 és 26 549 között Euler azt kapta, hogy

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

Tehát $P_{100} \approx 2\,654\,874$.

Euler könyvében a populációdinamikára vonatkozó második példa a következő:

> „Mivel az özönvíz után minden ember egy hatfős népességből származott, ha feltételezzük, hogy a népesség kétszáz évvel később 1 000 000 fő volt, szeretnénk megtudni az éves növekedési ütemet."

Mivel

$$10^6 = (1+x)^{200} \times 6,$$

zsebszámológéppel $x = (10^6/6)^{1/200} - 1 \approx 0{,}061963$. A logaritmustáblázatokkal a $\log(10^6) = 200\log(1+x) + \log 6$ értékeket kell végigjárnunk, hogy megkapjuk a $\log(1+x) = (6 - \log 6)/200 \approx 0{,}0261092$ és $1+x \approx 1{,}061963$ értékeket. Euler tehát arra a következtetésre jutott, hogy a népesség évente $x \approx 1/16$-kal fog növekedni. Ahhoz, hogy megértsük ennek a példának az eredetét, emlékeznünk kell arra, hogy a korabeli filozófusok kezdték tagadni a bibliai történetek igazságát. A szó szerinti olvasat az özönvíz idejét i. e. 2350 körül határozná meg a következő túlélőkkel: Noé, három fia és feleségeik. A Teremtés könyvében ez áll:

> „Ezek hárman Nóé fiai, és ezek népesítették be az egész földet."

Az özönvíz utáni évi $1/16$-os (vagy 6,25%-os) népességnövekedés nem tűnt túlságosan irreálisnak Euler számára. Egy protestáns lelkész fiaként, aki egész életében vallásos maradt, arra a következtetésre jutott:

> „Ezért elég nevetséges, ha a hitetlenek azt kifogásolják, hogy ilyen rövid idő alatt az egész földet nem lehetett egyetlen emberrel kezdve benépesíteni”[1].

Euler azt is észrevette, hogy ha a növekedés ugyanilyen ütemben folytatódott volna az özönvíz után 400 évig, akkor a népesség $(1+x)^{400}\times 6 = (10^6/6)^2 \times 6 \approx 166$ milliárd lett volna:

> „Az egész Föld azonban soha nem lenne képes fenntartani ezt a népességet.”

Ezt a gondolatot Malthus fél évszázaddal később nagymértékben továbbfejlesztette (lásd a 5. fejezetet).

Euler harmadik példája azt kérdezi:

> „Ha minden évszázadban megduplázódik az emberi népesség, mekkora az éves növekedési ütem?”

Mivel $(1+x)^{100} = 2$, zsebszámológéppel $x = 2^{1/100} - 1 \approx 0{,}00695$. Logaritmustáblázatokkal $100\log(1+x) = \log 2$. Tehát $\log(1+x) \approx 0{,}0030103$ és $1+x \approx 1{,}00695$. A népesség tehát minden évben $x \approx 1/144$-del nő. A negyedik és egyben utolsó példa ugyanígy kérdez:

> „Ha az emberi népesség évente 1/100-dal nő, akkor szeretnénk tudni, hogy mennyi időbe telik, amíg a népesség tízszeresére nő.”

$(1+1/100)^n = 10$ esetén $n\log(101/100) = 1$. Tehát $n = 1/(\log 101 - 2) \approx 231$ év. Ez minden, amit az 1748-as *Bevezetés a végtelen analízisébe* című műben a populációdinamikára vonatkozóan találunk. Euler néhány évvel később még alaposabban foglalkozott ezzel a témával.

1760-ban a berlini Tudományos Akadémia folyóiratában publikálta „Az emberi faj halandóságának és szaporodásának általános vizsgálata” című munkáját. Ez a munka egyfajta szintézis volt a populációk geometriai növekedéséről szóló korábbi elemzése és az élettáblákkal kapcsolatos korábbi tanulmányai között (lásd a 2. fejezetet). Euler például a következő problémát vizsgálta:

---

[1] A Graunt által 1662-ben kiadott könyvben (lásd a 2. fejezetet) hasonló megjegyzést találunk:

> „Egy pár, azaz Ádám és Éva, 64 évenként megduplázva magát az 5160 év alatt, ami a világ kora a Szentírás szerint, sokkal több embert fog teremteni, mint amennyi most benne van. Ezért a világ nem több mint 100 ezer éves, ahogyan azt egyesek hiába képzelik, és nem is több, mint amennyire a Szentírás teszi.”

> „Az egy év alatt bekövetkező születések és temetések számának ismerete, az összes élők számának és éves növekedésének megállapítása egy adott halandósági hipotézis mellett.”

Euler itt feltételezte, hogy a következő számok ismertek:

- B_n: a születések száma az n-edik évben;
- D_n: a halálozások száma az n-edik évben;
- q_k: azon újszülöttek aránya, akik elérik a $k \geqslant 1$ életkort.

Legyen P_n az n-edik évi népesség. Euler két további implicit feltételezést tett:

- a népesség geometrikusan növekszik: $P_{n+1} = r P_n$, $r = 1 + x$;
- a születések és a népesség aránya állandó: $B_n / P_n = m$.

Ez a két feltételezés azt jelenti, hogy a születések száma geometrikusan és azonos ütemben növekszik: $B_{n+1} = r B_n$. Euler ezután megvizsgálta a népesség állapotát száz évenként, mondjuk $n = 0$ és $n = 100$ között, feltételezve, hogy senki sem él száz évnél tovább. A szemléletesség kedvéért nevezzük $P_{k,n}$ ($k \geqslant 1$) az n-edik év elején élő népességet, amely az $n-k$-adik évben született. Jelöljük $P_{0,n} = B_n$-nel az n-edik év során születettek számát. A q_k túlélési együttható definíciójából adódik, hogy $P_{k,n} = q_k P_{0,n-k} = q_k B_{n-k}$. Tehát

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

Ha ezt az egyenletet elosztjuk $r^{100} P_0$-val, akkor a következőt kapjuk

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

Ezt az egyenletet a demográfiában néha „Euler-egyenletnek” nevezik. Ha a születéseket és a halálozásokat külön számoljuk, a következőt kapjuk:

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

Tehát a halálozások száma is geometrikusan növekszik: $D_{n+1} = r D_n$. Sőt,

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

Ha ezt behelyettesítjük a (3.1) egyenletbe, akkor végül a következő egyenlethez jutunk:

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

ahol már csak egy ismeretlen maradt: r. Ezt az egyenletet implicit egyenletnek szokták nevezni, mivel az r-t nem tudjuk a többi paraméter függvényében kifejezni. De kiszámíthatjuk a (3.4) egyenlet bal és jobb oldalát r egy rögzített értékére, és r-et addig változtathatjuk, amíg a két oldal egyenlő nem lesz. Az így kapott r érték adja a népesség $x = r-1$ növekedési ütemét. Vegyük észre, hogy a (3.1) és (3.3) egyenletekből a népesség P_n számára a következő kifejezést kapjuk:

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

Ha a népesség stacionárius ($r = 1$), ez a kifejezés megegyezik azzal, amelyet Halley használt Boroszló város népességének becslésére (lásd a 2. fejezetet).

Euler a következő kérdéssel is foglalkozott:

> „Ha a halandóság és a termékenység hipotézisei adottak, és ismerjük az összes élőlény számát, találjuk meg, hányan lesznek az egyes életkorokban."

Mivel a q_k túlélési együtthatók és az m termékenységi együttható ismert, az r növekedési ráta kiszámítható a (3.1) egyenletből. Az n-edik évben az $n-k$-adik évben születettek száma $q_k B_{n-k} = q_k B_n / r^k$ ($q_0 = 1$ mellett). Tehát a teljes k éves korú népesség aránya

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

Ez az arány állandó. Lotka terminológiáját használva (lásd a 10 fejezetet), a népesség „stabilnak" mondható: a korfa az idők folyamán ugyanazt az alakot tartja.

Euler ezután újra megvizsgálta az élettartam-táblázat összeállításának problémáját, amikor a népesség nem stacionárius, hanem geometrikusan növekszik:

> „Ha ismerjük az összes élő számát, hasonlóképpen összevethetjük a születések számát az egy év alatti halálozások számával minden életkorban, hogy megtaláljuk a halandósági törvényt."

A halandósági törvény alatt Euler a q_k túlélési együtthatók halmazát értette. A teljes népességet most feltételezzük, hogy népszámlálás révén ismerjük, ami Halley esetében nem így volt (lásd a 2. fejezetet). A (3.2) egyenlet azt mutatja, hogy a növekedési ráta

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

Legyen $D_{k,n}$ azoknak az embereknek a száma, akik az n-edik évben k éves korukban halnak meg: ezek az emberek az $n-k$-adik évben születtek. Tehát $D_{k,n} = (q_k - q_{k+1})B_{n-k}$. De $B_{n-k} = B_n/r^k$. A q_k túlélési együtthatók tehát a

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

rekurzív képlettel számíthatóak ki minden $k \geqslant 0$ esetén, $q_0 = 1$ értékkel. Ez a képlet megszorozva B_n-vel visszakapjuk a Halley által használt (2.1) képletet az $r = 1$ stacionárius esetre. Euler mindazonáltal ragaszkodott ahhoz, hogy a túlélési együtthatók q_k kiszámításának módszere feltételezi a népesség rendszeres növekedését, kizárva az olyan baleseteket, mint a pestisjárványok, háborúk, éhínségek stb. Ha Euler korában a népszámlálások rögzítették volna az emberek életkorát (mint Svédországban), akkor ez a feltételezés szükségtelen lett volna, és a q_k együtthatókat könnyebben ki lehetett volna számítani.

A q_k túlélési együtthatók ismeretében Euler azt is megmutatta, hogyan lehet kiszámítani az életjáradékok árát az életek után. Nem említette Halley vagy de Moivre e témában írt munkáit. Euler 5%-os kamatlábat és a holland Willem Kersseboom által 1742-ben közzétett élettáblát használta.

Nem Euler volt az egyetlen tudós a berlini akadémián, akit a demográfia érdekelt. Kollégája, Johann Peter Süssmilch 1741-ben németül publikálta *Az emberi nem változásainak isteni rendje az emberi nemzedékben, a születések, a halálozások és a szaporodás által* című értekezését, amelyet ma az első, teljes egészében a demográfiának szentelt értekezésnek tartanak. Süssmilch 1752-ben egy könyvet is írt *Berlin városának gyors növekedéséről* címmel.

1761-ben Süssmilch megjelentette értekezésének második kiadását. „A népesség növekedési üteméről és megduplázódási idejéről" című fejezetben szerepelt egy érdekes matematikai modell, amelyet Euler dolgozott ki számára. A modell hasonló volt Fibonacci modelljéhez (lásd az 1. fejezetet), de emberi populációra vonatkozott. Egy párból (egy férfi és egy nő) kiindulva, akik mindketten 20 évesek a 0. évben, Euler feltételezte, hogy az emberek 40 éves korukban meghalnak, és 20 éves korukban házasodnak, miközben minden párnak hat gyermeke születik: két gyermek (egy fiú és egy lány) 22 éves

3.2. ábra.
Süssmilch (1707–1767)

korában, további kettő 24 éves korában, az utolsó kettő pedig 26 éves korában. Az éveket kettesével számolva úgy, hogy B_i a születések száma a $2i$-edik évben, Euler arra a következtetésre jutott, hogy

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

minden $i \geqslant 1$ esetén. A kezdeti feltételek a következőknek felelnek meg: $B_{-12} = 0$, $B_{-11} = 0$, $B_{-10} = 2$ és $B_i = 0$ $-9 \leqslant i \leqslant 0$ esetén. Euler így ki tudta számítani a születések számát, amint az a 3.1. táblázat második oszlopában látható. A a $2i$-edik évben történő halálozások száma, D_i, ekkor megegyezik a $2i-40$-edik évben történő születések számával: $D_i = B_{i-20}$ $i \geqslant 10$ esetén, míg $i \leqslant 9$ esetén $D_i = 0$. Ami a $2i$-edik évben életben lévők P_i számát illeti, az megegyezik a $2i-2$-edik évben élők számával, plusz a $2i$-edik évben történő születések számával, mínusz a $2i$-edik évben bekövetkező halálozások számával: $P_i = P_{i-1} + B_i - D_i$.

Süssmilch könyvének ez a fejezete egy olyan megjegyzéssel zárul, amelyet már a Fibonacci-sorozatról is meg lehetett volna tenni:

> „Az a nagy rendetlenség, amely Euler táblázatában uralkodni látszik, nem akadályozza meg, hogy a születések száma ne kövessen egyfajta progressziót, amelyet rekurzív sorozatnak nevezünk [...] Bármilyen rendezetlenek is legyenek kezdetben ezek a progressziók, geometriai progresszióvá alakulnak, ha nem szakadnak meg, és a kezdet rendetlenségei apránként elhalványulnak és szinte teljesen eltűnnek.”

A könyv nem mond többet ennek a populációs modellnek a matematikájáról. Euler azonban sokkal messzebbre jutott a modell tanulányozásában egy

3.1. táblázat. Euler táblázata.

i	Születések	Halálesetek	Élet
0	0	0	2
1	2	0	4
2	2	0	6
3	2	0	8
4	0	0	8
5	0	0	8
6	0	0	8
7	0	0	8
8	0	0	8
9	0	0	8
10	0	2	6
11	0	0	6
12	2	0	8
13	4	0	12
14	6	0	18
15	4	0	22
16	2	0	24
17	0	0	24
18	0	0	24
19	0	0	24
20	0	0	24
21	0	2	22
22	0	2	20
23	2	2	20
24	6	0	26
25	12	0	38
26	14	0	52
27	12	0	64
28	6	0	70
29	2	0	72
30	0	0	72
31	0	0	72
32	0	2	70
33	0	4	66
34	2	6	62
35	8	4	66
36	20	2	84
37	32	0	116
38	38	0	154
39	32	0	186

i	Születések	Halálesetek	Élet
40	20	0	206
41	8	0	214
42	2	0	216
43	0	2	214
44	0	6	208
45	2	12	198
46	10	14	194
47	30	12	212
48	60	6	266
49	90	2	354
50	102	0	456
51	90	0	546
52	60	0	606
53	30	0	636
54	10	2	644
55	2	8	638
56	2	20	620
57	12	32	600
58	42	38	604
59	100	32	672
60	180	20	832
61	252	8	1 076
62	282	2	1 356
63	252	0	1 608
64	180	0	1 788
65	100	2	1 886
66	42	10	1 918
67	14	30	1 902
68	16	60	1 858
69	56	90	1 824
70	154	102	1 876
71	322	90	2 108
72	532	60	2 580
73	714	30	3 264
74	786	10	4 040
75	714	2	4 752
76	532	2	5 282
77	322	12	5 592
78	156	42	5 706
79	72	100	5 678

i	Születések	Halálesetek	Élet
80	86	180	5 584
81	226	252	5 558
82	532	282	5 808
83	1 008	252	6 564
84	1 568	180	7 952
85	2 032	100	9 884
86	2 214	42	12 056
87	2 032	14	14 074
88	1 568	16	15 626
89	1 010	56	16 580
90	550	154	16 976
91	314	322	16 968
92	384	532	16 820
93	844	714	16 950
94	1 766	786	17 930
95	3 108	714	20 324
96	4 608	532	24 400
97	5 814	322	29 892
98	6 278	156	36 014
99	5 814	72	41 756
100	4 610	86	46 280
101	3 128	226	49 182
102	1 874	532	50 524
103	1 248	1 008	50 764
104	1 542	1v568	50 738
105	2 994	2 032	51 700
106	5 718	2 214	55 204
107	9 482	2 032	62 654
108	13 530	1 568	74 616
109	16 700	1 010	90 306
110	17 906	550	107 662
111	16 702	314	124 050
112	13 552	384	137 218
113	9 612	844	145 986
114	6 250	1 766	150 470
115	4 664	3 108	152 026
116	5 784	4 608	153 202
117	10 254	5 814	157 642
118	18 194	6 278	169 558
119	28 730	5 814	192 474

kéziratban, amelynek címe *Az emberi faj szaporodásáról*, és amely életében kiadatlan maradt. A $B_i = c\,r^i$ alakú, azaz geometriai növekedést mutató (3.5) egyenlet megoldását keresve, egyszerűsítés után egy 13. fokú polinomegyenletet kapott:

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

Egy $r = 1$ közeli megoldást keresett, és a r^{13} kiszámításához egy logaritmustáblázatot használva észrevette, hogy

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

Tehát a (3.6) egyenlet gyöke 1,09 és 1,10 között van. Euler az $1 + r + r^2 - r^{13}$ függvényt ezen az intervallumon egy vonalszakasszal közelítve kapta, hogy

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

Mivel az éveket kettesével számoljuk, a születések számát minden évben megszorozzuk $\sqrt{r}$-rel. Ez a szám n évente megduplázódik, ha $(\sqrt{r})^n = 2$, azaz minden $n = 2\log 2/\log r \approx 15$ évben. Mivel aszimptotikusan $B_i \approx c\,r^i$, és mivel D_i, a halálozások száma a $2i$-edik évben B_{i-20}-szal egyenlő, azt kapjuk, hogy $D_i \approx B_i/r^{20}$, $r^{20} \approx 6{,}25$ értékkel. A születések száma körülbelül hatszorosa a halálozások számának. Mivel a $2i$-edik évben élők száma, P_i, egyenlő $B_i + B_{i-1} + \cdots + B_{i-19}$-vel, azt is megkapjuk, hogy

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

A teljes népesség körülbelül tízszerese a születések számának.

Bonyolultabb annak bizonyítása, hogy a 3.1. táblázatban látható (B_i) sorozat valóban r^i-hez hasonlóan növekszik aszimptotikusan. Abraham de Moivre rekurzív sorozatokkal foglalkozó munkája óta ismert, hogy az

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

generátorfüggvény bevezetésével az $f(x)$-et racionális függvényként fejezhetjük ki. Euler 1748-ban a *Bevezetés a végtelen analízisébe* című művében magyarázta el a módszert: a (3.5) rekurzív reláció a

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

egyenlőséget adja. Tehát

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

Euler tudta, hogy egy ilyen racionális függvényt fel lehet bontani az

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

formában, ahol az $x_1, \ldots, x_{13}$ számok az $1 - x^{11} - x^{12} - x^{13} = 0$ egyenlet valós vagy komplex gyökei. Tehát

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

Mivel B_i az x^i együtthatója $f(x)$-ben, Euler azt kapta, hogy

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

amint $i \to +\infty$, ahol x_k a legkisebb modulusú gyök. Más szóval, B_i tendenciája geometrikusan növekszik, mint $(1/x_k)^i$. Meg kell még jegyeznünk, hogy x_k akkor és csak akkor az $1 - x^{11} - x^{12} - x^{13} = 0$ egyenlet gyöke, ha $r = 1/x_k$ a (3.6) egyenlet gyöke. A bizonyítás egyes részleteit végül Gumbel 1916-ban tisztázta.

Süssmilch 1765-ben adta ki értekezésének harmadik kiadását, és 1767-ben Berlinben halt meg. A porosz királlyal rossz viszonyban lévő Euler 1766-ban visszatért Szentpétervárra. Annak ellenére, hogy elvesztette látását, fiai és munkatársai segítségével továbbra is számos művet publikált, különösen az algebra, az integrálszámítás, az optika és a hajóépítés témakörében. Az 1760 és 1762 között Berlinben írt *Levelek a természetfilozófia különböző témáiról egy német hercegnőhöz címezve* című írása 1768 és 1772 között jelent meg, és Európa-szerte bestsellerré vált. Euler 1783-ban halt meg Szentpéterváron. A matematikai demográfiához való hozzájárulását, különösen az exponenciálisan növekvő népességben a stabil korfáról szóló elemzését csak a huszadik században fedezték fel újra (lásd a 10. és 21. fejezeteket).

További olvasnivalók

1. Euler, L.: Recherches générales sur la mortalité et la multiplication du genre humain. *Hist. Acad. R. Sci. B.-Lett. Berl.* 16, 144–164 (1760). eulerarchive
2. Euler, L.: Sur la multiplication du genre humain. In: *Leonhardi Euleri Opera omnia*, Ser. I, vol. 7, 545–552. Teubner, Leipzig (1923)
3. Euler, L.: *Introductio in analysin infinitorum* (1748). → Leonhardi Euleri *Opera omnia*, Ser. I, vol. 8, Teubner, Leipzig (1922). gallica.bnf.fr
4. Fellmann, E. A.: *Leonhard Euler*. Birkhäuser, Basel (2007)
5. Gumbel, E. J.: Eine Darstellung statistischer Reihen durch Euler. *Jahresber. dtsch. Math. Ver*. 25, 251–264 (1917). digizeitschriften.de
6. Reimer, K. F.: Johann Peter Süßmilch, seine Abstammung und Biographie. *Arch. soz. Hyg. Demogr*. 7, 20–28 (1932)
7. Rohrbasser, J. M.: Johann Peter Süssmilch. In: Heyde, C. C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 72–76. Springer (2001)
8. Süßmilch, J. P.: *Die göttliche Ordnung*. Berlin (1761). mpiwg-berlin.mpg.de
9. Warusfel, A.: *Euler, les mathématiques et la vie*. Vuibert, Paris (2009)

4. fejezet

Daniel Bernoulli, d'Alembert és a himlő elleni inokuláció (1760)

1760-ban Daniel Bernoulli írt egy cikket a himlő modellezéséről. Abban az időben sok vita volt az oltás körül, amelynek alkalmazása megvédhette az embereket, de halálos is lehetett. Halley élettáblázatát és néhány himlőre vonatkozó adatot használt fel, hogy kimutassa, hogy az oltás akkor előnyös, ha a halálozás kockázata kisebb, mint 11%. Az oltás akár három évvel is növelheti a születéskor várható élettartamot. D'Alembert bírálta Bernoulli munkáját, amely az első matematikai modell volt a járványtanban.

Daniel Bernoulli 1700-ban született a hollandiai Groningenben. Családjában már két híres matematikus volt: édesapja, Johann Bernoulli és nagybátyja, Jakob Bernoulli. Johann 1705-ben a svájci Bázelbe költözött, ahol elfoglalta a Jakob halálával megüresedett professzori állást. Johann nem akarta, hogy fia matematikát tanuljon. Daniel ezért az orvostudomány felé fordult, és 1721-ben a légzésről írt dolgozatával megszerezte a doktori címet. Velencébe költözött, és a matematikával kezdett foglalkozni, 1724-ben pedig könyvet adott ki. Miután még ugyanabban az évben elnyerte a Párizsi Tudományos Akadémia díját *A homokóra tökéletességéről a tengeren lévő hajón* című esszéjéért, professzori állást kapott az új Szentpétervári Akadémián. Ezekben az években különösen a rekurzív sorozatokkal, illetve a valószínűségelméletben a „szentpétervári paradoxonnal" foglalkozott. 1733-ban Daniel Bernoulli visszatért a bázeli egyetemre, ahol egymás után botanikát, fiziológiát és fizikát tanított. 1738-ban publikálta a folyadékdinamikáról szóló, a fizikatörténetben híressé vált könyvét. 1753 körül Eulerrel és d'Alembert-rel egy időben kezdett el érdeklődni a rezgő húrok problémája iránt, ami jelentős matematikai vitát váltott ki.

1760-ban benyújtotta a párizsi Tudományos Akadémiának a *Kísérlet a himlő okozta halálozás és a megelőzésre szolgáló inokuláció előnyeinek új elemzésére* című munkáját. A kérdés az volt, hogy az inokulációt (a kevésbé virulens himlő kis mennyiségének önkéntes bejuttatása a szervezetbe a későbbi fertőzések elleni védelem érdekében) ösztönözni kell-e, még akkor is, ha ez a művelet néha halálos. Ez a technika Ázsiában már régóta ismert volt, és

4.1. ábra.
Daniel Bernoulli
(1700–1782)

1718-ban Angliában is bevezette Lady Montagu, az Oszmán Birodalomba delegált brit nagykövet felesége. Franciaországban, annak ellenére, hogy XIV. Lajos legidősebb fia 1711-ben himlőben meghalt, vonakodva fontolgatták az inokulációt. Voltaire, aki 1723-ban túlélte a himlőt, és aki több évig élt száműzetésben Angliában, megfigyelve a legújabb újításokat, 1734-ben megjelent *Filozófiai levelek* című írásában az inokuláció mellett érvelt. La Condamine francia tudós, aki szintén túlélte a himlőt, 1754-ben a párizsi Tudományos Akadémián az inokuláció mellett érvelt.

Mielőtt 1759-ben Bázelben elhunyt, Maupertuis arra ösztönözte Daniel Bernoullit, hogy matematikai szempontból tanulmányozza az inokuláció kérdését. Pontosabban, a feladat az volt, hogy megtalálja a módját annak, hogy az inokuláció hosszú távú hasznát hogyan lehet összehasonlítani az azonnali halálozási kockázattal. Bernoulli e célból a következő egyszerűsítő feltevéseket tette:

- a himlővel először megfertőződött emberek p valószínűséggel halnak meg (életkortól függetlenül) és $1-p$ valószínűséggel maradnak életben;
- mindenki q valószínűséggel fertőződik meg egy adott évben; pontosabban, annak valószínűsége, hogy egy egyén x életkor és $x+dx$ életkor között megfertőződik, $q\,dx$, ahol dx egy végtelenül kicsi időtartam;
- a himlőt túlélő emberek életük végéig védettek az újabb fertőzésekkel szemben (immunizálva vannak).

Legyen $m(x)$ az x életkorban a himlőtől eltérő okok miatt bekövetkező halálozás: annak valószínűsége, hogy egy egyén az x életkor és az $x+dx$ életkor közötti végtelenül kicsi dx idő alatt meghal, $m(x)\,dx$. Tekintsük azonos évben született emberek egy P_0 létszámú csoportját, alkalmazzuk a következő jelöléseket:

- $S(x)$ azon „fogékony” emberek száma, akik x életkorban még életben vannak anélkül, hogy valaha is megfertőződtek volna himlővel;
- $R(x)$ azoknak az embereknek a száma, akik x életkorban élnek, és akik túlélték a himlőt;
- $P(x) = S(x) + R(x)$ az x életkorban élő emberek teljes száma.

A születés az $x = 0$ életkornak felel meg. Tehát $S(0) = P(0) = P_0$ és $R(0) = 0$. A XVII. század végén Newton, Leibniz és később apja által kifejlesztett számítási módszereket alkalmazva Daniel Bernoulli észrevette, hogy x és $x + dx$ életkor között (ahol dx végtelenül kicsi) minden fogékony egyénnek $q\,dx$ valószínűsége van arra, hogy himlővel fertőződik, és $m(x)\,dx$ valószínűsége van arra, hogy más okból hal meg. Tehát a fogékony emberek számának változása $dS = -S\,q\,dx - S\,m(x)\,dx$, ami a következő differenciálegyenlethez vezet

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

Ebben az egyenletben dS/dx az $S(x)$ függvény deriváltja. Ugyanezen kis időintervallum alatt a himlőben elhunytak száma $p\,S\,q\,dx$, és a himlőt túlélők száma $(1-p)\,S\,q\,dx$. Továbbá vannak olyan emberek is, akik nem himlőben halnak meg $R\,m(x)\,dx$. Ez egy másik differenciálegyenlethez vezet:

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

A két egyenletet összeadva kapjuk, hogy

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

A (4.1) és (4.3) egyenletekből Bernoulli ki tudta mutatni, hogy az x életkorban még fogékony emberek aránya

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

A (4.4) képletet úgy kapta Bernoulli, hogy a (4.1) és (4.3) egyenletekből kifejezte az $m(x)$ értéket:

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

Átrendezés után

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

adódik. Észrevehetjük, hogy a bal oldalon szereplő kifejezés az $f(x) = S(x)/P(x)$ függvény deriváltja, ahol $f(x)$ a fogékony emberek aránya az x korú népességben. Tehát

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

Az ilyen típusú egyenletek megoldása már több évtizede ismert volt, köszönhetően Jakob Bernoulli, Daniel nagybátyja munkásságának. Ha az egyenletet elosztjuk f^2-tel, bevezetjük a $g(x) = 1/f(x)$ jelölést, akkor azt látjuk, hogy $dg/dx = qg - pq$ és hogy $g(0) = 1/f(0) = 1$. Bevezetve a $h(x) = g(x) - p$ jelölést, $dh/dx = qh$ adódik. Így $h(x) = h(0)\,e^{qx} = (1-p)\,e^{qx}$. Végül $g(x) = (1-p)\,e^{qx} + p$ és $f(x) = 1/g(x)$.

Elméletének alkalmazásához Bernoulli Halley élettábláját használta (lásd a 2. fejezetet). Ez a táblázat az x-edik év elején még életben lévő emberek számát adja meg ($x = 1,2,\dots$) a 0. évben született 1238-os kohorszból. Modelljében azonban Bernoullinak azon emberek $P(x)$ számára volt szüksége, akik ténylegesen elérik az x életkort, ami némileg más. Mivel Bernoulli – mint kortársai többsége – nem ismerte fel a különbséget (Halley cikke valóban nem túl egyértelmű), megtartotta a Halley táblázatában szereplő számokat, kivéve az első számot, az 1238-at, amelyet 1300-ra cserélt, hogy realisztikus halandóságot kapjon az első életévben. Ezek a számok a 4.1. táblázat második oszlopában szerepelnek.

Bernoulli a himlőben való elhalálozás valószínűségét $p = 1/8 = 12,5\%$-nak választotta, ami összhangban van a korabeli megfigyelésekkel. A himlőben való megbetegdés éves valószínűségét (q) nem lehetett közvetlenül megbecsülni. Ezért Bernoulli valószínűleg többféle értéket próbált ki q-ra, és végül azt választotta ki, amelynél a himlő okozta halálesetek száma az összes alábbi számítás után az összes halálesetnek körülbelül 1/13-a. Ezt az arányt akkoriban több európai városban is megfigyelték. A $q = 1/8$/év választásról kiderült, hogy jól illeszkedik, amint azt most látni fogjuk[1].

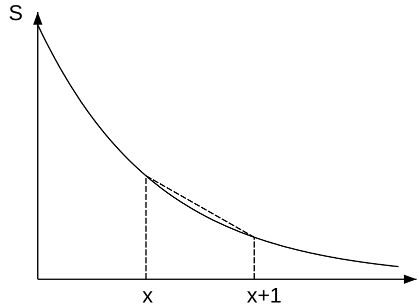
A (4.4) képlet és a táblázat második oszlopában szereplő $P(x)$ értékek segítségével kiszámíthatjuk az x korú fogékony emberek számát, $S(x)$-et: ez a táblázat harmadik oszlopa a legközelebbi egész számra kerekítve. A negye-

[1] Az, hogy p és q egyenlő, csak véletlen egybeesés.

4.1. táblázat. Halley élettáblája és Bernoulli számításai.

Életkor x	Élők $P(x)$	Fogékonyak $S(x)$	Immunisak $R(x)$	Himlőhalálozás	Himlő nélkül $P^*(x)$
0	1300	1300	0	17,2	1300
1	1000	896	104	12,3	1015
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
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮

dik oszlop a himlőt túlélő x évesek számát, $R(x) = P(x) - S(x)$-et mutatja. Az ötödik oszlop az x életkornak megfelelő sorban a himlő okozta halálesetek számát mutatja az x és $x+1$ életkor között. Elméletileg ezt a számot a $pq\int_x^{x+1} S(t)\,dt$, integrállal kapjuk meg, de a $pq[S(x)+S(x+1)]/2$ képlet jó közelítést ad, ahogyan a 4.2. ábrán látható: a trapéz területe közel van a görbe alatti területhez, azaz a függvény integráljához.



4.2. ábra. A szaggatott trapéz területe az S függvény integrálját közelíti x és $x+1$ között.

Bernoulli észrevette, hogy az ötödik oszlopban szereplő számok összege 98 himlő okozta halálesetet ad 24 éves kor előtt. Ha folytatnánk a táblázatot az idősebb korosztályokra, akkor a 24 éves korban még fogékony 32 ember között csak három további himlő okozta halálesetet találnánk. Összefoglalva, 1300 születésből kiindulva 101 ember sorsa az, hogy himlőben hal meg. Ez majdnem pontosan a várt 1/13-as aránynak felel meg.

Bernoulli ekkor azt a helyzetet vizsgálta, amikor születéskor mindenkit inokulálnak himlő ellen, és az nem okoz halálesetet. A himlőt eradikálnák, és a kérdés az, hogy megbecsüljük a várható élettartam növekedését. Ugyanabból a P_0 születésszámból kiindulva nevezzük $P^*(x)$-nek az x évesek számát a himlő eltűnésének időpontjában. Ekkor

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

Bernoulli meg tudta mutatni, hogy

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

ahol $P(x)$ a fentiek szerint az x korú népesség, amikor a himlő még jelen van.

Valóban, a korábbiakhoz hasonlóan a (4.6) és (4.3) egyenletekből $m(x)$ kifejezésével Bernoulli az átrendezés után a következőket kapta:

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

Bevezette a $h(x) = P(x)/P^*(x)$ függvényt. A (4.4) képletet használva megszorozta a számlálót és a nevezőt e^{-qx}-szel, és az

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

eredményt kapta, ami ekvivalens a $\frac{d}{dx}\log h = \frac{d}{dx}\log(1-p+p\,e^{-qx})$ egyenlőséggel, ahol log a természetes alapú logaritmust és nem a tízes alapú logaritmust jelenti. Azonban $h(0) = 1$. Tehát $h(x) = 1-p+p\,e^{-qx}$.

Figyeljük meg, hogy a $P(x)/P^*(x)$ arány $1-p$-hez tart, ha az x életkor elég nagy. A 4.1. táblázat hatodik oszlopa a $P^*(x)$ értéket mutatja. A $P(x)$ és a $P^*(x)$ összehasonlításának egyik módja a születéskor várható élettartam becslése, amelynek elméleti kifejezése himlővel együtt a következő:

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

Hasonló kifejezés a $P(x)$ helyett $P^*(x)$-szel a himlő nélkül is érvényes. Bernoulli az $[\frac{1}{2}P(0)+P(1)+P(2)+\cdots]/P_0$ közelítő képletet használta, amely a trapézmódszer segítségével adódik (4.2. ábra). Folytatva a táblázatot 24 éven túl egészen 84 évig (lásd 2.1. táblázat), végül a himlő jelenlétében várható élettartam E értékét $[\frac{1}{2}\times 1300+1000+\cdots+20]/1\,300 \approx 26{,}57$ évnek, azaz 26 évnek és 7 hónapnak kapta. Himlő nélkül a várható élettartam E^* értéke $[\frac{1}{2}\times 1\,300+1\,015+\cdots+23]/1\,300 \approx 29{,}65$ év, azaz 29 év és 8 hónap. A születéskori inokuláció több mint három évvel növelné a várható élettartamot.

Megállapíthatjuk, hogy a Bernoulli által használtnál létezik egy egyszerűbb és gyorsabb módszer, hogy megkapjuk ezeket a képleteket. Az $S(x)$-re vonatkozó (4.1) differenciálegyenletből kiindulva először is azt látjuk, hogy

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

Ezt a kifejezést az $R(x)$-re vonatkozó (4.2) egyenletben használva azt találjuk, hogy

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

A $P^*(x)$-re vonatkozó (4.6) egyenlet szerint

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

A (4.4) és (4.7) képletek azonnal következnek!

Természetesen a himlő kevésbé virulens törzsével való inokuláció nem teljesen biztonságos. Ha p' annak a valószínűsége, hogy valaki közvetlenül az inokuláció után meghal himlőben ($p' < p$), akkor a várható élettartam $(1-p')\,E^*$ lenne, ha mindenki születéskor átesne az inokuláción. Ez a várható élettartam magasabb marad, mint a természetes várható élettartam E, ha $p' < 1 - E/E^*$ vagy körülbelül 11%. A p'-re vonatkozó adatokat akkoriban nehéz volt megszerezni. Bernoulli azonban úgy becsülte, hogy a p' kockázat kisebb, mint 1%. Számára nem volt kétséges: az inokulációt az államnak támogatnia kell. Következtetése szerint:

> „Egyszerűen csak azt kívánom, hogy egy olyan kérdésben, amely ilyen szorosan érinti az emberi faj jólétét, ne szülessen döntés mindazon tudás nélkül, amelyet egy kis analízis és számítás nyújthat."

Bernoulli munkáját 1760 áprilisában mutatta be a párizsi Tudományos Akadémián. Novemberben d'Alembert bemutatta *A valószínűségelméletnek a himlő elleni inokulációra való alkalmazásáról* című kommentárját. A kommentár nem sokkal később megjelent az *Opuscules mathématiques* második kötetében, részletesebb számításokkal és egy másik, *Az inokuláció matematikai elmélete* című munkájával együtt. D'Alembert bírálta Bernoulli feltételezéseit, miszerint a fertőzés valószínűsége és a himlőben való elhalálozás valószínűsége független az életkortól. Más megoldást javasolt, amely nem igényli ezeket a feltevéseket. Jelölje $v(x)$ a himlő okozta halálozást x életkorban, $m(x)$ az egyéb okok miatti halálozást és $P(x)$ a még életben lévők számát, így

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

Összehasonlítva a (4.3) egyenlettel láthatjuk, hogy $v(x) = p\,q\,S(x)/P(x)$. Így azt kapjuk, hogy

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

ahol $P^*(x)$ az x életkorú emberek számát jelöli, amikor a himlő eltűnt a populációból.

4.3. ábra.
D'Alembert (1717–1783)

Valóban, vagy behelyettesíthetjük az $m(x)$ függvényt az (4.6) és (4.9) egyenletekbe, vagy alkalmazzuk a (4.8) képletet $P^*(x)$-re, és észrevehetjük, hogy (4.9) megoldása a következőképpen adódik:

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

A d'Alembert által megadott (4.10) képlet nem mond ellent Bernoulli (4.7)-es képletének, csak más típusú információt használ $v(x)$-re, amely akkoriban nem állt rendelkezésre, mivel a halotti anyakönyvek a halál okát tartalmazták, de az áldozat életkorát nem. D'Alembert úgy vélte, hogy valójában nem lehet következtetni arra, hogy az inokuláció hasznos-e, amíg ilyen típusú adatok nem állnak rendelkezésre.

D'Alembert kritizálta a várható élettartam mint döntési kritérium hasznosságát is, mivel az minden évnek ugyanolyan súlyt ad, akár a közeli, akár a távoli jövőben van. Megjegyezte, hogy az egyén vagy az állam szempontjából nem minden évnek van ugyanolyan „hasznossága", a fiatal és az idős életkor kevésbé értékes, mint az átlagos életkor. Mindezen kritikák ellenére d'Alembert az inokuláció mellett foglalt állást.

A publikáció késedelme miatt Bernoulli munkája csak 1766-ban jelent meg, míg d'Alembert-nek sikerült nagyon gyorsan kiadnia saját munkáját. Bernoulli Eulernek írt levelében fejezte ki keserűségét:

> „Mit szól a nagy d'Alembert hatalmas közhelyeihez a valószínűségekről: mivel túl gyakran érzem magam igazságtalanul kezelve a publikációiban, már egy ideje elhatároztam, hogy nem olvasok többé semmit, ami az ő tollából származik. Ezt a döntést egy inokulációról szóló kézirat kapcsán hoztam, amelyet nyolc évvel ezelőtt küldtem el a párizsi Akadémiának, és amelyet az elemzés újszerűsége miatt nagyra értékeltek. Merem állítani, hogy olyan volt, mintha egy új tartományt építettek volna be a matematika testébe. Úgy tűnik, hogy ennek az új analízisnek a sikere szívfájdalmat okozott neki. Ezerféleképpen kritizálta azt, mind egyformán nevetséges, és miután jól megkritizálták, úgy tesz, mintha ő lenne az első szerzője egy olyan elméletnek, amelyről éppen csak hallott. Ő azonban tudta, hogy kéziratom csak mintegy hét-nyolc év múlva jelenhet meg. Csak az Akadémia tagjaként lehetett tudomása róla. Ebből a szempontból a kéziratomnak szentnek kellett volna maradnia, amíg nyilvánosságra nem hozzák. *Dolus an virtus quis in hoste requirat?*"[2]

Bernoulli és d'Alembert munkái ellenére az inokulációt nem végezték széles körben Franciaországban. XV. Lajos király 1774-ben himlőben halt meg. Az udvari orvosok nem sokkal később beoltották a királyi család többi tagját. A probléma akkor vesztette el jelentőségét, amikor Edward Jenner felfedezte, hogy a tehénhimlő elleni inokuláció („vakcinázás") véd a himlő ellen, és biztonságos. *A Variola vaccina okainak és hatásainak vizsgálata* című munkáját 1798-ban adták ki. A védőoltás gyorsan elterjedt egész Európában. Mindazonáltal a várható élettartam egy halálok megszűnése miatti növekedésének kiszámítására kidolgozott módszereket ma is használják.

A következő évtizedekben elérhetővé váltak a himlőben meghaltak életkorára vonatkozó adatok. A problémát midenekelőtt a következők vizsgálták a későbbiekben:

- Johann Heinrich Lambert, a berlini akadémia matematikusa 1772-ben;
- Emmanuel-Étienne Duvillard, aki akkoriban a párizsi belügyminisztériumban a népességstatisztikáért felelt, az *Elemzés és táblázatok a himlőnek az egyes életkorokban bekövetkező halálozásra gyakorolt hatásáról* című munkájában (1806);
- Pierre-Simon Laplace *A valószínűség analitikus elmélete* című művében (1812).

[2] „Csel vagy férfierő, ellenségnél ki keresné?" Vergilius: *Aeneis*, II. ének, Lakatos István fordítása.

Duvillard és Laplace például megmutatta, hogyan lehet módosítani a (4.7) képletet, ha a p és q paraméterek az életkortól függenek:

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

Itt $p(x)$ annak a valószínűsége, hogy x életkorban megfertőződve himlőben halunk meg, $q(x)$ pedig annak a valószínűsége, hogy x életkorban himlővel fertőződünk.

A himlővel kapcsolatos munkája után Daniel Bernoulli nem foglalkozott más populációdinamikai problémával. Bázelben halt meg 1782-ben. D'Alembert egy évvel később halt meg Párizsban.

További olvasnivalók

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

5. fejezet

Malthus és a mértani növekedés akadályai (1798)

Malthus 1798-ban adta ki *Tanulmány a népesedés törvényéről* című írását, amelyben azt állította, hogy az élelmiszerellátás nem tudja hosszú ideig követni az emberi népesség természetes tendenciáját, az exponenciális növekedést. Ha a népesség viszonylag állandó maradt, az azért volt, mert az emberiség nagy része élelmiszerhiányban szenvedett. Malthus a „népesedési elvet" Godwin és Condorcet írásaival szembeni érvnek tekintette, amelyek az emberi társadalmak fejlődését hangsúlyozták. Malthus esszéje befolyásolta Darwin és Wallace evolúcióelméletét, Marx pedig kritizálta, de a kínai egykepolitikával a gyakorlatban is megvalósult.

Thomas Robert Malthus 1766-ban született London közelében, hét gyermek közül hatodikként. Első tanára apja volt, Jean-Jacques Rousseau barátja és csodálója. A fiatal Malthus 1784-ben kezdett matematikát tanulni a Cambridge-i Egyetemen. Diplomáját 1791-ben szerezte meg, 1793-ban a *Jesus College* ösztöndíjasa, 1797-ben pedig anglikán pap lett.

5.1. ábra.
Malthus (1766–1834)

1798-ban Malthus névtelenül publikált egy könyvet *Tanulmány a népesedés törvényéről, ahogyan az hatást gyakorol a társadalom jövendő tökéletesedésére, megjegyzések Godwin, M. Condorcet és más szerzők spekulációiról* címmel. A mű Godwin *Vizsgálat a politikai igazságosságról* (1793) és Condorcet *Az emberi szellem fejlődésének vázlatos története* (1794) című műve ellenében született. A francia forradalom által a haladás nevében elkövetett borzalmak ellenére a két szerző azt állította, hogy a társadalom fejlődése elkerülhetetlen. Malthus nem osztotta ezt az optimizmust. Ő is azzal érvelt, hogy az angol szegénytörvények, amelyek a szegény, sokgyermekes családokat segítették, a népesség növekedésének kedveztek anélkül, hogy az élelmiszertermelés hasonló mértékű növekedését ösztönözték volna. Úgy tűnt számára, hogy ezek a törvények nem igazán segítették a szegényeket, éppen ellenkezőleg. Általánosabban szólva, mivel a népesség jellemzően mindig gyorsabban nőtt, mint az élelmiszer-termelés, úgy tűnt, hogy a társadalom egy része nyomorra, éhezésre és járványokra van ítélve: ezek azok a csapások, amelyek lassítják a népesség növekedését, és amelyek Malthus véleménye szerint a társadalom fejlődésének legfőbb akadályai. A fejlődést ígérő elméletek mind csak utópiák. Ezek a gondolatok vezették Malthust arra, hogy 1798-ban kiadja könyvét. Téziseit így foglalta össze:

> [...] „a népesség ereje végtelenül nagyobb, mint a földben lévő erő, amely képes megélhetést biztosítani az ember számára. A népesség, ha nem fékezzük, mértani arányban növekszik. A megélhetés csak számtani arányban növekszik. A számok ismerete megmutatja, hogy az első hatalom milyen hatalmas a másodikhoz képest. Természetünk azon törvénye alapján, amely az ember életéhez a táplálékot teszi szükségessé, e két egyenlőtlen erő hatását egyenlően kell tartani. Ez a népességnek a megélhetés nehézségeiből fakadó erős és állandóan működő fékét jelenti. Ennek a nehézségnek valahol kell jelentkeznie; és szükségszerűen az emberiség nagy része súlyosan meg kell, hogy érezze.”

Malthus könyve nagyon sikeres volt. Kevés adatot tartalmazott. Malthus például észrevette, hogy az USA népessége a tizennyolcadik században huszonöt évenként megduplázódott. Nem igazán próbálta meg téziseit matematikai modellekbe átültetni, de kikövezte az utat Adolphe Quetelet és Pierre-François Verhulst későbbi munkái előtt, amelyekről a következő fejezetben lesz szó.

Könyve megjelenése után Malthus barátaival először Németországba, Skandináviába és Oroszországba, majd Franciaországba és Svájcba utazott. Az utazásai során összegyűjtött információkat összegyűjtve 1803-ban saját neve alatt egy igencsak kibővített második kiadást jelentetett meg, más alcímmel: *Tanulmány a népesedés törvényéről, vagy annak az emberi boldogságra gyakorolt múltbeli és jelenlegi hatásainak áttekintése, valamint a népesség által előidézett bajok jövőbeni megszüntetésére vagy enyhítésére vonatkozó kilátásaink vizsgálata*. Ez az új kiadás részletesen tárgyalta a különböző országokban a népességnövekedés akadályait: a késői házasságkötést, az abortuszt, a gyermekgyilkosságot, az éhínséget, a háborút, a járványokat, a gazdasági tényezőket... Malthus úgy vélte, a késői házasságkötés a legjobb lehetőség a népesség stabilizálására. A könyv négy további kiadása jelent meg 1806-ban, 1807-ben, 1817-ben és 1826-ban. 1805-ben Malthus a történelem és a politikai gazdaságtan professzora lett egy új iskolában, amelyet a Nyugat-indiai Társaság hozott létre alkalmazottai számára. Megjelentette *A bérleti díj természetének és fejlődésének vizsgálata* (1815) és *A politikai gazdaságtan alapelvei* (1820) című munkáit is. Malthust 1819-ben a Királyi Társaság tagjává választották. 1834-ben a Statisztikai Társaság egyik alapító tagja volt. Ugyanebben az évben halt meg Bath közelében.

Malthus munkássága nagy hatással volt az evolúcióelmélet kialakulására. Charles Darwin a *Beagle* fedélzetén tett útjáról visszatérve 1838-ban elolvasta Malthus népességről szóló könyvét. Az alábbiakat írta az 1859-ben megjelent *A fajok eredete a természetes kiválasztás útján* című híres könyvének bevezetőjében:

> „A következő fejezet a létért folyó küzdelmet vizsgálja, amely a világ minden élőlényét érinti, és kikerülhetetlen következménye annak, hogy mértani haladvány szerint szaporodnak. Ez Malthus tanítása, alkalmazva az egész állati és növényi világra."

Alfred Russel Wallace, aki Darwinnal egy időben dolgozta ki az evolúció elméletét, szintén azt mondta, hogy az ő ötletei Malthus könyvének elolvasása után születtek.

Ezzel szemben áll Karl Marx álláspontja Malthus könyvének sikeréről, amint az a *Tőke* egyik lábjegyzetében olvasható:

> „Ha az olvasó Malthusra emlékeztetne, akinek »*Essay on Population*«-ja 1798-ban jelent meg, akkor én arra emlékeztetem, hogy ez az írás első formájában nem más, mint iskolásan felületes és paposan fellengős plágium Defoe, Sir James Steuart, Townsend, Franklin, Wallace stb. műveiből, és egyetlenegy önálló tételt sem tartalmaz. Az a nagy feltűnés, amelyet e röpirat keltett, csupán pártérdekekből fakadt. A francia forradalom a brit királyságban szenvedélyes védelmezőkre talált; a »népesedési elvet«, amelyet a XVIII. században fokról fokra dolgoztak ki, majd egy nagy társadalmi válság közepette síppaldobbal Condorcet és mások tanainak biztos ellenmérgévé nyilvánították, az angol oligarchia ujjongva köszöntötte, mint az emberi továbbfejlődésre irányuló vágyak nagy kioltóját. Malthus, aki nagyon csodálkozott sikerén, ezután hozzálátott, hogy a régi sémát megtömje felületesen

> összeszedett anyaggal, és új, de nem Malthus által felfedezett, hanem általa csak birtokba vett dolgokat tegyen hozzá.”

Malthus tézisei természetesen nem voltak teljesen újak. Például azt a gondolatot, hogy a népesség mértani növekedésre hajlamos[1], gyakran neki tulajdonítják, noha a 3. fejezetben láttuk, hogy ezt a gondolatot már fél évszázaddal korábban Euler is ismerte. Malthus azonban azzal adott neki nyilvánosságot, hogy polemikus módon valódi jogalkotási problémákhoz kötötte. Ironikus módon Malthusnak a születések korlátozására vonatkozó javaslata éppen a kommunista Kínában találta meg a leglátványosabb alkalmazását (lásd a 25. fejezetet).

További olvasnivalók

1. Condorcet (Pődör L., ford.): *Az emberi szellem fejlődésének vázlatos története*. Gondolat, Budapest (1986). gallica.bnf.fr
2. Darwin, C. (Kampis G., ford.): *A fajok eredete*. Neumann, Budapest (2004). http://mek.niif.hu/05000/05011/html/
3. Godwin, W.: *An Enquiry Concerning Political Justice* (1793). archive.org
4. Malthus, T. R. (György E., ford.): *Tanulmány a népesedés törvényéről*. Politzer, Budapest (1902). econlib.org
5. Marx, K.: *A Tőke*, Szikra Kiadás, Budapest (1955). http://mek.oszk.hu/04700/-04724/04724.pdf
6. Simpkins, D. M.: Malthus, Thomas Robert. In: Gillespie, C. C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 9, 67–71. Scribner (1974)

[1]R. A. Fisher (lásd a 14. és 20. fejezeteket) a „malthusi paramétert”a populációk növekedési ütemének nevezte. Malthus saját könyvében megemlíti Süssmilch értekezését.

6. fejezet

Verhulst és a logisztikus egyenlet (1838)

Verhulst belga matematikus 1838-ban vezette be a logisztikus egyenletet, amely az exponenciális növekedés egyenletének egyfajta általánosítása, de a népesség maximális értékével. Az ismeretlen paraméterek becsléséhez több ország, elsősorban Belgium adatait használta fel. Verhulst munkáját csak az 1920-as években fedezték fel újra.

Pierre-François Verhulst 1804-ben született Brüsszelben. A genti egyetemen szerzett matematikából doktorátust 1825-ben. A politika is érdekelte. Miközben Olaszországban tartózkodott, hogy megfékezze tuberkulózisát, sikertelenül érvelt a Pápai Állam alkotmánya mellett. Az 1830-as forradalom és Belgium függetlenségének kivívása után történelmi esszét publikált egy XVIII. századi hazafiról. 1835-ben az újonnan létrehozott brüsszeli Szabadegyetem matematikaprofesszora lett.

6.1. ábra.
Verhulst (1804–1849)

Ugyanebben az évben, 1835-ben honfitársa, Adolphe Quetelet statisztikus és a brüsszeli csillagvizsgáló igazgatója megjelentette *Értekezés az emberről és képességeinek fejlődéséről* című művét. Quetelet azt állította, hogy a népesség hosszú időn keresztül nem növekedhet geometrikusan, mert a Malthus által említett akadályok egyfajta ellenállást képeznek, amely szerinte (a mechanika analógiájára) arányos a népességnövekedés sebességének négyzetével. Ennek az analógiának nem volt valós alapja, de Verhulstöt megihlette.

Verhulst 1838-ban valóban kiadott egy művet *Jegyzet a népességnövekedés törvényéről* címmel. Íme néhány részlet:

> „Tudjuk, hogy a híres Malthus kimutatta azt az elvet, hogy az emberi népesség geometrikusan növekszik, és egy bizonyos idő után, például huszonöt évenként megduplázódik. Ez a tétel vitathatatlan, ha eltekintünk attól, hogy egyre nehezebb élelmet találni. [...] A népesség virtuális növekedését tehát az ország mérete és termékenysége korlátozza. Ennek eredményeként a népesség egyre közelebb kerül egy egyensúlyi állapothoz."

Verhulst valószínűleg rájött, hogy Quetelet mechanikai analógiája nem ésszerű, és helyette a következő (még mindig kissé önkényes) differenciálegyenletet javasolta a $P(t)$ populációra a t időpontban:

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

Ha a $P(t)$ populáció kicsi a K paraméterhez képest, akkor a $\frac{dP}{dt} \approx rP$ közelítő egyenletet kapjuk, amelynek megoldása $P(t) \approx P(0)\,e^{rt}$, azaz exponenciális növekedés[1]. A növekedési ütem csökken, ahogy $P(t)$ közeledik K-hoz. Még negatívvá is válna, ha $P(t)$ meghaladná a K értéket. A (6.1) egyenlet megoldásának pontos kifejezéséhez úgy járhatunk el, mint Daniel Bernoulli a (4.5) egyenlet esetében.

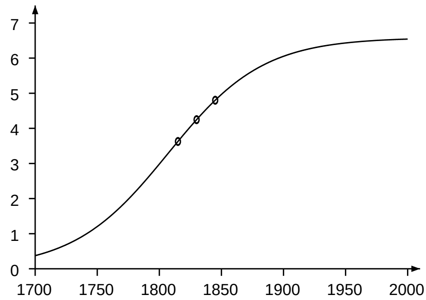
> Ha a (6.1) egyenletet elosztjuk P^2-tel és bevezetjük a $p = 1/P$ jelölést, akkor azt kapjuk, hogy $dp/dt = -rp + r/K$. Ha $q = p - 1/K$, akkor $dq/dt = -rq$ és $q(t) = q(0)\,e^{-rt} = (1/P(0) - 1/K)\,e^{-rt}$. Tehát megkaphatjuk a $p(t)$ és $P(t)$ értékeket.

Végül átrendezés után a

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

képletet kapjuk. A teljes populáció fokozatosan növekszik a $t = 0$ időpontban felvett $P(0)$ értéktől a K határértékig, amelyet csak akkor érünk el, ha $t \to +\infty$ (6.2. ábra). Anélkül, hogy megadta volna az ismeretlen r és K paraméterek értékeit, Verhulst összehasonlította eredményét Franciaország 1817 és 1831

[1] A diszkrét idejű modellekben általában geometriai növekedésről, a folytonos idejű modellekben pedig exponenciális növekedésről beszélünk, de ez lényegében ugyanaz.



6.2. ábra. Belgium lakossága (millió) és a logisztikus görbe. Az adatpontok az 1815-ös, 1830-as és 1845-ös éveknek felelnek meg. A paraméterek értékei az 1845-ös cikk értékei.

közötti, Belgium 1815 és 1833 közötti, az angliai Essex megye 1811 és 1831 közötti, valamint Oroszország 1796 és 1827 közötti népességére vonatkozó adatokkal. Az illeszkedés elég jónak bizonyult.

1840-ben Verhulst a brüsszeli Királyi Katonai Iskola professzora lett. A következő évben publikálta *Elemi értekezés az elliptikus függvényekről* című munkáját, és a Belga Királyi Akadémia tagjává választották. 1845-ben folytatta népesedési tanulmányait egy *Matematikai vizsgálódások a népességnövekedés törvényéről* című cikkel. Először Malthus megjegyzésére tért vissza, amely szerint az USA népessége 25 évente megduplázódott (6.1. táblázat).

6.1. táblázat. Az USA lakosságának hivatalos népszámlálása.

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

Ha kiszámítjuk az $n+10$-edik év népessége és az n-edik év népessége közötti arányt, akkor az 1,350, 1,364, 1,331, 1,335 és 1,326 értékeket kapunk, ami közel állandó. A népesség tehát átlagosan 10 évente 1,34-szeresére, 25 évente pedig $1{,}34^{25/10} \approx 2{,}08$-szorosára nőtt. Tehát Malthus esszéje óta, vagyis majdnem fél évszázad alatt, 25 évente folyamatosan megduplázódott. Verhulst azonban megjegyezte:

> „Nem ragaszkodunk a geometriai fejlődés hipotéziséhez, mivel az csak nagyon különleges körülmények között érvényesülhet; például amikor egy szinte korlátlan méretű, termékeny területet történetesen fejlett civilizációval rendelkező emberek laknak, mint az első amerikai gyarmatok esetében.”

Verhulst cikkében szintén visszatért a (6.1) egyenlethez, amelyet „logisztikus”-nak nevezett el. Megfigyelte, hogy a $P(t)$ görbe pozitív görbülettel növekszik (konvex), amíg $P(t) < K/2$, majd tovább növekszik K felé, de negatív görbülettel (konkáv), amint $P(t) > K/2$. A görbe alakja tehát egy torzított S betű (6.2. ábra).

Valójában

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

Tehát $\frac{d^2P}{dt^2} > 0$, ha $P < K/2$ és $\frac{d^2P}{dt^2} < 0$, ha $P > K/2$.

Verhulst azt is elmagyarázta, hogy az r és K paraméterek hogyan becsülhetők meg a $P(t)$ populációnak három különböző évben tekintett nagyságából abban az esetben, ha a középső év egyenlő távolságra van az első és az utolsó évtől. Ha P_0 a $t = 0$ időpontban, P_1 a $t = T$ időpontban és P_2 a $t = 2T$ időpontban lévő populáció, akkor a (6.2) egyenletből kiindulva hosszadalmas számítással

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

adódik. Az 1815-ös, 1830-as és 1845-ös belga népességre vonatkozó becsléseket
(3,627, 4,247 és 4,801 millió) felhasználva a következő eredményeket kapta: $K = 6{,}584$ millió és $r = 2{,}62\%$ évente. Ezután a (6.2) egyenlet segítségével meg tudta jósolni, hogy Belgium lakossága 1851 elején 4,998 millió, 1900 elején pedig 6,064 millió lesz (6.2. ábra). Verhulst hasonló tanulmányt készített Franciaországra vonatkozóan. Ebben az esetben a következő eredményeket kapta: $K = 39{,}685$ millió és $r = 3{,}2\%$ évente. Mivel Belgium és Franciaország népessége időközben nagymértékben meghaladta ezeket a K értékeket, láthatjuk, hogy a logisztikus egyenlet csak néhány évtizedes időszakokra lehet realisztikus modell, mint Verhulst 1838-as cikkében, de hosszabb időszakokra nem.

1847-ben jelent meg a *Második vizsgálat a népességnövekedés törvényéről*, amelyben Verhulst feladta a logisztikus egyenletet, és helyette a

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

alakban felírható differenciálegyenletet választotta. Úgy gondolta, hogy ez az egyenlet akkor érvényes, ha a $P(t)$ népesség egy bizonyos küszöbérték felett van. Az egyenlet megoldása $P(t) = K + (P(0) - K)\,e^{-rt/K}$. Verhulst ugyanazokat a demográfiai adatokat felhasználva Belgiumra vonatkozóan újból megbecsülte az r és K paramétereket. Ezúttal $K = 9{,}4$ milliónak találta a maximális népességszámot. Látjuk, hogy az eredmény mennyire függhet a modell megválasztásától!

Verhulst 1848-ban a Belga Királyi Akadémia elnöke lett, a következő évben azonban Brüsszelben meghalt, valószínűleg tuberkulózisban. Annak ellenére, hogy Verhulst hezitált a modellegyenletek között, a logisztikus egyenletet több évtizeddel később egymástól függetlenül különböző személyek újra bevezették. Robertson 1908-ban az állatok, növények, emberek és testi szervek egyedi növekedésének modellezésére használta. McKendrick és Kesava Pai 1911-ben a mikroorganizmusok populációinak növekedésére használta. Pearl és Reed 1920-ban az USA népességének lassulni kezdő növekedésére alkalmazta. Pearl végül 1922-ben figyelt fel Verhulst munkájára. Ettől kezdve a logisztikus egyenlet számos munkát inspirált (lásd a 13., 20. és 24. fejezeteket). A K maximális populáció végül „eltartóképesség”néven vált ismertté.

További olvasnivalók

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* XIX*e siècle*. Mucquardt, Bruxelles (1867). gallica.bnf.fr
8. Robertson, T. B.: On the normal rate of growth of an individual and its biochemical significance. *Arch. Entwicklungsmechanik Org.* 25, 581–614 (1908)
9. Verhulst, P.-F.: Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement. *Corresp. Math. Phys.* 10, 113–121 (1838). archive.org
10. Verhulst, P.-F.: Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population. *Nouv. Mém. Acad. R. Sci. B.-lett. Brux.* 18, 1–45 (1845). uni-goettingen.de
11. Verhulst, P.-F.: Deuxième mémoire sur la loi d'accroissement de la population. *Mém. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 20 (1847). archive.org

7. fejezet

Bienaymé, Cournot és a családnevek kihalása (1845–1847)

Bienaymé francia statisztikus 1845-ben rájött, hogyan lehet kiszámítani egy családnév kihalásának valószínűségét, ha minden egyes férfinak adott valószínűségi eloszlást követő számú fia van. Ha a fiúk átlagos száma kisebb vagy egyenlő, mint egy, akkor a családnév kihal. Ha az átlag nagyobb, mint egy, akkor a kihalási valószínűség szigorúan kisebb, mint egy. Eredményének bizonyítása két évvel később jelent meg egy könyvben, amelyet barátja, Cournot írt. Ezeket a műveket csak a közelmúltban fedezték fel újra.

Irénée Jules Bienaymé 1796-ban született Párizsban. Az *École Polytechnique*-en tanult, majd a Pénzügyminisztériumban futott be karriert, és magas beosztásba került, mint főfelügyelő. A Laplace által írt *A valószínűség analitikus elmélete* című könyv hatására Bienaymé arra is talált időt, hogy cikkeket publikáljon a valószínűségelmélet számos alkalmazásáról, például a demográfiai és orvosi statisztikákról (csecsemőhalandóság, születések száma, várható élettartam), az igazságszolgáltatás hibáinak valószínűségéről, a biztosításelméletről és a szavazási rendszerek reprezentativitásáról.

7.1. ábra.
Bienaymé (1796–1878)

1845-ben Bienaymé írt egy rövid jegyzetet *A szaporodás törvényéről és a családok időtartamáról* címmel, amely a párizsi *Société Philomatique* bulletinjében jelent meg. A témáról korábban már több szerző is írt. Az *Egy esszé a népesség elvéről* (1803) második kiadásába Malthus felvett egy fejezetet Svájc népességéről, és megjegyezte, hogy

> „Bern városában 1583-tól 1654-ig az uralkodó tanács 487 családot vett fel a polgárságba, amelyből két évszázad alatt 379 család kihalt, és 1783-ban már csak 108 maradt meg belőlük."

Thomas Doubleday 1842-ben általánosabban azt állította, hogy a nemesi vagy polgári felsőbb osztálybeli családok nagyobb mértékben hajlamosak eltűnni, mint az alsóbb osztálybeli családok. Hasonló gondolatokat fogalmazott meg Franciaországban Emile Littré 1844-ben Auguste Comte pozitivista filozófiájához írt bevezető szövegében, valamint Benoiston de Châteauneuf – Bienaymé barátja –, aki 1845-ben *A nemesi családok fennmaradásának időtartamáról Franciaországban* című esszét publikálta.

Bienaymé ebben az összefüggésben próbálta megmagyarázni, hogyan lehetséges, hogy egy ország népessége geometrikusan növekszik, miközben számos család eltűnik. A probléma megoldásához azt az egyszerűsített esetet vizsgálta, amikor minden férfinak azonos valószínűséggel $0, 1, 2, 3, \ldots$ felnőttkorúvá váló fia születik. Pontosabban azt a kérdést tette fel magának, hogy mekkora a valószínűsége annak, hogy egy embernek lesz a nevét viselő utódja n generáció után. Ha a fiúk átlagos száma kisebb, mint egy, akkor világos, hogy ennek a valószínűségnek nullához kell tartania, amint n tart a végtelenbe. Bienaymé észrevette, hogy ugyanez a következtetés akkor is igaz marad[1], ha a fiúk átlagos száma pontosan egy, például ha 1/2 a valószínűsége annak, hogy nincs fiú, és 1/2 annak, hogy két fiú van. Ebben az esetben azonban annak a valószínűsége, hogy valakinek van utódja az n-edik generációban, lassabban tart a nullához: a példában 35 generáció után, azaz tizenegy vagy tizenkét évszázad után, ha századonként három generáció van, még mindig 5% lenne[2]. Bienaymé végül észrevette, hogy ha a fiúgyermekek átlagos száma nagyobb, mint egy, a családvonal kihalása nem biztos: ennek valószínűsége kiszámítható néhány algebrai egyenlet megoldásával.

Bienaymé cikke nem tartalmazott több magyarázatot. Barátja, Antoine-Augustin Cournot matematikus és közgazdász 1847-ben *Az algebra és a geometria közötti megfelelés eredetéről és korlátairól* című könyvében közölt néhány részletet. A problémát egy szerencsejáték formájában mutatta be, de

[1] Kivéve, ha minden férfinak pontosan egy fia van

[2] Amint alább látni fogjuk, ez a valószínűség egyenlő $1 - x_{35}$-tel, ha $x_{n+1} = \frac{1}{2} + \frac{1}{2}{x_n}^2$ és $x_0 = 0$.

elismerte, hogy az azonos Bienaymé tanulmányával a családnevek kihalásáról. Ha megtartjuk a családnevek szerinti értelmezést, Cournot először azt a speciális esetet vizsgálta, amikor a férfiaknak legfeljebb két fiuk van, p_0, p_1 és p_2 pedig a 0, 1 vagy 2 fiú születésének valószínűsége. Természetesen $p_0 + p_1 + p_2 = 1$. Egy ősből kiindulva a kihalás valószínűsége egyetlen generáció után, nevezzük x_1-nek, nyilvánvalóan egyenlő p_0-val. A két generáción belüli kihalás valószínűsége $x_2 = p_0 + p_1 x_1 + p_2 {x_1}^2$: vagy a család már az első generációban kihalt (valószínűsége p_0), vagy az első generációban csak egy fiú volt, akinek nem volt férfi utóda (valószínűsége $p_1 x_1$), vagy az első generációban két fiú volt, és egyiknek sem volt férfi utódja (valószínűsége $p_2 {x_1}^2$). Általánosabban, az n generáción belüli kihalás valószínűsége

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

Valóban, ha például az első generációban két fiú van (ennek valószínűsége p_2), akkor a család $n-1$ generációval később (azaz az n-edik generációban) $(x_{n-1})^2$ valószínűséggel fog kihalni. Cournot észrevette, hogy x_n egy növekvő sorozat, amelyre $x_n \leqslant 1$ minden n esetén. Tehát x_n-nek van egy $x_\infty \leqslant 1$ határértéke, amely az

$$x = p_0 + p_1 x + p_2 x^2$$

egyenlet megoldása. Ha $p_1 = 1 - p_0 - p_2$-t használjuk, akkor ez az egyenlet ekvivalens a $0 = p_2(x-1)(x - p_0/p_2)$ egyenlettel. Tehát két gyök van: $x = 1$ és

$$x = p_0/p_2.$$

Három esetet különböztethetünk meg a $p_1 + 2p_2$ átlagos fiúszámtól függően, amely szintén egyenlő $1 - p_0 + p_2$-vel, és amelyet $\mathscr{R}_0$-nak fogunk nevezni. Ha $\mathscr{R}_0 < 1$, akkor $p_0/p_2 > 1$. Tehát $x = 1$ az x_∞ határérték egyetlen lehetséges értéke. A családnév biztosan kihal. Ha $\mathscr{R}_0 = 1$, akkor mindkét gyök egyenlő 1-gyel, és a következtetés is ugyanaz. Ha $\mathscr{R}_0 > 1$, akkor Cournot azt állította, hogy x_∞-nek egyenlőnek kell lennie a második gyökkel, p_0/p_2-vel, mivel a kihalási valószínűségnek nyilvánvalóan 0-nak kell lennie abban a speciális esetben, amikor $p_0 = 0$.

Cournot röviden megemlítette azt az általánosabb esetet, amikor a férfiaknak legfeljebb m fia lehet p_0, p_1,..., p_m valószínűséggel. A következtetés ugyanúgy attól függ, hogy a fiúk átlagos száma,

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

1-nél kisebb vagy nagyobb. Az x_∞-re vonatkozó egyenletnek, vagyis az

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

egyenletnek $x = 1$ mindig gyöke. Csak egy másik pozitív gyöke van, ez adja meg az x_∞ kihalási valószínűséget, ha $\mathscr{R}_0 > 1$.

Sajnos Bienaymé cikke, illetve a néhány oldal Cournot könyvében akkoriban teljesen észrevétlen maradt. A cikkre csak az 1970-es években figyeltek fel, a könyv lapjaira pedig további húsz évvel később! Időközben a problémát és annak megoldását mások is újra felfedezték, és a téma jelentősen fejlődött. Erre még visszatérünk a 9., 17. és 18. fejezetekben.

Bienaymé az 1848-as forradalom után kénytelen volt felmondani a Pénzügyminisztériumban betöltött állását. A párizsi egyetem valószínűségelméleti tanszékét, amelyre minden bizonnyal ő volt a legjobb jelölt, szintén valaki más kapta meg. Ennek ellenére Bienaymé 1850 után ismét dolgozhatott a Pénzügyminisztériumban, de 1852-ben lemondott. Még ugyanebben az évben beválasztották a Tudományos Akadémiába, ahol a statisztika szakterületének szakértője volt. 1853-ban bebizonyította azt, amit egyes modern tankönyvek Bienaymé–Csebisev-egyenlőtlenségnek neveznek. 1875-ben az újonnan létrehozott *Société Mathématique de France* elnöke lett. Párizsban halt meg 1878-ban.

További olvasnivalók

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

8. fejezet

Mendel és az öröklődés (1865)

1865-ben Mendel közzétette a borsó hibridizációjával kapcsolatos úttörő kísérleteinek eredményeit. Elemzésében a valószínűségelmélet elemi szempontjait használta fel. Az önmegtermékenyítő növények populációjának dinamikus modelljét is figyelembe vette. Munkája, amelyet csak 1900-ban fedeztek fel újra, mérföldkő a genetika történetében.

Johann Mendel 1822-ben született Morvaországban, amely akkor az Osztrák Birodalomhoz tartozott, ma pedig Csehország része. Apja paraszt volt. Jó középiskolai eredményei és gyenge egészsége miatt Mendel inkább továbbtanult, minthogy a családi gazdaságban dolgozzon. De nem engedhette meg magának, hogy egyetemre járjon. Így 1843-ban belépett a brünni (ma Brno) Szent Tamás apátságba, ahol felvette a Gregor nevet. Teológiát tanult, de mezőgazdasági kurzusokat is látogatott. 1847-ben szentelték pappá. Néhány évig egy gimnáziumban tanított, de a rendes tanárrá váláshoz szükséges vizsgán megbukott. 1851 és 1853 között az egyház támogatásának köszönhetően mégis folytatni tudta tanulmányait a bécsi egyetemen, ahol fizika, matematika és természettudományi kurzusokat hallgatott. Ezt követően visszatért Brünnbe, és egy műszaki iskolában fizikát tanított.

8.1. ábra.
Mendel (1822–1884)

1856 és 1863 között Mendel számos növényen végzett kísérletsorozatot apátsági kertjében. Eredményeit 1865-ben a Brünni Természettudományi Társulat két ülésén mutatta be, amelynek tagja volt. Munkája (*Kísérletek növény-*

hibridekkel) a következő évben németül jelent meg a Társaság folyóiratában. Mendel elmagyarázta, hogyan jutott el a borsó különböző változatainak tanulmányozásához, azaz egy olyan növényhez, amelyek természetes úton, öntermékenyítéssel szaporodik, és amelynek magjai különböző, könnyen azonosítható formákat ölthetnek: kerek vagy ráncos, sárga vagy zöld stb. formát. Egy kerek magvú és egy ráncos magvú növényt keresztezve azt vette észre, hogy mindig olyan hibrideket kapott, amelyek kerek magvakat adtak. A „kerek mag” karaktert dominánsnak, a „ráncos mag” karaktert pedig recesszívnek nevezte. Ugyanígy kimutatta, hogy a „sárga mag” karakter domináns, a „zöld mag” karakter pedig recesszív.

Mendel ekkor vette észre, hogy a hibrid magokból termesztett növények önmegtermékenyítése az első generációban olyan új magokat ad, amelyek látszólag véletlenszerű arányban vagy domináns, vagy recesszív tulajdonságúak. Sőt, azt is észrevette, hogy a kísérlet sokszori megismétlésével átlagosan körülbelül háromszor annyi magot kapott, amelyekben a domináns tulajdonság volt jelen, mint amelyekben a recesszív tulajdonság. Például első kísérlete során összesen 5474 kerek magot és 1850 ráncos magot kapott, ami 2,96:1 aránynak felel meg. Második kísérletében összesen 6022 sárga és 2001 zöld magot kapott, ami 3,01:1 aránynak felel meg[1].

Mendel azt is észrevette, hogy az első generáció domináns tulajdonságú magjaiból termesztett növények között azok, amelyek öntermékenyítéssel adtak magokat akár a domináns, akár a recesszív tulajdonságú magokból, körülbelül kétszer annyian voltak, mint azok, amelyek csak a domináns tulajdonságú magokat adtak. Például az első generáció kerek magokból termesztett 565 növény közül 372 adott kerek és ráncos magokat is, míg 193 csak kerek magokat; az arány 1,93. Hasonlóképpen, az első generációs sárga magokból termesztett 519 növény közül 353 sárga és zöld magot is adott, míg 166 csak sárga magot; az arány 2,13.

Ezen eredmények magyarázatára Mendelnek az a zseniális ötlete támadt, hogy egy mag szemmel látható tulajdonságát két rejtett faktor társulása eredményének tekintse, amelyek mindegyike vagy domináns (jelölje A) vagy recesszív (jelölje a). Tehát három lehetséges kombináció létezik: AA, Aa és aa. Az AA vagy Aa faktorral rendelkező magok ugyanolyan A domináns tulajdonságúak. Az aa faktorral rendelkező magok recesszív a tulajdonságúak. Mendel feltételezte továbbá, hogy a megtermékenyítés során a pollenszemek

[1] Ahogy R. A. Fisher (lásd a 14. fejezetet) később észrevette, elég kicsi a valószínűsége annak, hogy az elméleti értékhez ennyire közeli kísérleti eredményekhez jussunk. Mendel valószínűleg „kiigazította” az adatait. Például az $n = 6022 + 2001 = 8023$ magra vonatkozó második kísérletben annak a valószínűsége, hogy az arány kevesebb mint 0,01-dal tér el a 3-tól, csak körülbelül 10%.

és a petesejtek (az ivarsejtek) a két faktor közül csak az egyiket adják át, mindkettőt 1/2 valószínűséggel.

Ezért az AA és aa tiszta leszármazottak keresztezése olyan hibrideket eredményez, amelyek mindegyike rendelkezik az Aa faktorokkal és A domináns tulajdonságú. A Aa hibrid ivarsejtjei 1/2 valószínűséggel adják át az A faktort és 1/2 valószínűséggel az a faktort. Az Aa hibrid magból termesztett növény önmegtermékenyítése tehát 1/4 valószínűséggel AA, $1/2$ valószínűséggel Aa és $1/4$ valószínűséggel aa faktort ad, amint azt a 8.1. táblázat mutatja.

8.1. táblázat. Az Aa hibrid önmegtermékenyítésének lehetséges eredményei és azok valószínűségei a hímivarsejtek (sorokban) és a női ivarsejtek (oszlopokban) által közvetített tényezők függvényében.

Faktor (Valószínűség)	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 észrevette, hogy az $AA : Aa : aa$ arányok, amelyek értéke 1 : 2 : 1, az $(A+a)^2 = AA + 2Aa + aa$ formális számítással is megkaphatók. Mivel az AA és Aa magok A szemmel látható tulajdonságúak, míg csak az aa magok rendelkeznek az a szemmel látható tulajdonsággal, valóban háromszor több A tulajdonságú mag van, mint a tulajdonságú. Sőt, átlagosan kétszer annyi Aa mag van, mint AA. Az előbbiekből termesztett növények öntermékenyítése vagy a domináns (AA vagy Aa), vagy a recesszív (aa) tulajdonsággal rendelkező magokat ad. Ami az AA magokból termesztett növények öntermékenyítését illeti, az mindig a domináns tulajdonságú AA magokat adja. Így minden megfigyelés magyarázatot nyer.

Mendel a következő generációkat is megvizsgálta. N darab Aa hibrid magból kiindulva, és az egyszerűség kedvéért feltételezve, hogy minden növény öntermékenyítéssel csak négy új magot ad, kiszámította az $(AA)_n$, $(Aa)_n$ és $(aa)_n$ értékeket, a magok átlagos számát az n-edik generációban amelyeket a 8.2. táblázat ad meg, ahol az áttekinthetőség kedvéért az eredményeket N-nel osztottuk.

8.2. táblázat. Az egymást követő generációk.

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
összesen	1	4	16	64	256	1024

Ezeket a számokat egyszerűen az

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

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

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

képletekből kapjuk meg, amelyek azt mondják, hogy AA öntermékenyítés után négy magot ad AA, hogy aa négy magot ad aa, és hogy Aa átlagosan egy magot ad AA, két magot Aa és egy magot aa. Mendel ezenfelül észrevette, hogy

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

A (8.2) egyenletből és az $(Aa)_0 = 1$ kezdeti feltételből következik, hogy $(Aa)_n = 2^n$. Ezt a (8.1) egyenletbe behelyettesítve azt kapjuk, hogy $(AA)_{n+1} = 4\,(AA)_n + 2^n$. Könnyen rájövünk, hogy $(AA)_n = c\,2^n$ egy különleges megoldás, ha $c = -1/2$. Az $(AA)_{n+1} = 4\,(AA)_n$ egyenlet általános megoldása $(AA)_n = C\,4^n$. Végül e két megoldás összeadásával láthatjuk, hogy $(AA)_n = C\,4^n - 2^{n-1}$ kielégíti a $(AA)_0 = 0$ kezdeti feltételt, ha $C = 1/2$. Ami az $(aa)_n$ sorozatot illeti, az ugyanazt a rekurziós összefüggést és ugyanazt a kezdeti feltételt teljesíti, mint az $(AA)_n$. Tehát $(aa)_n = (AA)_n$.

Következésképpen a hibridek Aa aránya a teljes populációban, amely $2^n/4^n = 1/2^n$, minden generációban önmegtermékenyítéssel kettővel osztódik.

Mendel munkássága teljesen észrevétlen maradt élete során. Néhány évvel később Mendel más növényfajokkal is próbálkozott hasonló kísérletekkel, publikált néhány cikket a meteorológiáról és vizsgálta a méhek öröklődését. Miután 1868-ban apát lett, ideje nagy részét adminisztratív problémák kezelésével töltötte. 1884-ben halt meg.

Mendel munkásságát végül csak 1900-ban fedezte fel újra egymástól függetlenül és szinte egyidejűleg Hugo De Vries Amszterdamban, Carl Correns Tübingenben és Erich von Tschermak Bécsben. Ezzel új korszak kezdődött abban, amit ma genetikának nevezünk.

További olvasnivalók

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

9. fejezet

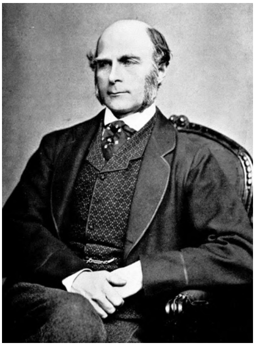
Galton, Watson és a kihalás problémája (1873–1875)

1873-ban Galton brit statisztikus és honfitársa, a matematikus Watson a családnevek kihalásának problémájával foglalkozott anélkül, hogy ismerte volna Bienaymé munkásságát. Watson észrevette, hogy az egyes generációkban a férfiak számának valószínűségi eloszlásához tartozó generáló függvény rekurzív módon kiszámítható. A kihalás valószínűségét azonban helytelenül elemezte.

Francis Galton 1822-ben született, ugyanabban az évben, mint Mendel, az angliai Birmingham közelében. Hét gyermek közül ő volt a legfiatalabb. Apja gazdag bankár volt. Anyja révén Charles Darwin unokatestvére volt. Galton 1838-ban kezdett orvostudományt tanulni, először egy birminghami kórházban, majd Londonban. 1840 nyarán tette meg első hosszú európai útját Isztambulig. Ezt követően négy évig a Cambridge-i Egyetem *Trinity College*-ban tanult. Apja azonban 1844-ben meghalt, jelentős vagyont hagyva rá. Galton lemondott arról, hogy orvos legyen. Beutazta Egyiptomot, Szudánt és Szíriát. A következő néhány évben tovább folytatta lezser életmódját, idejét vadászattal, léghajókon és hajókon való utazással vagy az elektromos távíró fejlesztésével töltötte. 1850-ben felfedező expedíciót indított Délnyugat-Afrikába (a mai Namíbiába). Angliába való visszatérésekor, 1852-ben a Királyi Földrajzi Társaság tagjává választották. Ott követhette nyomon a Nílus forrását kereső kelet-afrikai expedíciók híreit. Londonban telepedett le, és útikönyvet írt az utazók számára, amely bestseller lett. 1856-ban a *Royal Society* tagjává választották. Ekkoriban a meteorológia iránt érdeklődött, és megalkotta az „anticiklon” szót. Miután unokatestvére, Darwin 1859-ben megjelentette *A fajok eredete* című művét, Galton az öröklődés tanulmányozása felé fordult. 1869-ben publikálta az *Öröklött lángelme* című művét, amelyben azt állította, hogy az intellektuális képességek öröklődés útján adódhatnak át.

1873-ban Alphonse de Candolle svájci botanikus könyvet adott ki *A tudomány és a tudósok története az elmúlt két évszázadban* címmel, amely egy esszét is tartalmazott az öröklődés, a változékonyság és a szelekció egymáshoz viszonyított hatásáról az emberi faj fejlődésére és a faj valószínű jövőjére vonatkozóan. Ebben a következő megjegyzéseket tette:

> „Benoiston de Châteauneuf úr, Galton és más statisztikusok pon-

9.1. ábra. Galton (balra) és Watson (jobbra).

> tos információi és nagyon józan véleménye között nem láttam azt a fontos megjegyzést, amelyet a családnevek elkerülhetetlen kihalásáról kellett volna tenniük. Természetesen minden névnek ki kell halnia [...] Egy matematikus ki tudná számítani, hogyan fog történni a nevek vagy címek eltűnése, ismerve a leány- és fiúgyermekek születésének valószínűségét és annak valószínűségét, hogy egy adott párnak nem lesz gyermeke."

Ez ugyanaz a probléma, amelyet Bienaymé 1845-ben tanulmányozott. Candolle azonban, aki nem ismerte Bienaymé munkáját, úgy vélte, hogy minden család kihalásra van ítélve. Galton felfigyelt Candolle könyvének fenti bekezdésére. Mivel ő sem tudott Bienaymé munkájáról, Galton nyitott problémaként tette fel a kérdést a *Educational Times* olvasói számára:

> „4001. feladat: Egy nagy nép, amelyből csak a felnőtt férfiakkal foglalkozunk, akiknek száma N, és akik mindannyian külön vezetéknevet viselnek, gyarmatosít egy területet. A népesedési törvényük olyan, hogy minden nemzedékben a felnőtt férfiak a_0 százalékának nem születik felnőttkort elérő gyermeke; a_1-nek egy ilyen gyermeke van; a_2-nek kettő; és így tovább a_5-ig, akiknek öt.
>
> Találjuk meg, hogy (1) hány százalékuk családneve fog kihalni r generáció után; és (2) hány esetben viseli a családnevet m személy."

Vegyük észre, hogy a probléma második részével Bienaymé nem foglalkozott. Galton nem kapott kielégítő választ a folyóirat olvasóitól, és nyilvánvalóan maga sem tudta megtalálni a probléma megoldását. Ezért megkérte barátját, Henry William Watson matematikust, hogy próbálja meg megoldani a problémát.

Watson 1827-ben született Londonban. Apja a brit haditengerészet tisztje volt. Először a londoni *King's College*-ban tanult, majd 1846-tól 1850-ig, néhány évvel Galton után, a Cambridge-i Egyetem *Trinity College*-ában a matematika felé fordult. A *Trinity College* ösztöndíjasa, a *City of London School* segédtanára, a *King's College* matematikaoktatója, majd 1857 és 1865 között a *Harrow School* matematikaprofesszora lett. Kedvelte az alpinizmust, és részt vett egy expedícióban, amely 1855-ben feljutott a svájci Monte Rosa csúcsára. 1856-ban diakónussá, két évvel később pedig anglikán pappá szentelték. 1865-től nyugdíjazásáig a Coventry melletti Berkswell with Barton plébánosa volt, ami elegendő időt hagyott a kutatásra.

Galton és Watson közösen írtak egy cikket *A családok kihalásának valószínűségéről* címmel, amelyet 1875-ben a *Journal of the Royal Anthropological Institute* című folyóiratban publikáltak. Galton bemutatta a problémát, Watson pedig ismertette számításait és az általa levont következtetéseket. Feltételezték, hogy a férfiaknak legfeljebb q fiuk van, p_k annak a valószínűsége, hogy valakinek k fia van ($k = 0, 1, 2, \ldots, q$). Más szóval, $p_k = a_k/100$, ha Galton eredeti jelöléseit használjuk. Tehát

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

Tekintsük azt a helyzetet, amikor a 0. generáció egyetlen emberből áll. Az 1. generáció p_s valószínűséggel s emberből áll. Watson egy, az ő idejében jól ismert trükköt alkalmazva, amelyet már jóval korábban Abraham de Moivre bevezetett, a $p_0,\ldots,p_q$ valószínűségekhez tartozó

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

generátorfüggvényt tekintette. Hasonlóképpen, legyen $f_n(x)$ az a polinom, amelyben x^s együtthatója annak a valószínűsége, hogy a 0. generációban egy emberből kiindulva az n-edik generációban s férfi lesz. Ekkor $f_1(x) = f(x)$. Watson észrevette, hogy

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

amely képlet lehetővé teszi az $f_n(x)$ rekurzív kiszámítását.

Valóban, legyen

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

Vegyük észre, hogy az n-edik generációban legfeljebb q^n férfi van. Ha az $n-1$-edik generációban s férfi van 1-től s-ig számozva, jelöljük $t_1, \ldots, t_s$-sel a fiú utódaik számát. Ebben az esetben annak a valószínűsége, hogy az n-edik generációban t férfi lesz,

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

Az $s=0$ esetben ez a valószínűség 1, ha $t=0$, és 0, ha $t \geqslant 1$. Ezért

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

Ebből következik, hogy

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

Speciálisan, a családnév n generáción belüli kihalásának x_n valószínűsége egyenlő $p_{0,n}$-nel, ami megegyezik $f_n(0)$-val. Első példaként Watson az

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

esetet tekintette, azaz a $q=3$ és $p_0 = p_1 = p_2 = 1/3$ esetet. Az $f_n(x)$ polinomokat $n = 1, \ldots, 4$ esetén a (9.2) egyenlet segítségével számította ki. Így kapta például, hogy

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

és $f_2(0) = 13/27 \approx 0{,}481$. Az $f_n(x)$ kiszámítása $n \geqslant 3$ esetén nagyon bonyolulttá válik, olyannyira bonyolulttá, hogy Watson már $n=4$ esetén is hibázott. Mivel $x_5 = f_5(0) = f_4(f(0))$ segítségével elkerülhető az $f_5(x)$ kiszámítása, így a következő listát kapta az $x_n = f_n(0)$ kihalási valószínűségekről:

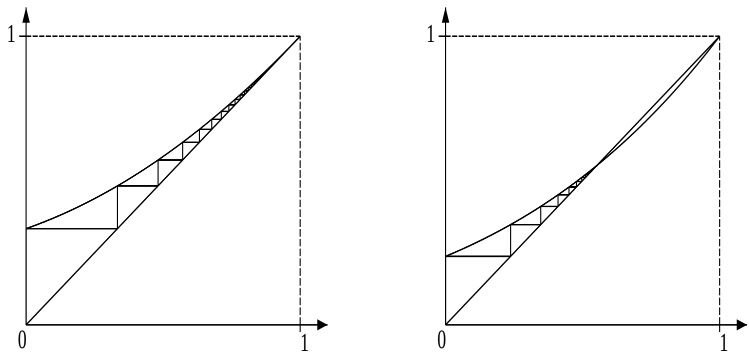
$$x_1 \approx 0{,}333, \quad x_2 \approx 0{,}481, \quad x_3 \approx 0{,}571, \quad x_4 \approx 0{,}641, \quad x_5 \approx 0{,}675 \, .$$

A helyes értékek $x_4 \approx 0{,}632$ és $x_5 \approx 0{,}677$, ami ellenőrizhető a Bienaymé által levezetett egyszerű $x_n = f(x_{n-1})$ képlet segítségével. Amint azt a 17. fejezetben látni fogjuk, ez utóbbi képlet a (9.2) egyenletből is levezethető.

Watson észrevette, hogy minden embernek átlagosan

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

fia van, és hogy az első példában $\mathscr{R}_0 = 1$. Tehát azt gondolhatnánk, hogy ha a család férfi tagjainak kezdeti száma elég nagy, akkor a család mérete nagyjából állandó marad. Watson mindazonáltal azt állította, hogy az x_n kihalási valószínűség 1-hez tart, ha $n \to +\infty$, bár elég lassan. Más szóval az egész család eléri a kihalást, ahogy Candolle is állította. A 9.2.a ábra, amely nem szerepel az eredeti cikkben, és Bienaymé eredményei megerősítik, hogy ez a következtetés az első példára helyes.



9.2. ábra. Az $y = f(x)$ és $y = x$ függvények grafikonja. Az $x_n = f(x_{n-1})$ kihalási valószínűség n generáción belül az n-edik „lépcsőfok” magassága. Balra: $f(x) = (1 + x + x^2)/3$. Jobbra: $f(x) = (3+x)^5/4^5$.

Második példaként Watson a

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

binomiális valószínűségi eloszlást vizsgálta, amelyre a (9.1) generátorfüggvény

$$f(x) = \frac{(a+bx)^q}{(a+b)^q}$$

alakú. Kiszámította $f_2(x)$-et és $x_2 = f_2(0)$-t. Ekkor rájött, hogy $x_2 = f(x_1)$ és hogy $x_n = f(x_{n-1})$ minden n esetén. De úgy gondolta, hogy ez a képlet csak a (9.3) speciális binomiális esetre igaz. Ezt alkalmazva arra az esetre, amikor $q = 5$, $a = 3$ és $b = 1$, azt kapta, hogy

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

Watson rájött, hogy x_n-nek $n \to +\infty$ esetén konvergálnia kell egy x_∞ határértékhez, amely kielégíti az

$$x_\infty = f(x_\infty) = \frac{(a + bx_\infty)^q}{(a+b)^q}$$

feltételt. Észrevette, hogy $x = 1$ ennek az egyenletnek a megoldása, de nem vette észre, hogy lehetnek más megoldások is, ha $\mathscr{R}_0 > 1$. Így Candolle által félrevezetve tévesen arra a következtetésre jutott, hogy minden esetben van kihalás ($x_\infty = 1$), beleértve az éppen vizsgált numerikus példát is. A 9.2.b ábra mutatja, hogy ez nem így van!

Watson észrevette, hogy a fiúk átlagos száma ebben a numerikus példában nagyobb, mint 1 (megmutatható, hogy $\mathscr{R}_0 = qb/(a+b) = 5/4$), ami azt jelenti, hogy a populáció exponenciálisan növekszik. De ez nem segített neki, hogy észrevegye a hibáját. Még azt is feltételezte, hogy a családnév kihalása minden (p_k) valószínűségi eloszlásra biztos, tehát nem csak a binomiális esetre. Erre a problémára a 17. és 18. fejezetekben még visszatérünk.

Galton folytatta a családok statisztikai vizsgálatát *Angol tudósok, természetük és neveltetésük* című könyvében, amely a Királyi Társaság tagjainak genealógiájára összpontosított. Az antropometria, azaz az emberi test mérése is érdekelni kezdte. Kihasználta egy 1884-es londoni nemzetközi kiállítást adta lehetőséget, hogy nagyszámú emberről gyűjtsön adatokat. Eredményei 1889-ben jelentek meg a *Természetes öröklődés* című könyvben, amelynek melléklete a Watsonnal közösen írt cikket reprodukálta. Ez a könyv néhány új statisztikai szakkifejezést is bevezetett, mint például a „percentilis” és „kvartilis”, valamint az „eugenika” szót, azaz az emberi faj tökéletesítését az örökletes tulajdonságok szempontjából. 1888 után Galton fejlesztette ki az ujjlenyomatok felismerésének technikáját, amelyet néhány évvel később a brit rendőrség is használt. Folytatta továbbá az öröklődés és a környezet megfelelő szerepének tanulmányozását az ikrek fizikai és szellemi jellemzőire, a több generáción át növesztett borsó méretére vagy a laboratóriumban tenyésztett egerek színére vonatkozóan. Ez vezetett el a két változó közötti „korrelációs együttható” fogalmához. 1904-ben a londoni *University College*-on belül megalapították a Galton Laboratóriumot. Galtont 1909-ben lovaggá ütötték, és 1911-ben halt meg.

Watson számos könyvet publikált, különösen a gázok kinetikai elméletéről szóló értekezést 1876-ban, valamint az elektromosság és mágnesesség matematikai elméletéről szóló kétkötetes értekezést (1885 és 1889). 1881-ben a *Royal Society* tagjává választották, és 1903-ban Brightonban halt meg.

1924-ben, Galton-életrajzának második kötetében Karl Pearson úgy foglalta össze a családnevek kihalásáról szóló cikket, hogy nem vette észre a hibát. Ezt a hibát végül 1930-ban vették észre (lásd a 18. fejezetet).

További olvasnivalók

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

10. fejezet

Lotka és a stabil populációk elmélete (1907–1911)

Alfred Lotka amerikai kémikus 1907-ben kezdte el tanulmányozni a születési ráta, az életkori halálozási arányok és a népességnövekedés üteme közötti kapcsolatot egy folytonos idejű modell segítségével. Ugyanebben a témában 1911-ben F. R. Sharpe-pal közösen publikált egy másik cikket, amely a korfüggő termékenységi rátákat is tartalmazta. A népesség növekedési ütemét megadó implicit egyenletet gyakran nevezik „Lotka-egyenletnek”.

Alfred James Lotka 1880-ban született amerikai szülők gyermekeként az Osztrák–Magyar Monarchia részét képező Lembergben (ma Lviv Ukrajnában). Előbb Franciaországban és Németországban tanult, majd 1901-ben az angliai Birminghami Egyetemen fizikából és kémiából bachelor fokozatot szerzett. Ezután egy évet Lipcsében töltött, ahol Wilhelm Ostwald, a későbbi kémiai Nobel-díjas (1909) kémikus, a termodinamika szerepét hangsúlyozta a kémiában és a biológiában. Lotka 1902-ben New Yorkban telepedett le, és a *General Chemical Company*-nál kezdett dolgozni.

10.1. ábra.
Lotka (1880–1949)

1907-ben és 1911-ben[1] Lotka a korstrukturált populációk dinamikájának tanulmányozásával foglalkozott, anélkül, hogy tudott volna Euler ugyanezen témában végzett munkájáról (lásd a 3. fejezetet). Eulerrel ellentétben ő azt feltételezte, hogy az idő és az életkor folytonos változók. Legyen $B(t)$ a férfiak

[1] A második cikket a Cornell Egyetem matematikusával, F. R. Sharpe-pal közösen írták.

születési rátája (a férfiak születéseinek száma időegységenként) a t időpontban, $p(x)$ az x életkor megérésének valószínűsége, és $h(x)$ a termékenység az x életkorban: $h(x)\,dx$ annak a valószínűsége, hogy egy férfinak x és $x+dx$ életkor között fia születik, ha dx végtelenül kicsi. Ekkor $\int_0^{+\infty} p(x)\,dx$ a születéskor várható élettartam. Továbbá $B(t-x)\,p(x)\,dx$ a $t-x$ és $t-x+dx$ között született, t időpontban még élő férfiak száma. Ezeknek a férfiaknak a t időpontban $B(t-x)\,p(x)\,h(x)\,dx$ fiúgyermeke születik időegységenként. Tehát a teljes férfi születési ráta t időpontban

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

Ennek az integrálegyenletnek a $B(t)$ ismeretlenre vonatkozó exponenciális megoldását $B(t) = b\,e^{rt}$ alakban keresve, Lotka a két oldalt $B(t)$-vel osztva az

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

egyenletet kapta, amelyet a demográfusok ma „Lotka-egyenletnek” neveznek[2]. Euler az ezzel analóg (3.1) implicit egyenletet kapta a növekedési rátára, abban az esetben, ha az idő és az életkor diszkrét változók. Lotka észrevette, hogy a (10.1) jobb oldala r-ben csökkenő függvény, amely $r \to -\infty$ esetén $+\infty$-hez, $r \to +\infty$ esetén pedig 0-hoz tart. Tehát van egyetlen olyan r érték, nevezzük r^*-nak, amely teljesíti a (10.1) egyenletet. Emellett $r^* > 0$ akkor és csak akkor, ha

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

Az $\mathscr{R}_0$ paraméter (a jelölést Dublin és Lotka vezette be 1925-ben) az egy ember élete során várható fiúgyermekek száma.

Lotka azt állította[3], hogy a népesség kezdeti korstrukturájától függetlenül a férfi születések száma időegységenként valóban olyan, hogy $B(t) \sim b\,e^{r^* t}$, amint $t \to +\infty$, ahol b egy konstans. A teljes populáció mérete tehát

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

Ebből következik, hogy $P(t)$ is úgy nő vagy csökken, mint $e^{r^* t}$, amint $t \to +\infty$: a növekedési ráta egyenlő r^*-gal. Továbbá a népesség korstruktúrája,

[2]Fisher 1927-ben ettől függetlenül jutott el ugyanehhez az egyenlethez, és később az r^* gyökét a természetes szelekció általi evolúció elméletében a „darwini fitnesz” mértékeként értelmezte.

[3]Erre 1941-ben Feller adott precíz bizonyítást. A valószínűség-elméleti megközelítést 1968-ban Crump, Mode és Jagers dolgozta ki.

amelyet $B(t-x)\,p(x)/P(t)$ ad meg, a következő tendenciát mutatja:

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

Ezt nevezte Lotka „stabil populációnak”: a korfa az idők folyamán megtartja ugyanazt az alakot, de a teljes népesség exponenciálisan növekszik vagy csökken. A következtetés tehát ugyanaz, mint Euler diszkrét idejű modelljében. Lotka tanulmánya azonban figyelembe veszi a termékenység korfüggését. Így bizonyos értelemben általánosabb, mint Euleré.

Lotka egész életében folytatta a munkát ezen a témán. 1908–1909-ben folytatta tanulmányait a Cornell Egyetemen és mesterdiplomát szerzett. 1909-től 1911-ig a *National Bureau of Standards*-nál dolgozott, 1911-től 1914-ig pedig a *Scientific American Supplement* című folyóirat szerkesztője volt. 1912-ben a Birminghami Egyetemen doktorált, összegyűjtve az 1907 óta publikált, populációdinamikáról és demográfiáról szóló cikkeit. Az első világháború alatt ismét a *General Chemical Company* számára dolgozott azon, hogyan lehet a légkörből nitrogént megkötni. 1920-ban a biológiai oszcillációkról szóló egyik cikke (lásd a 13. fejezetet) mély benyomást tett Raymond Pearlre, a Johns Hopkins Egyetem biometriaprofesszorára, aki éppen akkor „újra felfedezte” a logisztikus egyenletet (lásd a 6. fejezetet). A New York-i Rockefeller Orvosi Kutatóintézetben való elhelyezkedés reményében Lotka a Ross által a maláriára kidolgozott matematikai modelleken dolgozott (lásd 12. fejezet). Végül kétéves ösztöndíjat kapott a Johns Hopkins Egyetemen, ami lehetővé tette számára, hogy megírja az 1925-ben megjelent „A fizikai biológia elemei” című könyvét. Ezután a New York-i *Metropolitan Life Insurance Company* kutatási osztályának vezetője lett. A demográfiai kérdések matematikai elemzésével foglalkozott, és több könyvet is kiadott kollégájával, Louis Israel Dublin statisztikussal, a cég alelnökével együttműködve: *Az ember pénzben kifejezett értéke* (1930), *Az élet hossza* (1936) és *Huszonöt évnyi haladás az egészségügyben* (1937). 1938–1939-ben az Amerikai Népesedési Szövetség elnökévé választották. Különböző statisztikai tanulmányai közül a „Lotka-törvény” (1926-ig visszamenőleg) azt állítja, hogy az adott tudományterületen n cikket író szerzők száma többé-kevésbé $1/n^2$ arányban csökken, ahogy n nő.

Lotka franciául is kiadott egy könyvet *A biológiai társulások analitikus elmélete* címmel. Az első, inkább filozófiai jellegű rész 1934-ben jelent meg. A második, technikai jellegű rész, amely 1939-ben jelent meg, az 1907 óta az emberi demográfiával kapcsolatos összes kutatását foglalta össze. Könyvében Lotka a családnevek kihalásának problémájához való hozzájárulását is bemutatta. Miután 1930-ban megjelent Steffensen első cikke a témában (lásd 18. fejezet), az elméletet az USA fehér lakosságának 1920-as népszámlálásában szereplő adatokra alkalmazta. Megfigyelte, hogy a fiúgyermekek számának $(p_k)_{k\geqslant 0}$ megfigyelt eloszlását jól közelíti egy csökkenő geometriai törvény minden $k \geqslant 1$ esetén: $p_0 = a$, $p_k = b\,c^{k-1}$ $(k \geqslant 1)$, $a = 0{,}4825$, $b = 0{,}2126$ és $c = 1 - \frac{b}{1-a}$ értékekkel. Ily módon $\sum_{k\geqslant 0} p_k = 1$. A hozzá tartozó generátorfüggvény a következő: $f(x) = a + b\sum_{k=1}^{+\infty} c^{k-1} x^k = a + \frac{bx}{1-cx}$. Az $x = f(x)$ egyenlet két megoldása $x = 1$ és $x = a/c$. A kihalási valószínűség x_∞ e két megoldás közül a legkisebb (lásd 7. fejezet). Az USA-ra vonatkozó számértékekkel $x_\infty \approx 0{,}819$, míg a fiúgyermekek átlagos száma $\mathscr{R}_0 = f'(1) = (1-a)^2/b \approx 1{,}260$. A 2,5-höz közeli átlagos gyermekszám (a fiúkat és lányokat is beleértve) ellenére a családnév kihalásának valószínűsége 80% felett van.

Lotkát 1942-ben az Amerikai Statisztikai Egyesület elnökévé választották. 1947-ben vonult nyugdíjba, és 1949-ben halt meg New Jerseyben. 1925-ös könyvének új kiadása 1956-ban jelent meg, a korábbitól némileg eltérő *A matematikai biológia elemei* címmel.

További olvasnivalók

1. Crump, K. S., Mode, C. J.: A general age-dependent branching process. *J. Math. Anal. Appl.* 24, 494–508 (1968)
2. Dublin, L. I., Lotka, A. J.: On the true rate of natural increase. *J. Amer. Stat. Assoc.* 20, 305–339 (1925)
3. Feller, W.: On the integral equation of renewal theory. *Ann. Math. Stat.* 12, 243–267 (1941). projecteuclid.org
4. Fisher, R. A.: The actuarial treatment of official birth records. *Eugen. Rev.* 19, 103–108 (1927). digital.library.adelaide.edu.au
5. Gridgeman, N. T.: Lotka, Afred James. In Gillespie, C. C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 8, 512. Scribner, New York (1981)
6. Lotka, A. J.: Relation between birth rates and death rates. *Science* 26, 21–22 (1907) → Smith & Keyfitz (1977).
7. Lotka, A. J.: *Théorie analytique des associations biologiques*, 2$^{\text{e}}$ 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

11. fejezet

A Hardy–Weinberg-törvény (1908)

1908-ban Hardy brit matematikus és Weinberg német orvos egymástól függetlenül felfedezték, hogy egy végtelenül nagy populációban, amely a Mendel-törvények szerint véletlenszerűen párosodik, a két allélből származó genotípusok gyakorisága nemzedékeken keresztül állandó marad. Matematikai modelljük a populációgenetika egyik kiindulópontja volt.

Godfrey Harold Hardy 1877-ben született az angliai Surreyben. Szülei tanárok voltak. 1896-tól a Cambridge-i Egyetem *Trinity College*-ban tanult matematikát. 1900-ban kollégiumi ösztöndíjas, 1906-ban pedig a matematika előadója lett. Első könyve, az *Egyváltozós függvények integrálása* (1905) után 1908-ban megjelent *Előadások a tiszta matematikáról*, amelyet többször átdolgozott és amelyet számos idegen nyelvre lefordítottak.

11.1. ábra.
Hardy (1877–1947)

Abban az időben Mendel munkásságának újrafelfedezése kétségeket ébresztett. Egyes biológusok azon tűnődtek, hogy a domináns karakterek miért nem váltak nemzedékről nemzedékre gyakoribbá. Reginald Punnett, aki 1905-ben könyvet írt *Mendelizmus* címmel, feltette a kérdést Hardynak, akivel együtt krikettezett Cambridge-ben. Hardy a megoldását a *Mendeli arányok vegyes populációban* című cikkében írta meg, amely 1908-ban jelent meg. Az analízis egyszerűsítése érdekében egy nagy populációt képzelt el, ahol a szexuális partnerek kiválasztása véletlenszerű. Továbbá figyelmét csak két tényezőre (vagy „allélra”) korlátozta: A és a, ahol A domináns, a recesszív.

Legyen az n-edik generációban p_n az AA, $2\,q_n$ az Aa és r_n az aa „genotípus” gyakorisága. Természetesen $p_n + 2\,q_n + r_n = 1$. Hardy azt is feltételezte, hogy e genotípusok egyike sem vezetett többlethalálozáshoz vagy a termékenység csökkenéséhez a két másik genotípushoz képest. Az $n+1$-edik generációban a gyakoriságok könnyen kiszámíthatók, ha megfigyeljük, hogy egy véletlenszerűen kiválasztott egyed az n-edik generációban $p_n + q_n$ valószínűséggel adja tovább az A allélt: vagy AA a genotípusa és így az A allél adódik át biztosan, vagy a Aa a genotípusa és így az A allél 50%-os valószínűséggel adódik át. Hasonlóképpen, az a allél $q_n + r_n$ valószínűséggel öröklődik. A 11.1. táblázatot tehát a 8.1. táblázattal megegyező módon állíthatjuk össze.

11.1. táblázat. A genotípusok gyakoriságának kiszámítása az $n+1$-edik generációban a szülők alléljainak gyakoriságából (a sorok az anyára, az oszlopok az apára vonatkoznak).

Allél Gyakoriság	A $p_n + q_n$	a $q_n + r_n$
A $p_n + q_n$	AA $(p_n + q_n)^2$	Aa $(p_n + q_n)(q_n + r_n)$
a $q_n + r_n$	Aa $(p_n + q_n)(q_n + r_n)$	aa $(q_n + r_n)^2$

Az AA, Aa és aa genotípusok gyakorisága az $n+1$-edik generációban p_{n+1}, $2q_{n+1}$ és r_{n+1}. Hardy tehát megállapította, hogy

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

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

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

Ezután azt vizsgálta, hogy a genotípusok gyakorisága, amely a p, $2q$, illetve r értékekkel egyenlő, milyen feltételek mellett maradhat állandó a nemzedékek során. Mivel a definíció szerint $p + 2q + r = 1$, láthatjuk, hogy a (11.1)–(11.3) egyenletek mind ugyanazt a feltételt adják: $q^2 = p\,r$.

> Az első egyenlet például $p = (p+q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$, ami ekvivalens $p(1-p-2q) = q^2$-tel, és végül $p\,r = q^2$-tel.

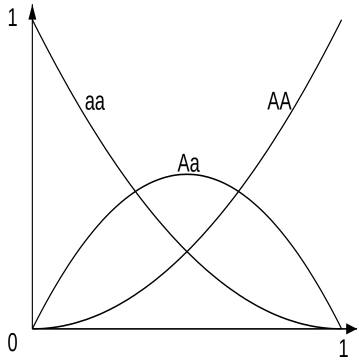
Tetszőleges $(p_0, 2q_0, r_0)$ kezdeti feltételekből kiindulva, ahol $p_0 + 2q_0 + r_0 = 1$, Hardy észrevette, hogy

$$q_1{}^2 = (p_0 + q_0)^2 (q_0 + r_0)^2 = p_1\, r_1\,.$$

A $(p_1, 2q_1, r_1)$ állapot tehát már egyensúlyi helyzet. Tehát $(p_n, 2q_n, r_n)$ minden $n \geqslant 1$ esetén egyenlő marad $(p_1, 2q_1, r_1)$-gyel. Ha az A allél gyakoriságára a 0. generációban az $x = p_0 + q_0$ értéket adjuk meg, akkor $1 - x = q_0 + r_0$ az a allél gyakorisága. A (11.1)–(11.3) rendszert ismét felhasználva kapjuk, hogy

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

minden $n \geqslant 1$ esetén (11.2. ábra).

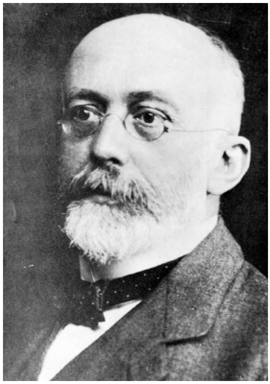


11.2. ábra. Az AA, Aa és aa genotípusok egyensúlyi gyakoriságának megfelelő x^2, $2x(1-x)$ és $(1-x)^2$ függvények grafikonjai.

Összefoglalva, a fenti hipotézisekből következik az a törvény, amely szerint az AA, Aa és aa genotípusok gyakorisága nemzedékeken keresztül változatlan marad. Mendel elmélete nem vezet a domináns tulajdonság gyakoriságának fokozatos növekedéséhez, ahogyan azt először gondolták.

Néhány évvel később Fisher ragaszkodott e törvény egy fontos következményéhez: első közelítésben (azaz feltételezve, hogy a modell hipotézisei reálisak) a populáció állandó genetikai varianciát tart fenn. Ez a megfigyelés megoldja Darwinnak a természetes szelekció útján történő evolúcióra vonatkozó elmélete által felvetett egyik problémáját. Darwin ugyanis kortársaihoz hasonlóan úgy gondolta, hogy minden egyes nemzedéknél a gyermekek fiziológiai jellemzői a két szülő jellemzőinek egyfajta átlaga, amelynek mindkét szülő az egyik felét adja. Ezt az elképzelést később Francis Galton és Karl Pearson, aki utódja volt a biometriai laboratóriumban, alaposan tanulmányozta a statisztika segítségével. Ha ez igaz lenne, akkor e tulajdonságok szórásának egy populációban minden egyes nemzedéknél kettővel kellene osztódnia, és hamarosan olyan homogenitás alakulna ki, hogy az evolúciót magyarázni hivatott természetes szelekció lehetetlenné válna. Ennek ellenére több évnek kellett eltelnie ahhoz, hogy ezt az átlagolási mechanizmust elutasítsák, mivel a biometrikusok Darwin álláspontját védték, és vonakodtak elismerni, hogy a Mendel-törvények elkerülhetetlenek az evolúció megértéséhez.

E munka után 1908-ban Hardy visszatért a tiszta matematikához. *A matematikus bocsánatkérése* című önéletrajzában még büszkén állította, hogy elkerülte a gyakorlati hasznot hozó felfedezéseket. 1910-ben a *Royal Society* tagjává választották. 1913-ban felfedezte az indiai csodagyereket, Ramanujant, és meghívta Cambridge-be dolgozni. Az első világháború után az Oxfordi Egyetem professzora lett, és folytatta gyümölcsöző együttműködését honfitársával, Littlewooddal. 1931 és 1942 között ismét Cambridge-ben volt professzor. Számos könyvet publikált, gyakran társszerzőkkel: *A végtelen rendjei* (1910), *A Dirichlet-sorozatok általános elmélete* Riesz Marcell-lel (1915), *Egyenlőtlenségek* Littlewooddal és Pólyával (1934), *Bevezetés a számelméletbe* E. M. Wrighttal (1938), *Ramanujan* (1940), *Fourier-sorok* Rogosinskivel (1944) és *Divergens sorozatok* (1949). Cambridge-ben halt meg 1947-ben.



11.3. ábra.
Weinberg (1862–1937)

Néhány évtizeddel később észrevették, hogy a génfrekvenciákra vonatkozó Hardy-törvényt ugyanebben az évben, 1908-ban egy német orvos, Wilhelm Weinberg is felfedezte. Weinberg 1862-ben született Stuttgartban. Miután Tübingenben és Münchenben orvosi doktorátust szerzett, több évig dolgozott berlini, bécsi és frankfurti kórházakban. 1889-ben Stuttgartban telepedett le, mint háziorvos és szülészorvos. Annak ellenére, hogy nagyon elfoglalt volt munkájával, talált időt arra, hogy számos cikket írjon német tudományos folyóiratokba. 1901-ben statisztikai szempontból tanulmányozta az azonos nemű ikrek gyakoriságát. 1908-as cikke, amelyben ugyanazt a törvényt magyarázta, mint amit Hardy talált, egy helyi tudományos folyóiratban jelent meg, és észrevétlen maradt. Hardyval ellentétben azonban a következő években folytatta ezt a tanulmányt, felfedezve például az általánosítást arra az esetre, amikor kettőnél több allél van. Hozzájárult az orvosi statisztika területéhez is. Weinberg 1937-ben halt meg. 1908-as cikkének újrafelfedezése után a genetikusok a genotípusfrekvenciák stabilitásának törvényét „Hardy–Weinberg-törvénynek” nevezték el.

Manapság ezt a törvényt gyakran a következőképpen használják. Ha egy ritka recesszív a allél nem befolyásolja a túlélést vagy a termékenységet, és ha ismerjük az aa genotípus x^2 gyakoriságát, mert aa egy bizonyos fenotípust eredményez, akkor kiszámíthatjuk x-et és megbecsülhetjük az Aa genotípus $2x(1-x) \approx 2x$ gyakoriságát. Például, ha az aa gyakorisága 1/20 000, akkor $x \approx 1/140$-et kapunk. Tehát $2x \approx 1/70$ az Aa genotípus gyakorisága. Az a recesszív allél, amely a fenotípusok vizsgálata alapján nagyon ritkának tűnhet, valójában nem is olyan ritka.

További olvasnivalók

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. Wuertt. Ver. vaterl. Natkd.* 64, 369–382 (1908). biodiversitylibrary.org

12. fejezet

Ross és a malária (1911)

1911-ben Ronald Ross brit orvos, aki már 1902-ben Nobel-díjat kapott a maláriával kapcsolatos munkájáért, egy, a betegség terjedését leíró differenciálegyenlet-rendszert tanulmányozott. Kimutatta, hogy a malária csak akkor maradhat fenn, ha a szúnyogok száma egy bizonyos küszöbérték felett van. Ezért a malária felszámolásához nem szükséges az összes szúnyogot kiirtani – elég, ha csak egy bizonyos százalékát irtjuk ki a szúnyogoknak. Hasonló járványmodelleket dolgozott ki később Kermack és McKendrick.

Ronald Ross 1857-ben született Észak-Indiában, ahol apja a brit hadsereg tisztje volt. Londonban orvosnak tanult, de inkább verseket és drámákat írt. Miután egy évig egy hajón dolgozott sebészként, 1881-ben sikerült belépnie az indiai orvosi szolgálatba. Indiában orvosi munkája mellett rengeteg szabadideje maradt, amely alatt irodalmi műveket írt és matematikát tanult. 1888-as, Angliában töltött eltávozásán közegészségügyi diplomát szerzett, és bakteriológiát tanult, a Pasteur és Koch által néhány évvel korábban létrehozott új tudományágat. Indiába visszatérve Ross a maláriát kezdte tanulmányozni. Második eltávozása alatt, 1894-ben Londonban találkozott Patrick Mansonnel, a trópusi orvostudomány szakorvosával, aki mikroszkóp alatt megmutatta neki, amit Alphonse Laveran francia katonaorvos már 1880-ban észrevett: a maláriás betegek vére parazitákat tartalmaz. Manson felvetette, hogy a paraziták a szúnyogokból származhatnak, mert ő maga Kínában felfedezte egy másik trópusi betegség (a filariázis) parazitáját ezekben a rovarokban. Úgy vélte azonban, hogy az emberek akkor fertőződtek meg a parazitával, amikor a szúnyogok által szennyezett vizet ittak. Ross 1895-től 1898-ig Indiában folytatta kutatásait, és tesztelte Manson elképzelését. 1897-ben egy általa korábban nem vizsgált szúnyogfaj (*Anopheles*) gyomrában a Laveran által megfigyeltekhez hasonló parazitákat fedezett fel. Mivel felettesei olyan évszakban küldték Kalkuttába, amikor a maláriás esetek ritkán fordulnak elő, elhatározta, hogy díszmadarakban tanulmányozza a maláriát. A parazitát megtalálta az *Anopheles* szúnyogok nyálmirigyében, és sikerült kísérletileg egészséges madarakat megfertőznie úgy, hogy szúnyogokkal csípette meg őket: ezzel bebizonyította, hogy a malária szúnyogcsípéssel terjed, nem pedig a szennyezett víz fogyasztásával. 1899-ben Ross elhagyta az indiai orvosi szolgálatot, hogy az egy évvel korábban létrehozott Liverpooli Trópusi Orvostudományi Főiskolán tanítson. 1901-ben a *Royal Society* tagjává választották, és 1902-ben a maláriával kapcsolatos munkájáért megkapta az élettani vagy orvosi Nobel-díjat. Afrikába, Mauritiusra és a Földközi-tenger térségébe utazott, hogy népszerűsítse a szúnyogok elleni küzdelmet. A módszer sikeres volt Egyiptomban a Szuezi-csatorna mentén, az épülő Panama-csatorna mentén, Kubában és Malajziában. Néhány más területen kevésbé volt sikeres. Ross 1908-ban publikálta a *Jelentés a malária megelőzéséről Mauritiuson* című tanulmányát, 1910-ben pedig *A malária megelőzése* címűt.

12.1. ábra. Ross (1857–1932)

Annak ellenére, hogy bizonyította egyes szúnyogfajok szerepét a malária terjedésében, Rossnak azon állítását, miszerint a malária egyszerűen a szúnyogok számának csökkentésével felszámolható, szkepticizmus fogadta. Állításának alátámasztására az 1911-ben megjelent *A malária megelőzése* című könyvének második kiadásában matematikai modellek felállításával próbálkozott. Az egyik modellje egy két differenciálegyenletből álló rendszer volt. Vezessük be a következő jelöléseket:

- N: egy adott terület teljes emberi népessége;
- $I(t)$: a maláriával fertőzött emberek száma a t időpontban;
- n: a teljes szúnyogpopuláció (állandónak feltételezve);
- $i(t)$: a maláriával fertőzött szúnyogok száma;
- b: a szúnyogok csípési gyakorisága;

- p (illetve p'): a malária emberről szúnyogra (illetve szúnyogról emberre) történő átvitelének valószínűsége egy csípés során;
- a: az emberek maláriából való felépülésének sebessége;
- m: a szúnyogok pusztulási rátája.

Egy kicsi dt időintervallum alatt minden fertőzött szúnyog $b\,dt$ embert csíp meg, akiknek egy $\frac{N-I}{N}$ nagyságú része még nem fertőzött. A p' átviteli valószínűség figyelembevételével $b\,p'\,i\,\frac{N-I}{N}\,dt$ új fertőzött ember van. Az ugyanezen időintervallum alatt felgyógyuló emberek száma $a\,I\,dt$. Ebből következően,

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

Hasonlóképpen minden egyes nem fertőzött szúnyog $b\,dt$ embert csíp meg, akiknek I/N része már fertőzött. A p átviteli valószínűség figyelembevételével $b\,p\,(n-i)\,\frac{I}{N}\,dt$ új fertőzött szúnyog van. Eközben, feltételezve, hogy a fertőzés nem befolyásolja a mortalitást, az elpusztuló szúnyogok száma $m\,i\,dt$. Tehát

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

Mivel a malária a legtöbb fertőzött országban állandóan jelen van, Ross csak a két egyenletből álló rendszerének egyensúlyi helyzeteit vette figyelembe: a fertőzött emberek száma, $I(t)$, valamint a fertőzött szúnyogok száma, $i(t)$, időben állandó marad ($dI/dt = 0$ és $di/dt = 0$). Mindig létezik egy egyensúlyi helyzet, amelyben $I = 0$ és $i = 0$, ami a malária hiányának felel meg. Emellett Ross olyan egyensúlyi helyzetet keresett, ahol $I > 0$ és $i > 0$, és azt találta, hogy

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

Ha az egyensúlyi helyzet egyenleteit elosztjuk az $I \times i$ szorzattal, a probléma egy két egyenletből álló lineáris rendszerré válik, melyben a két ismeretlen $1/I$ és $1/i$,

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

A rendszer megoldása könnyen kiszámítható.

Megfigyelhető, hogy $I > 0$ és $i > 0$, ha a szúnyogok száma egy kritikus küszöbérték felett van:

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

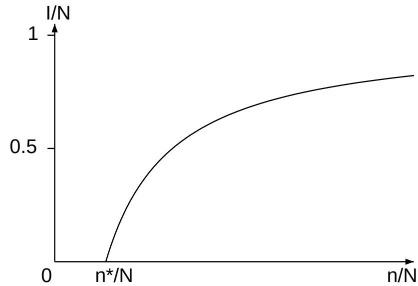
Ebben az esetben az egyensúlyi helyzet annak felel meg, hogy a betegség endémiás, azaz állandóan jelen van. Ross arra a következtetésre jutott, hogy ha n, a szúnyogok száma az n^* kritikus küszöbérték alá csökken, akkor az egyetlen megmaradó egyensúlyi helyzet az $I = 0$ és $i = 0$, tehát a maláriának meg kell szűnnie. Ez azt jelenti, hogy nem szükséges az összes szúnyogot kiirtani a malária felszámolásához. Ross éppen ezt akarta hangsúlyozni a modelljével.

Elméletének illusztrálására Ross realisztikus értékeket keresett modellje paramétereihez. Feltételezte, hogy

- a szúnyogok mortalitása olyan, hogy tíz nap után már csak egyharmaduk él; tehát $e^{-10m} = \frac{1}{3}$ és $m = (\log 3)/10$ naponta;
- az emberek fele három hónap után is fertőzött; tehát $e^{-90a} = 1/2$ és $a = (\log 2)/90$ naponta;
- minden nyolc szúnyogból egy csíp naponta; tehát $e^{-b} = 1 - 1/8$ és $b = \log(8/7)$ naponta.
- a fertőzött szúnyogok általában nem fertőződnek a fertőzést követő első tíz napban, mivel a parazitáknak több átalakulási szakaszon kell keresztülmenniük. Mivel a szúnyogok egyharmada képes tíz napot túlélni, Ross feltételezte, hogy a fertőzött szúnyogok egyharmada is fertőzőképes: $p' = 1/3$;
- $p = 1/4$.

Ross ezután a (12.1) képlettel ki tudta számítani az emberi populáció fertőzött hányadát, azaz az I/N értéket a szúnyogpopuláció és az emberi populáció arányának, n/N-nek a függvényében. Eredményeit egy táblázatban mutatta be, amely ekvivalens a 12.2. ábrával.

A görbe alakja azt mutatja, hogy a fertőzött emberek aránya már akkor meghaladja az 50%-ot, ha az n/N arány valamivel a kritikus n^*/N érték felett van. Ez a hányad azonban nem sokat változik, ha az n/N arány tovább nő. Ez megmagyarázza, hogy miért nem vették észre korábban a szúnyogok száma és a malária jelenléte közötti összefüggést. Ross azonban észrevette, hogy az n^*/N küszöbérték számszerű értéke nagyon érzékeny a b csípési arány kis változásaira, ez azonban nem változtatja meg jelentősen a görbe alakját a 12.2. ábrán. Kvalitatív magyarázata fontosabb, mint a kvantitatív



12.2. ábra. A fertőzött emberek aránya (I/N) a szúnyog és az emberi populáció n/N arányának függvényében.

eredmények, amelyeket befolyásol a paraméterek számszerű értékeit övező bizonytalanság.

A Ross által felfedezett n^* kritikus küszöbérték értelmezéséhez[1] vezessünk be egy fertőzött embert egy maláriától mentes emberi és szúnyogpopulációba. Ez az ember átlagosan $1/a$-nak megfelelő ideig lesz fertőzött. Egy időegység alatt bn/N csípést kap, tehát átlagosan $bn/(aN)$ csípést kap összesen, amíg fertőzött. Tehát átlagosan $bpn/(aN)$ szúnyogot fertőz meg. Mindegyik fertőzött szúnyog átlagosan $1/m$ hosszúságú ideig él, b/m embert csíp meg, és bp'/m embert fertőz meg. Összességében az első fertőzött emberről a szúnyogokra és ezekről a szúnyogokról a többi emberre történő átvitel után az újonnan fertőzött emberek átlagos száma az előző két eredmény szorzata, azaz

$$\mathscr{R}_0 = \frac{b^2 p p' n}{amN} \ . \tag{12.2}$$

Ez az $\mathscr{R}_0$ érték az egy elsődleges emberi esetre visszavezethető másodlagos emberi fertőzések száma. Az időben folyamatosan zajló fertőzési folyamatot tehát az egymást követő generációkon keresztül is tekinthetjük. A malária csak akkor tud „betörni” a populációba, ha $\mathscr{R}_0 > 1$. Ez a feltétel pontosan megegyezik az $n > n^*$ feltétellel.

Végezetül Ross általánosságban a matematikai modellezés járványtani alkalmazása mellett érvelt:

> „Tulajdonképpen a teljes járványtant, amely a betegségek időbeli vagy térbeli változásával foglalkozik, matematikailag kell vizsgálni, bármennyi változó is szerepel benne, ha egyáltalán tudományosan akarjuk vizsgálni. Ha azt mondjuk, hogy egy betegség

[1] Ennek az értelmezésnek a jelentőségét csak jóval Ross munkája után ismerték fel.

> bizonyos tényezőktől függ, azzal nem mondunk sokat, amíg nem tudunk becslést adni arra, hogy az egyes tényezők milyen mértékben befolyásolják az egész eredményt. A matematikai módszer pedig valójában nem más, mint gondos érvelés alkalmazása a szóban forgó problémákra.”

Rosst 1911-ben lovaggá ütötték. Londonba költözött, és az első világháború alatt a brit hadsereg tanácsadója lett. 1923-ban adta ki önéletrajzát *Emlékiratok a nagy maláriaprobléma és megoldásának teljes körű ismertetésével* címmel. 1926-ban nyitották meg a *Ross Institute of Tropical Diseases* (ma a *London School of Hygiene and Tropical Medicine* része) intézetet, amelynek ő lett az igazgatója. Ross 1932-ben halt meg Londonban.

További olvasnivalók

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)

13. fejezet

Lotka, Volterra és a ragadozó–zsákmány modell (1920–1926)

Alfred Lotka 1920-ban egy ragadozó–zsákmány modellt tanulmányozott, és kimutatta, hogy a populációk állandóan oszcillálhatnak. Ezt a tanulmányt 1925-ben „A fizikai biológia elemei” című könyvében fejlesztette tovább. 1926-ban Vito Volterra olasz matematikus történetesen ugyanezen modell iránt kezdett érdeklődni, hogy megválaszolja az Umberto D’Ancona biológus által feltett kérdést: miért fogtak több ragadozó halat a halászok az Adriai-tengerből az első világháború alatt, amikor a halászat mértéke alacsony volt?

1920-ban Lotka *Analitikai jegyzet a szerves rendszerek bizonyos ritmikai viszonyairól* címmel publikált egy cikket. Már néhány éve érdeklődött bizonyos kémiai reakciók iránt, amelyek laboratóriumi kísérletek során furcsa átmeneti oszcillációkat mutattak. Cikkével azt szerette volna sugallni, hogy egy két biológiai fajból álló rendszer akár tartósan is oszcillálhat. Az általa vizsgált példa egy növényevő állatokból álló, növényekkel táplálkozó populáció volt. A kémiai kinetikában használt egyenletek analógiájára legyen $x(t)$ a növények össztömege és $y(t)$ a növényevők össztömege a t időpontban. Lotka a következő differenciálegyenlet-rendszeres modellt alkalmazta:

$$\frac{dx}{dt} = ax - bxy, \tag{13.1}$$

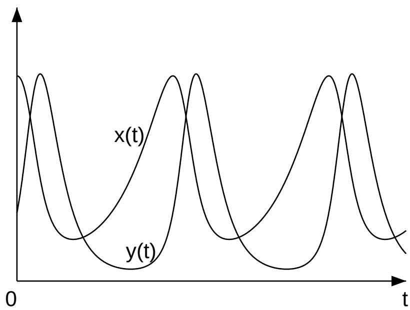
$$\frac{dy}{dt} = -cy + dxy, \tag{13.2}$$

ahol az a, b, c és d paraméterek mind pozitívak. Az a paraméter a növények növekedési rátája, ha nincsenek növényevők, míg c a növényevők populációjának csökkenési rátája, ha nincsenek növények. A $-bxy$ és dxy kifejezi, hogy minél több állat és növény van, annál nagyobb a tömegátadás a növényekből az állatok felé (az átadás némi tömegveszteséggel jár, tehát $d \leqslant b$). A $dx/dt = 0$ és $dy/dt = 0$ egyenleteket megoldva Lotka észrevette, hogy két egyensúlyi helyzet létezik:

- $(x = 0, y = 0)$, a növényevők populációja kihal, és nincsenek többé növények;

- $(x = c/d, y = a/b)$, a növényevők és a növények együtt élnek.

Bizonyítás nélkül azt is leírta, hogy ha a $t = 0$ időpontban $(x(0), y(0))$ nem e két egyensúlyi helyzet egyike, akkor az $x(t)$ és $y(t)$ függvények periodikusan oszcillálnak: 13.1)[1]. Ha például a növények nagyon nagy számban vannak jelen, akkor a növényevők populációja megnő, ami a növények össztömegének csökkenését okozza. Amikor ez a tömeg nem lesz elegendő a növényevők táplálására, az állatok egy része éhen hal, és a növények össztömege újra növekedni kezd, amíg el nem éri a kezdeti értékét. A jelenség megismétlődik.



13.1. ábra. A növények $x(t)$ össztömegének és a növényevők $y(t)$ össztömegének ingadozása az idő függvényében.

Lotka folytatta a modell vizsgálatát egy második, 1920-ban megjelent cikkében, amelynek címe: *A tömeghatás törvényéből levezetett csillapítatlan oszcillációk*. Megmagyarázta, hogy a rendszer miért tud periodikusan oszcillálni. Ez abból a tényből következik, hogy az $(x(t), y(t))$ pontnak egy zárt pályán kell maradnia a síkban, ahol x a vízszintes tengelyen és y a függőleges tengelyen van; pontosabban abban a kvadránsban, ahol $x \geqslant 0$ és $y \geqslant 0$ (13.2. ábra).

Valóban, ha a (13.1) egyenletet elosztjuk a (13.2) egyenlettel, akkor némi átrendezés után a következőket kapjuk:

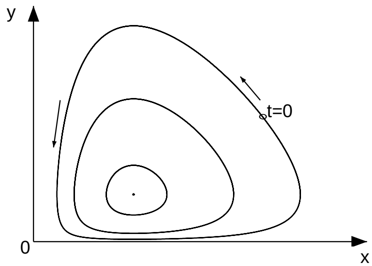
$$\left(-\frac{c}{x} + d\right) \frac{dx}{dt} = \left(\frac{a}{y} - b\right) \frac{dy}{dt}.$$

Integrálva

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

[1] A T periódus függ a kezdeti feltételektől, de Lotka erre csak 1925-ben jött rá.

adódik, ahol K egy csak a kezdeti állapottól függő konstans. Ezért az $(x(t), y(t))$ pont a $dx - c\log x = -by + a\log y + K$ görbén marad, amely történetesen egy zárt görbe (13.2 ábra).



13.2. ábra. A vízszintes tengelyen a növények $x(t)$ össztömege, a függőleges tengelyen pedig a növényevők $y(t)$ össztömege látható. Az egyensúlyi helyzet körüli három zárt görbe különböző kezdeti feltételeknek felel meg.

Az $(x(t), y(t))$ pálya a $(c/d, a/b)$ egyensúlyi helyzet körül az óramutató járásával ellentétes irányban fordul, amint az dx/dt és dy/dt előjelének tanulmányozásával könnyen belátható. Az egyensúlyi helyzet közelében a rendszer kis rezgéseket mutat, amelyek periódusa $2\pi/\sqrt{ac}$.

Valóban, legyen $x = \frac{c}{d} + x^*$ és $y = \frac{a}{b} + y^*$, ahol $|x^*| \ll \frac{c}{d}$ és $|y^*| \ll \frac{a}{b}$. Ekkor

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

Ebből a két egyenletből kapjuk, hogy

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

Ezek az egyenletek megegyeznek az egyszerű fizikai inga lengéseinek egyenleteivel. A periódus $2\pi/\sqrt{ac}$.

Raymond Pearl, aki az első, 1920-as cikket közölte a *Proceedings of the National Academy of Sciences* című folyóiratban, segített Lotkának egy kétéves, a Johns Hopkins Egyetemre szóló ösztöndíj elnyerésében, hogy megírja *A fizikai biológia elemei* című könyvet. A könyv 1925-ben jelent meg. Az 1920-as munkát összefoglaló rész azt is megemlíti, hogy két fajból, egy gazda- és egy parazitafajból vagy egy zsákmány- és egy ragadozófajból álló rendszerek ugyanazzal a modellel írhatók le (13.1)–(13.2). Sajnos Lotka könyve megjelenésekor nem keltett nagy figyelmet. A híres matematikus, Volterra azonban nem sokkal később egy halászati probléma tanulmányozása során Lotkától függetlenül újra felfedezte ugyanezt a modellt.

Vito Volterra az anconai zsidó gettóban született 1860-ban, nem sokkal Olaszország egyesítése előtt, amikor a város még a pápai államhoz tartozott. Egyetlen gyermek volt. Ruhakereskedő apja meghalt, amikor Vito kétéves volt, és a család pénz nélkül maradt. A középiskolában jó tanuló volt, Volterra a szegénység ellenére folytatta tanulmányait, először a firenzei egyetemen, majd a pisai *Scuola Normale Superioré*ban. 1882-ben fizikából doktorált, és a következő évben a pisai egyetem mechanikaprofesszora lett. 1892-ben a Torinói Egyetemre került, majd 1900-ban a római *La Sapienza* Egyetem matematikai fizika tanszékére. 1905-ben szenátor lett. Rómában, illetve külföldi egyetemeken tartott előadásai közül sok könyv formájában jelent meg: *Három lecke a matematikai fizika legújabb eredményeiről* (Clark Egyetem, 1909), *Előadások az integrál- és integrál-differenciálegyenletekről* (Róma, 1910), *Előadások a funkcionálokról* (Párizs, 1912), *A permutábilis függvények elmélete* (Princeton, 1912). Az első világháború alatt tisztként szolgált az olasz hadseregben, és a háborús találmányok irodáját vezette. A háború után aktívan részt vett az Olasz Matematikai Unió (1922) és az Olasz Nemzeti Kutatási Tanács (1923) megalapításában, az utóbbinak első elnöke is lett. Emellett a Földközi-tenger tudományos tanulmányozásával foglalkozó nemzetközi bizottság elnöke (1923) és az *Accademia dei Lincei* elnöke (1924) lett. Egy másik, J. Pérèsszel közösen írt monográfiája, *Előadások a kompozícióról és a permutábilis függvényekről* 1924-ben jelent meg.

13.3. ábra. Volterra (1860–1940), aki 1900-ban a Cambridge-i Egyetem díszdoktora lett.

1925-ben, 65 éves korában Volterra érdeklődését felkeltette Umberto D'Ancona zoológus – aki később a veje lett – tanulmánya, amely az Adriai-tenger három kikötőjében – Triesztben, Fiumében[2] és Velencében – a porcos halak (például cápák és ráják) arányáról szólt a kifogott halmennyiségben 1905 és 1923 között. D'Ancona észrevette, hogy e halak aránya megnőtt az első világháború alatt, amikor a halászat mértéke csökkent (13.1. táblázat).

13.1. táblázat. A porcos halak százalékos aránya Trieszt, Fiume és Velence halászatában az első világháború előtt, alatt és után.

év	1910	1911	1912	1913	1914	1915	1916
Trieszt	5,7	8,8	9,5	15,7	14,6	7,6	16,2
Fiume	-	-	-	-	11,9	21,4	22,1
Velence	21,8	-	-	-	-	-	-

év	1917	1918	1919	1920	1921	1922	1923
Trieszt	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
Velence	-	-	30,9	25,3	25,9	25,8	26,6

Mivel a porcos halak a kisebb halak ragadozói, úgy tűnt, hogy a halászat mértékének csökkenése a ragadozó fajoknak kedvez. Volterra, aki nem ismerte Lotka munkásságát, ugyanazon modell segítségével magyarázta meg ezt a megfigyelést:

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

ahol $x(t)$ a zsákmányállatok számát, $y(t)$ pedig a ragadozók számát jelöli. Lotkához hasonlóan észrevette, hogy ez a rendszer periodikusan oszcillálhat T periódussal, amely függ az (x_0, y_0) kezdeti állapottól. Azt is észrevette, hogy

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

Egy T periódus hosszúságú időintervallumon integrálva (úgy, hogy $x(0) = x(T)$ és $y(0) = y(T)$), a következő eredményt kapta:

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

[2]Ma a horvátországi Rijeka

Tehát mind a zsákmányállatok, mind a ragadozók számának átlaga egy periódus alatt független a kezdeti feltételektől. Továbbá, ha a halászat mértéke csökken, a zsákmányállatok a növekedési rátája nő, míg a ragadozók c kihalási rátája csökken. Ezért az $x(t)$ átlaga csökken, az $y(t)$ átlaga pedig nő: a ragadozók aránya nő. Pontosan ezt figyelték meg az Adriai-tenger halászati statisztikáinál is.

Volterra 1926-ban jelentette meg először olaszul a cikkét. Az angol nyelvű összefoglaló néhány hónappal később jelent meg a *Nature*-ben. Lotka tájékoztatta Volterrát és más tudósokat a ragadozó–zsákmány rendszerek tanulmányozásának elsőbbségéről. De 1920-as cikkét és 1925-ös könyvét nem mindig említették. Lotka ekkor már egy biztosítótársaságnak dolgozott, így munkája az emberi demográfiára összpontosított. Volterra még egy évtizeden át dolgozott a ragadozó–zsákmány rendszer változatain. 1928–1929-ben előadássorozatot tartott az újonnan létrehozott párizsi Henri Poincaré Intézetben. Ezen előadások jegyzeteit 1931-ben *Tanulságok az életért folytatott küzdelem matematikai elméletéről* címmel adták ki. 1935-ben Volterra Umberto D'Anconával együttműködve egy másik könyvet is kiadott *Biológiai társulások matematikai szempontból* címmel.

Bár úgy tűnik, hogy a ragadozó–zsákmány modell helyesen magyarázza a halászati adatokat, az egyszerűsített ökológiai modellek realisztikusságáról szóló vita még csak akkor kezdődött, és még mindig tudományos vita tárgyát képezi. Napjainkban a ragadozó–zsákmány modell Lotka–Volterra-modellként is ismert, és az egyik leggyakrabban idézett modell az ökológiában.

1931-ben Volterra megtagadta, hogy hűségesküt tegyen Mussolininek. Elvesztette professzori állását a római egyetemen, és kizárták az olasz tudományos akadémiákból, amelyeknek egyik leghíresebb tagja volt. Ettől kezdve főként Olaszországon kívül élt, Európát járta és előadásokat tartott. J. Pérèsszel közösen kiadta a *A funkcionálok általános elmélete* első kötetét (1936) és B. Hostinskývel közösen egy könyvet *Infinitezimális lineáris műveletek* címmel (1938). Rómában halt meg 1940-ben.

További olvasnivalók

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) gallica.bnf.fr
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)

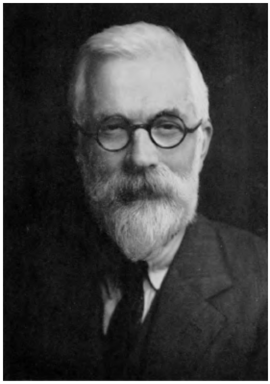
14. fejezet

Fisher és a természetes szelekció (1922)

1922-ben Ronald Fisher brit matematikai biológus nagy hatású cikket publikált a populációgenetikáról. Ez a fejezet a cikknek csak egy szakaszával foglalkozik, amely a Hardy–Weinberg modell egy, a természetes szelekciót is tartalmazó változatára összpontosít. Fisher kimutatta, hogy heterozigóta előny esetén mindkét allél létezhet egymás mellett. Ha a két homozigóta közül az egyik előnyösebb, akkor a másik allél eltűnik. Az alapprobléma annak magyarázata, hogy egyes géneknek miért lehet több alléljuk.

Ronald Aylmer Fisher 1890-ben született Londonban, hat gyermek közül utolsóként. Apja árverező volt, de később csődöt jelentett. Fisher 1909 és 1913 között a Cambridge-i Egyetem Gonville és Caius College-ában tanult matematikát és fizikát. A genetika akkoriban gyorsan fejlődött. Fisher 1911-től kezdve részt vett a Galton által kezdeményezett Eugenikai Társaság ülésein. Galton és Mendel munkájával kapcsolatos statisztikai problémákkal kezdett foglalkozni. Egyetemi tanulmányai befejezése után egy nyarat egy kanadai farmon töltött, majd a londoni Cityben működő *Mercantile and General Investment Company*-nál dolgozott. Rendkívül erős rövidlátása miatt nem vehetett részt az első világháborúban, annak ellenére, hogy önként jelentkezett. Ezekben az években középiskolákban tanított. Szabadidejében egy farmot gondozott, és folytatta kutatásait. Fontos új eredményeket ért el, amelyek a korrelációs együtthatókat a mendeli genetikával hozták összefüggésbe. 1919-től statisztikusként dolgozott a mezőgazdasági kutatásokkal foglalkozó Rothamsted Kísérleti Állomáson.

1922-ben Fisher *A dominanciaarányról* címmel publikált egy cikket. Számos más fontos új gondolat mellett ez a cikk egy olyan matematikai modellt vizsgált, amely a Mendel-törvényeket és a Darwin által az evolúció elméletéhez hangsúlyozott természetes szelekció gondolatát ötvözte. Fisher ugyanazt a helyzetet vizsgálta, mint Hardy, két A és a alléllal és véletlenszerű párosodást feltételezve. Feltételezte azonban, hogy az AA, Aa és aa genotípusú egyedek különböző mértékben halnak meg a felnőttkor elérése előtt, így utánozva a természetes szelekciót. Ha p_n, $2q_n$ és r_n a három genotípus gyakorisága a felnőtt egyedek között az n-edik generációban, akkor az $n+1$-edik generációban $(p_n+q_n)^2$, $2(p_n+q_n)(q_n+r_n)$ és $(q_n+r_n)^2$ újszülött rendelkezik



14.1. ábra.
Fisher (1890–1962)

ezekkel a genotípusokkal. Legyen u, v és w a három genotípus születéstől a felnőttkorig tartó túlélési valószínűsége. Ekkor a genotípusok gyakorisága az $n+1$-edik generáció felnőtt egyedei között p_{n+1}, $2q_{n+1}$ és r_{n+1} a következő értékekkel:

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

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

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

ahol az egyszerűség kedvéért

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

Felhasználva, hogy $p_n + 2q_n + r_n = 1$, láthatjuk, hogy ha $u = v = w$ (azaz ha nincs természetes szelekció), akkor a (14.1)–(14.3) rendszer a Hardy által vizsgált (11.1)–(11.3) rendszerre redukálódik.

Legyen $x_n = p_n + q_n$ az A allél gyakorisága az n-edik generáció felnőtt egyedei között. Ekkor $q_n + r_n = 1 - x_n$ az a allél gyakorisága. Összeadva (14.1)-et és (14.2)-t,

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

adódik. Ez az egyenlet a következő alakra hozható:

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

Mindig legalább két olyan egyensúlyi helyzet létezik, ahol az x_n gyakoriság nemzedékeken keresztül állandó marad: $x = 0$ (a populáció teljes egészében homozigóta *aa*-ból áll) és $x = 1$ (a populáció teljes egészében homozigóta *AA*-ból áll).

A (14.4) egyenlet segítségével megmutathatjuk, hogy ha a homozigóta *AA* jobb túlélési esélyekkel rendelkezik, mint a másik két genotípus ($u > v$ és $u > w$), akkor az *a* allél fokozatosan eltűnik a populációból. Ez az eset nem lehet túl gyakori a természetben, ha tudjuk, hogy a két allél egyszerre jelen van. Ha azonban a heterozigóta *Aa* szelektív előnyt élvez a homozigóta *AA* és *aa* alléllal szemben ($v > u$ és $v > w$), akkor a három genotípus egyszerre jelen van a populációban. Ez a leggyakoribb eset, és ez magyarázhatja a gazdák által észlelt hibridek erősségét.

Valójában az $x = 1$ egyensúlyi helyzet stabil, ha $u > v$, mert

$$x_{n+1} - x_n \approx (1 - x_n)\,(u - v)/u,$$

ha x_n közel van 1-hez. A populáció ehhez az egyensúlyi helyzethez tart. Az $x = 1$ egyensúlyi helyzet instabil, ha $u < v$, ebben az esetben létezik egy harmadik egyensúlyi helyzet is,

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

ahol $0 < x^* < 1$. Továbbá ellenőrizhetjük, hogy ez stabil. Az x^* stabil egyensúlyi helyzet a három genotípus keverékének felel meg.

Ezért egyszerűen Mendel törvényeit és a természetes szelekció hipotézisét (itt a három genotípus eltérő túlélési valószínűségét) kombinálva meg tudjuk magyarázni a genotípusok együttélésének vagy eltűnésének két helyzetét. Fisher után ezt a modellt J. B. S. Haldane (lásd a 17. fejezetet) és Sewall Wright (lásd a 19. fejezetet) is kidolgozta.

A 20. fejezetet megelőlegezve, vegyük észre, hogy ha *A* teljesen domináns és a homozigóta *aa* hátrányos helyzetben van a másik két genotípushoz képest, az $u : v : w$ számok $1 : 1 : 1 - \varepsilon$ arányban vannak, akkor a (14.4) egyenlet az

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

egyenletté alakul $\varepsilon \ll 1$ esetében. Ha a heterozigóta *Aa* túlélése a két homozigóta túlélése között félúton van, akkor az $u : v : w$ számok $1 : 1 - \varepsilon/2 : 1 - \varepsilon$

és az $u : v : w$ számok $1 : 1 - \varepsilon/2 : 1 - \varepsilon$ arányban vannak, és

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

ha $\varepsilon \ll 1$.

A Rothamstednél Fisher a terméshozamokra és a meteorológiára vonatkozó hosszú távú adatokat elemezte, de a statisztikai módszertanhoz is nagymértékben hozzájárult. 1925-ben kiadta a *Statisztikai módszerek kutatók számára* című könyvét, amely nagy sikert aratott, és sokszor újranyomták. 1929-ben a *Royal Society* tagja lett. Fisher 1930-ban jelentette meg *A természetes kiválasztás genetikai elmélete* című könyvét, amely mérföldkőnek számított a populációgenetika történetében. 1933-ban a londoni *University College* eugenikaprofesszora lett, Karl Pearson utódjaként a Galton-laboratóriumban. 1943-ban a Cambridge-i Egyetem genetikai tanszékére került, ezúttal R. C. Punnett utódjaként (lásd a 11. fejezetet). Több könyvet is publikált: *Kísérletek tervezése* (1935), *A beltenyésztés elmélete* (1949) és *Statisztikai módszerek és tudományos következtetés* (1956). 1952-ben lovaggá ütötték, 1959-es nyugdíjba vonulása után Ausztráliában telepedett le, és 1962-ben halt meg Adelaide-ben. Munkásságának egy másik részére a 20. fejezetben térünk vissza.

További olvasnivalók

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)

15. fejezet

Yule és az evolúció (1924)

Yule brit statisztikus 1924-ben egy olyan evolúciós modellt tanulmányozott, amelyben a fajok kis mutációkkal új fajokat, a nemzetségek pedig nagy mutációkkal új nemzetségeket hozhatnak létre. Célja az volt, hogy megmagyarázza a fajok számának eloszlását a nemzetségeken belül: a legtöbb nemzetség csak egy fajt tartalmaz, néhány nemzetség pedig nagyszámú fajt. A Yule által a modelljében bevezetett sztochasztikus „születési folyamat” ma is alapvető eszköz a filogenetikai fák és számos más terület vizsgálatában.

George Udny Yule 1871-ben született Skóciában, apja magas beosztásban dolgozott az indiai brit közigazgatásban. Yule 16 éves korában kezdte meg mérnöki tanulmányait a londoni *University College*-ban. 1892-ben irányt váltott, és egy évet Bonnban töltött kutatással Heinrich Hertz fizikus felügyelete alatt, aki néhány évvel korábban kimutatta az elektromágneses hullámok létezését. Amikor Yule visszatért Angliába, Karl Pearson felajánlotta neki a *University College* alkalmazott matematika tanársegédi állását. Yule Pearson nyomán statisztikával kezdett foglalkozni. 1911-ben kiadta a *Bevezetés a statisztika elméletébe* című művét, amelyet 14 alkalommal nyomtattak újra. A következő évtől a Cambridge-i Egyetemen dolgozott. Kutatómunkája a statisztika elméleti aspektusaival, de mezőgazdasági és járványtani alkalmazásokkal is foglalkozott. 1922-ben a *Royal Society* tagja lett.

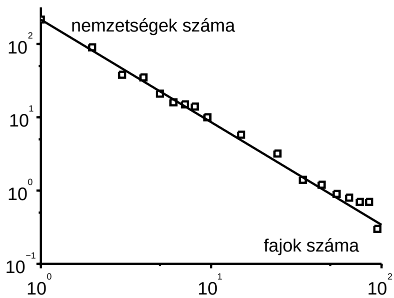
1924-ben Yule *Az evolúció matematikai elmélete Dr. J. C. Willis következtetései alapján* címmel publikált egy cikket. Willis a *Royal Society* munkatársa volt, és 1922-ben publikálta *Kor és terület, tanulmány a földrajzi elterjedésről és a fajok eredetéről* című könyvét. A növények és állatok osztályozásában a fajok különböző nemzetségek közötti eloszlását tanulmányozta. Az általa összeállított adatokból kiderült, hogy a legtöbb nemzetségben csak egy faj található, egyre kevesebb nemzetségben található több faj, és van néhány olyan nemzetség is, amelyben nagyszámú faj található. A 15.1. táblázat a kígyókra, gyíkokra és két bogárcsaládra (a *Chrysomelidae* és a *Cerambycinae*) vonatkozó adatokat mutatja be. Az akkor ismert 1580 gyíkfajt 259 nemzetségbe sorolták, 105 nemzetség csak egy fajt tartalmazott, 44 csak két fajt, 23 csak három fajt stb. és két nemzetség tartalmazott több mint száz fajt. További

15.1. ábra.
Yule (1871–1951)

állat- és növénycsaládok esetében a nemzetségek eloszlása a bennük található fajok száma szerint nagyon hasonló alakot mutatott.

Yule azt javasolta Willisnek, hogy próbálja meg az adatait logaritmikus skálájú grafikonon ábrázolni. Ez szembetűnő eredményt hozott (15.2. ábra): az n fajt tartalmazó nemzetségek számának, Q_n-nek a logaritmusa többé-kevésbé lineárisan csökken a $\log(n)$ értékkel. Más szóval, vannak olyan $\alpha > 0$ és $\beta > 0$ konstansok, hogy $Q_n \approx \alpha n^{-\beta}$: az eloszlás egy „hatványtörvényt" követ. 1924-es cikkében Yule olyan matematikai evolúciós modellt keresett, amely magyarázatot adhat egy ilyen statisztikai eloszlásra.

15.2. ábra. A nemzetségek száma az általuk tartalmazott fajok számának függvényében, tízes alapú logaritmikus skálával: a *Chrysomelidae*-re vonatkozó adatok. Az ingadozások kiegyenlítése érdekében, amikor az n (a fajok száma) nagy, a nemzetségeket az n értékek tartományaiban számoltuk meg a 15.1. táblázat szerint. Így a nemzetségek átlagos száma egyetlen n érték esetén 1-nél kisebb lehet.



Ehhez először egy folytonos idejű sztochasztikus modellt[1] képzelt el a fajok számának növekedésére egy nemzetségen belül (15.3.a ábra). A $t = 0$

[1]McKendrick (lásd a 16. fejezetet) már 1914-ben megjelent tanulmányában tanulmányozott ilyen populációdinamikai modelleket.

15.1. táblázat. A Willis által összeállított adatok.

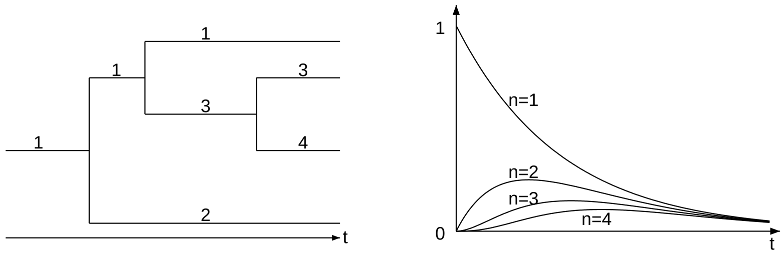
A fajok	A nemzetségek száma			
száma	*Chrysomelidae*	*Cerambycinae*	Kígyók	Gyíkok
1	215	469	131	105
2	90	152	35	44
3	38	82	28	23
4	35	61	17	14
5	21	33	16	12
6	16	36	9	7
7	15	18	8	6
8	14	17	8	4
9	5	14	9	5
10	15	11	4	5
11–20	58	74	10	17
21–30	32	21	12	9
31–40	13	15	3	3
41–50	14	8	1	2
51–60	5	4	0	0
61–70	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
összesen	627	1024	293	259

időpontban egyetlen fajból kiindulva feltételezte, hogy egy faj esetében annak a valószínűsége, hogy mutáció útján egy új, ugyanahhoz a nemzetséghez tartozó faj születik egy dt (az evolúció időskáláján) „kis” időintervallum alatt, egyenlő az $r\,dt$ értékkel ($r > 0$).

Legyen $p_n(t)$ annak a valószínűsége, hogy a t időpontban n faj létezik (n egész szám, t pedig valós szám). A $p_n(t+dt)$ kiszámításához Yule több esetet is figyelembe vett:

- ha a t időpontban $n-1$ faj van, minden fajra $r\,dt$ a valószínűsége annak, hogy t és $t+dt$ között egy új faj keletkezik; a $dt \to 0$ határértékben n faj lesz a $t+dt$ időpontban $(n-1)\,r\,dt$ valószínűséggel;

- ha a t időpontban n faj van, akkor a $t+dt$ időpontban $n+1$ faj lesz $n\,r\,dt$ valószínűséggel.



15.3. ábra. (a) Az egy nemzetségen belüli fajszám alakulásának szimulációja. Az 1. faj létrehozza a 2. és 3. fajt. A 3. faj a 4. fajt hozza létre. (b) Annak valószínűsége $p_n(t)$, hogy t időpontban n azonos nemzetségű faj van, $1 \leqslant n \leqslant 4$ esetén.

Így $p_n(t)$ a

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

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

differenciálegyenlet-rendszerrel adható meg minden $n \geqslant 2$ esetén. Az első egyenletből $p_1(t) = e^{-rt}$ adódik, mivel $p_1(0) = 1$. Megmutatható, hogy a második egyenletnek a $p_n(0) = 0$ kezdeti feltételt kielégítő megoldása

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

minden $n \geqslant 2$ esetén (15.3.b ábra). Tehát egy bizonyos t fix időpontban a valószínűségek $(p_n(t))_{n\geqslant 1}$ eloszlása „geometrikus”, ahol a két egymást követő tag közötti arány $1-e^{-rt}$.

Valóban, először is vegyük észre, hogy a (15.2) egyenlet ekvivalens a

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

egyenlettel, amelyből egymás után kiszámíthatjuk $p_2(t)$-t, $p_3(t)$-at stb., így kapjuk, hogy $p_2(t) = e^{-rt}\,(1-e^{-rt})$, majd $p_3(t) = e^{-rt}\,(1-e^{-rt})^2$, ami az általános megoldás (15.3) képletét sugallja. Végül ellenőrizhetjük, hogy ez a képlet a (15.4) egyenlet megoldása.

Yule azt is levezette a (15.3) képletből, hogy a fajok várható száma exponenciálisan nő az idővel:

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

Valóban, először is vegyük észre, hogy $|x| < 1$ esetén

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

Ekkor

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

Speciálisan, ha T az $e^{rT} = 2$ által meghatározott megduplázódási idő, akkor a $t = T$ időpontban a fajok számának $(p_n(t))_{n\geqslant 1}$ valószínűségi eloszlása geometriai eloszlás, amelynek aránya $1/2$: $1/2$, $1/4$, $1/8$, $1/16,\ldots$ A $t = kT$ időpillanatban ez geometriai, amelynek aránya $1-1/2^k$ és $p_1(kT) = 1/2^k$.

Yule ezután az azonos nemzetséghez tartozó fajok számának növekedésével párhuzamosan egy hasonló folyamatot vett figyelembe, amely az új nemzetségek létrejöttéhez vezető nagyobb mutációknak köszönhető. Legyen $s\,dt$ annak a valószínűsége, hogy egy meglévő nemzetség egy kis dt időintervallum alatt új nemzetséget hoz létre. Mint korábban, feltételezve, hogy $t = 0$ időpontban csak egy nemzetség létezik, a nemzetségek várható száma t időpontban e^{st}. A t időpontban az időegységenként létrehozott nemzetségek átlagos száma az $s\,e^{st}$ deriválttal egyenlő. Ha t tart $+\infty$-be,[2] a t időpontban x és $x+dx$ időegység között létező nemzetségek átlagos száma $s\,e^{s\,(t-x)}\,dx$. Annak valószínűsége, hogy a t időpontban egy véletlenszerűen kiválasztott nemzetség x és $x+dx$ időegységek között létezett, $s\,e^{-sx}\,dx$.

Ha egy t időpontban véletlenszerűen kiválasztott nemzetség x és $x+dx$ időegységek között létezett, akkor annak valószínűsége, hogy ez a nemzetség n fajt tartalmaz, a (15.3) képlet szerint egyenlő $e^{-rx}\,(1-e^{-rx})^{n-1}$-gyel minden $n \geqslant 1$ esetén. Tehát q_n, azaz annak a valószínűsége, hogy egy t időpontban véletlenszerűen kiválasztott nemzetség n fajt tartalmaz, a következő:

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

[2] Yule azt az esetet is figyelembe vette, amikor t nem feltételezhető nagyon nagynak a e^{st} megduplázódási idejéhez képest. A számítások kicsit bonyolultabbak, de a végeredmény nem nagyon különbözik.

Legyen $u = r/s$. Egyszerű számítással megállapítható, hogy $q_1 = 1/(1+u)$ és hogy

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

minden $n \geqslant 2$ esetén.

Valóban, $(1-e^{-rx})^{n-1} = (1-e^{-rx})^{n-2}\,(1-e^{-rx})$. Tehát

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

Parciális integrálással kapjuk, hogy

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

A (15.5) képlet azt mutatja, hogy a valószínűségek $(q_n)_{n\geqslant 1}$ sorozata csökkenő. Tehát a maximumot $n = 1$ esetén érjük el: a legtöbb nemzetség csak egy fajt tartalmaz. Az adatok pontosan ezt mutatták. Ráadásul q_n viszonylag lassan csökken 0-hoz, amint n tart a végtelenbe, mert $q_n/q_{n-1} \to 1$. Ez megmagyarázhatja, hogy egyes nemzetségek miért tartalmaznak nagyszámú fajt. Pontosabban, Yule megmutatta, hogy a $\log q_n$ érték $\log(n)$-nel lineárisan csökken.

Vezessük be az Euler-féle Gamma-függvényt: $\Gamma(z) = \int_0^{+\infty} t^{z-1}\,e^{-t}\,dt$. Ekkor $\Gamma(n+1) = n! = n\times(n-1)\times\cdots\times 2\times 1$, ha n egész szám és $\Gamma(z+1) = z\,\Gamma(z)$. Tehát (15.5) a következő alakot veszi fel:

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

Stirling közelítése szerint azonban $\log\Gamma(n) \approx n\log n - n - \frac{1}{2}\log n +$ konstans. Hasonlóképpen,

$$\log\Gamma(n+1+1/u) \approx n\log n - n + \left(\frac{1}{u}+\frac{1}{2}\right)\log n + \text{konstans}.$$

Végül

$$\log q_n \approx -\left(1+\frac{1}{u}\right)\log n + \text{konstans}.$$

Vegyük például a gyíkok esetét. Az u paramétert a csak egy fajt tartalmazó nemzetségek $q_1 = 1/(1+u)$ arányából lehet megbecsülni. A 15.1. táblázat szerint $q_1 = 105/259$, tehát $u \approx 1{,}467$. Ezután kiszámíthatjuk az q_n elméleti valószínűségét és az n fajt tartalmazó nemzetségek Q_n várható számát, ha q_n-t megszorozzuk az összes faj számával, ami 259 (15.2. táblázat). Yule észrevette, hogy a megfigyelések és a számítások közötti egyezés viszonylag jó[3] tekintettel a modell egyszerűségére, amely nem veszi figyelembe például azokat a kataklizmákat, amelyeken a fajok az evolúció több millió éve alatt átmentek.

15.2. táblázat. Az adatok és az elmélet összehasonlítása a gyíkok esetében (1580 faj 259 nemzetségbe sorolva).

Fajok száma nemzetségenként	A nemzetségek megfigyelt száma	A nemzetségek számított száma
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
összesen	259	259

1931 után Yule fokozatosan visszavonult a Cambridge-i Egyetemről. Ér-

[3]A 100-nál több fajt tartalmazó nemzetségek számának esetében Yule a 15.2. táblázatnál jobb illeszkedést kapott, figyelembe véve, hogy t nem nagy a e^{st} megduplázódási időhöz képest.

deklődni kezdett a mondatok hosszának statisztikai eloszlása iránt, hogy azonosítani tudja a könyvek szerzőit. Ezt elsősorban a John Graunt által kiadott könyvre alkalmazta (lásd a 2. fejezetet), de valószínűleg William Petty inspirálta. 1944-ben könyvet adott ki „Az irodalmi szókincs statisztikai vizsgálata" címmel. A szerző 1951-ben halt meg.

Yule modelljét napjainkban is használják a „filogenetikai fák" (a fajok genealógiai fái) elemzésére. Ezek a 15.3. ábrához hasonló fák a molekuláris biológiából származó új adatoknak köszönhetően egyre ismertebbek. A (15.1)–(15.2) egyenletek által meghatározott sztochasztikus folyamatok alkalmazásai azonban nem korlátozódnak az evolúció elméletére. Ez a folyamat a populációdinamika számos modelljének építőköve, a mikroszkopikus szinttől (például baktériumtelepek modellezése) a makroszkopikus szintig (egy járvány kezdetének modellezése). Ezt nevezik „tiszta születési folyamatnak" vagy „Yule-folyamatnak". Egy egyszerű változata tartalmazza a bármely kis dt időintervallum alatti elhalálozás $m\,dt$ valószínűségét: a várható populációméret t időpontban erre a „születési és halálozási folyamatra" ekkor $e^{(r-m)t}$. Ami a (15.5) valószínűségi eloszlást illeti, azt néha Yule-eloszlásnak nevezik. A hatványtörvényeket kielégítő farokkal rendelkező eloszlások a tudomány különböző területein nagy figyelmet kaptak. A hatványtörvény szerinti fokszámeloszlású véletlen hálózatokon terjedő járványok tanulmányozása csak egy példa erre.

További olvasnivalók

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

16. fejezet

McKendrick és Kermack a járványmodellezésről (1926–1927)

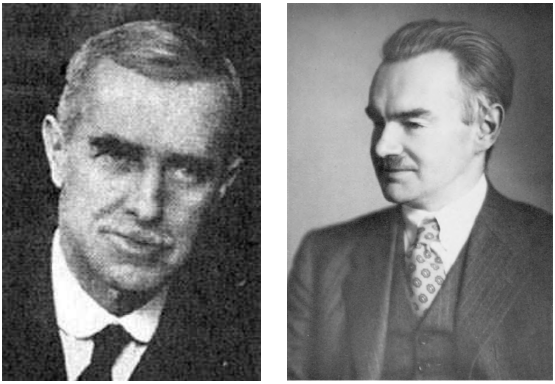
1926-ban McKendrick egy sztochasztikus járványmodellt tanulmányozott, és talált egy módszert annak kiszámítására, hogy egy járvány milyen valószínűséggel ér el egy bizonyos végső méretet. Megalkotott továbbá egy folytonos idejű parciális differenciálegyenlet korstrukturált populációk leírására. 1927-ben Kermack és McKendrick egy determinisztikus járványmodellt tanulmányozott, valamint megadtak egy egyenletet a járvány végállapotára, amely a népsűrűség bizonyos küszöbértékét hangsúlyozza. E küszöbérték felett nagy járványok fordulhatnak elő, de ez alatt nem. Ezeket a munkákat a mai járványtanban még mindig nagymértékben használják.

Anderson Gray McKendrick 1876-ban született Edinburgh-ban, öt gyermek közül utolsóként. Orvosi tanulmányait a Glasgow-i Egyetemen végezte, ahol apja az élettan professzora volt. 1900-ban csatlakozott az indiai orvosi szolgálathoz. Mielőtt Indiába ment volna, elkísérte Ronald Rosst a malária elleni küzdelemre Sierra Leonéba. Ezután 18 hónapig a hadseregben szolgált Szudánban. Indiába érkezésekor egy bengáli börtön orvosának nevezték ki, ahol a vérhas megfékezésével próbálkozott. 1905-ben csatlakozott az új Központi Orvosi Kutatóintézethez Kasauliban (Észak-Indiában). A veszettséggel foglalkozott, de matematikát is tanult. 1920-ban, miután megfertőződött egy trópusi betegséggel, visszatért Edinburgh-ba, és a *Royal College of Physicians* laboratóriumának felügyelője lett.

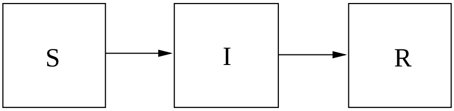
1926-ban McKendrick publikált egy cikket a *A matematika alkalmazása orvosi problémákra* címmel, amely számos új ötletet tartalmazott. Mindenekelőtt bevezetett egy folytonos idejű matematikai modellt járványterjedésre, amely figyelembe vette a fertőzés és a gyógyulás sztochasztikus aspektusát.

Tekintsünk egy N méretű populációt, amelyben kezdetben csak egy fertőzött személy van. Az emberek egymás után három állapotot járhatnak be: a fogékony S állapotot, a fertőzött I állapotot és a gyógyult R állapotot (16.2. ábra)[1].

[1] Daniel Bernoulli modellje (lásd a 4. fejezetet) tartalmazta a S és R állapotokat, de az I-t nem, mivel a fertőzés időtartama sokkal rövidebb, mint az átlagos várható élettartam.



16.1. ábra. McKendrick (1876–1943) és Kermack (1898–1970)



16.2. ábra. Lehetséges állapotok: fogékony (S), fertőzött (I), gyógyult (R).

Legyen $p_{i,r}(t)$ annak a valószínűsége, hogy a populációban t időpontban pontosan i ember van az I állapotban és r ember az R állapotban, ahol i és r olyan egész számok, hogy $1 \leqslant i+r \leqslant N$. Ebben az esetben a népesség az (i,r) állapotban van. A fogékony emberek száma $s = N - i - r$. Ross maláriával kapcsolatos munkáját követve (lásd a 12. fejezetet) McKendrick feltételezte, hogy egy kis dt időintervallum alatt egy új fertőzés bekövetkezésének valószínűsége $a\,s\,i\;dt$ (azaz arányos mind a fogékony emberek, mind a fertőzöttek számával). Egy új gyógyulás bekövetkeztének valószínűsége $b\,i\;dt$. Mind a, mind b pozitív paraméter. A $p_{i,r}(t+dt)$ kiszámításához több esetet kell megkülönböztetni:

- a populáció a t időpontban $(i-1,r)$ állapotban van, és t és $t+dt$ között egy új fertőzés a populációt (i,r) állapotba juttatja; ennek az eseménynek a valószínűsége $a\,s\,(i-1)\,dt$, $s = N-(i-1)-r$;

- a populáció a t időpontban (i,r) állapotban van, és t és $t+dt$ között egy új fertőzés a populációt $(i+1,r)$ állapotba juttatja; ennek az eseménynek a valószínűsége $a\,s\,i\,dt$, $s = N-i-r$;

- a populáció a t időpontban $(i+1,r-1)$ állapotban van, és egy új felgyógyulás hatására t és $t+dt$ között a populáció (i,r) állapotba kerül; ennek az eseménynek a valószínűsége $b\,(i+1)\,dt$;

- a populáció a t időpontban (i,r) állapotban van, és t és $t+dt$ között egy új felgyógyulás hatására a populáció $(i-1,r+1)$ állapotba kerül; ennek az eseménynek a valószínűsége $b\,i\,dt$.

McKendrick így a

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

egyenleteket kapta $1 \leqslant i+r \leqslant N$ esetén. A jobb oldalon szereplő első tag eltűnik, ha $i=0$, míg a harmadik tag eltűnik, ha $r=0$. A kezdeti feltételek: $p_{i,r}(0)=0$ minden (i,r)-re, kivéve $p_{1,0}(0)=1$.

Ezzel a modellel McKendricknek sikerült kiszámítania annak valószínűségét, hogy a járvány úgy ér véget, hogy n ember megfertőződött, ami a $p_{0,n}(t)$ határértéke, amint $t \to +\infty$. Valójában nem szükséges megoldani a (16.1) rendszert. Elég, ha megjegyezzük, hogy amíg i fertőzött és r gyógyult van, addig egy kis dt időintervallum alatt az új fertőzés valószínűsége $a\,(N-i-r)\,i\,dt$, az új gyógyulás valószínűsége pedig $b\,i\,dt$. Tehát az átmenet valószínűségét (ahogyan a Markov-láncok elméletében szokás nevezni) az (i,r) állapotból az $(i+1,r)$ állapotba vagy az $(i-1,r+1)$ állapotba a következő képletek adják meg:

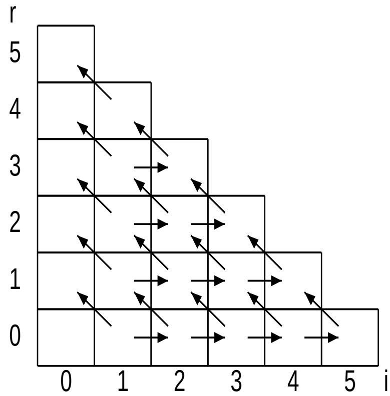
$$\mathscr{P}_{(i,r)\to(i+1,r)} = \frac{a\,(N-i-r)}{a\,(N-i-r)+b}\,, \quad \mathscr{P}_{(i,r)\to(i-1,r+1)} = \frac{b}{a\,(N-i-r)+b}\,,$$

minden $i \geqslant 1$ esetén (16.3. ábra).

Legyen $q_{i,r}$ annak a valószínűsége, hogy a populáció a járvány során áthalad az (i,r) állapoton. Mivel $t=0$-ban $i=1$ és $r=0$, így $q_{1,0}=1$. A többi állapotot vagy fertőzés, vagy gyógyulás után érjük el:

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

A jobb oldal első tagja hiányzik, ha $i=0$ vagy $i=1$. A második tag hiányzik, ha $r=0$. Ebből a képletből először kiszámíthatjuk $(q_{i,0})_{2\leqslant i\leqslant N}$-t, majd $(q_{i,1})_{0\leqslant i\leqslant N-1}$-et, majd $(q_{i,2})_{0\leqslant i\leqslant N-2}$-t stb. Annak valószínűsége, hogy a járvány végül n embert fertőz meg, $q_{0,n}$. 1926-ban az ilyen számítások meglehetősen körülményesek voltak. McKendrick ezért nagyon kis populációkra, például egy családra vonatkozó példákra szorítkozott. $N=5$ ember és $b/a=2$



16.3. ábra. Egy $N = 5$ méretű populáció lehetséges állapotait (i a vízszintes tengelyen, r a függőleges tengelyen) és a fertőzés (vízszintes nyilak) vagy a gyógyulás (más nyilak) miatti lehetséges átmeneteket bemutató diagram.

esetén a 16.1. táblázatot kapta. A legnagyobb valószínűségek annak az esetnek felelnek meg, amikor a családban csak egy személy fertőzött, illetve annak, amikor az egész család fertőzött.

16.1. táblázat. Annak valószínűsége, hogy egy járvány egy ötfős családban n embert fertőz meg, ha $b/a = 2$.

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

Ugyanez az 1926-os cikk a demográfiai problémák új megfogalmazását is tartalmazza, amikor az időt folytonos változónak tekintjük. Végtelenül kicsi dx esetén legyen $P(x,t)\,dx$ a t időpontban x és $x+dx$ közötti életkorú népesség. Legyen $m(x)$ a halandóság x életkorban. Ekkor

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

végtelenül kicsi h esetén. Vezessük be a $P(x,t)$ függvény parciális deriváltjait:

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

Felhasználva, hogy

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

McKendrick a következő parciális differenciálegyenletet kapta:

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

Egy ilyen egyenlet természetes módon jelenik meg a folytonos változóval strukturált populációs problémákban, mint például az életkor a demográfiában (lásd a 25. fejezetet) vagy a fertőzés óta eltelt idő a járványtanban.

1921-ben William Ogilvy Kermackot nevezték ki az edinburgh-i *Royal College of Physicians Laboratory* kémiai részlegének vezetőjévé. Kermack 1898-ban született egy skóciai kisvárosban. Az Aberdeeni Egyetemen tanult, majd egy oxfordi ipari laboratóriumban kezdett kutatni a szerves kémia területén. Annak ellenére, hogy 1924-ben edinburgh-i laboratóriumában történt robbanás után teljesen megvakult, kollégái és tanítványai segítségével folytatta kémiai munkáját. Kermack együttműködött McKendrickkel a járványok matematikai modellezésében is. 1927-től kezdve együtt publikálták a *Közlemények a járványok matematikai elméletéről* című sorozatot, amelyben determinisztikus járványmodelleket vizsgáltak. Legyen N a populáció mérete, ahol N elég nagy. Tegyük fel az 1926-os cikkhez hasonlóan, hogy az emberek lehetnek fogékonyak, fertőzöttek vagy gyógyultak. Ha a betegség halálos, akkor a harmadik állapot valójában a halál. Legyen $S(t)$, $I(t)$ és $R(t)$ a három állapot mindegyikében lévő emberek száma. A modell (egyszerűsített formában) egy három differenciálegyenletből álló rendszer:

$$\frac{dS}{dt} = -aSI, \tag{16.2}$$

$$\frac{dI}{dt} = aSI - bI, \tag{16.3}$$

$$\frac{dR}{dt} = bI. \tag{16.4}$$

Így az időegységenkénti új fertőzések száma – az 1926-os sztochasztikus modellhez hasonlóan – arányos mind a fogékony emberek, mind a fertőzöttek számával. A járvány kezdetén, a $t = 0$ időpontban bizonyos számú ember fertőzött: $S(0) = N - I_0$, $I(0) = I_0$ és $R(0) = 0$, feltételezve, hogy $0 < I_0 < N$.

Bár a (16.2)–(16.4) rendszernek nincs zárt megoldása, számos tulajdonsága bizonyítható:

- a teljes népesség, $S(t)+I(t)+R(t)$, állandó és egyenlő N-nel;
- $S(t)$, $I(t)$ és $R(t)$ nemnegatív marad (ennek így is kell lennie, hiszen ezek populációk);
- amint $t \to +\infty$, $S(t)$ csökkenve tart az $S_\infty > 0$ határértékhez, $I(t)$ 0-hoz tart és $R(t)$ növekedve tart az $R_\infty < N$ határértékhez;
- továbbá a
$$-\log \frac{S_\infty}{S(0)} = \frac{a}{b}(N - S_\infty)\,, \tag{16.5}$$
képlet implicit módon S_∞-t és így a járvány végállapotát, $R_\infty = N - S_\infty$-t is megadja.

Valóban, először is vegyük észre, hogy
$$\frac{d}{dt}(S+I+R) = 0.$$
Tehát
$$S(t)+I(t)+R(t) = S(0)+I(0)+R(0) = N.$$
A (16.2) és (16.3) egyenletek átírhatók a következőképpen:
$$\frac{d}{dt}\left[S(t)\, e^{a\int_0^t I(\tau)\,d\tau}\right] = 0\,, \qquad \frac{d}{dt}\left[I(t)\, e^{bt - a\int_0^t S(\tau)\,d\tau}\right] = 0\,.$$
Ebből egyrészt az következik, hogy
$$S(t) = S(0)\, e^{-a\int_0^t I(\tau)\,d\tau} > 0$$
másrészt pedig, hogy
$$I(t) = I(0)\, e^{a\int_0^t S(\tau)\,d\tau - bt} > 0.$$
A (16.2) és (16.4) egyenletek azt mutatják, hogy az $S(t)$ függvény csökkenő, az $R(t)$ függvény pedig növekvő (valamint, hogy $R(t) \geqslant 0$). Mivel $S(t) \geqslant 0$ és $R(t) \leqslant N$, a $S(t)$ és $R(t)$ függvényeknek van határértéke, ha $t \to +\infty$. Mivel $I(t) = N - S(t) - R(t)$, $I(t)$-nek is van határértéke, amint

$t \to +\infty$, ami csak nulla lehet, ahogy az integrálással (16.4) látható. A (16.2) egyenletből az is kiderül, hogy

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

Ha $t = 0$ és $t = +\infty$ között integrálunk, akkor

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

adódik. A (16.3) egyenlet a következőképpen írható át:

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

Ha $t = 0$ és $t = +\infty$ között integrálunk, megkapjuk a következő eredményt:

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

A két eredményt kombinálva megkapjuk a (16.5) képletet, amely azt mutatja, hogy $S_\infty > 0$.

Ha a fertőzöttek kezdeti száma, I_0, kicsi az N népességszámhoz képest, ami gyakran előfordul a járvány kezdetén egy városban, a (16.5) képlet átírható az $S_\infty = N - R_\infty$ összefüggés segítségével a következőképpen:

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

ahol a definíció szerint

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

A (16.6) egyenletnek csak akkor van pozitív megoldása, ha $\mathscr{R}_0 > 1$. Kermack és McKendrick tehát arra a következtetésre jutott, hogy a járvány csak akkor fertőzi meg a népesség nem elhanyagolható hányadát, ha $\mathscr{R}_0 > 1$. Van egy $N^* = b/a$ küszöbérték a népsűrűségre, amely alatt nem fordulhat elő járvány.

Amikor a populáció mérete, N, éppen e küszöbérték felett van ($N = N^* + \varepsilon$), kis amplitúdójú járvány lép fel. (16.6)-ból következik, hogy $R_\infty \approx 2\varepsilon$. Tehát $S_\infty \approx N^* - \varepsilon$: a járvány a fogékony populációt ugyanannyival a küszöbérték N^* alá viszi, mint amennyivel eredetileg fölötte volt.

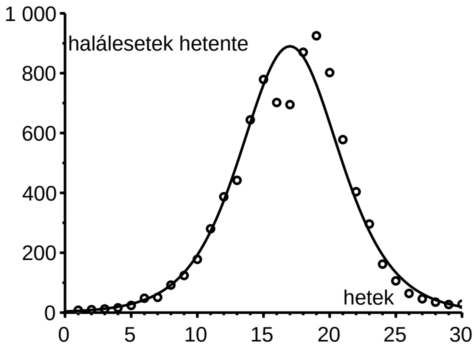
Valóban, a $-\log(1-x) \approx x + \frac{x^2}{2}$ közelítéssel a (16.6) egyenlet a következő lesz:

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

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

Ahogy Ross maláriamodelljében (12. fejezet), az $\mathscr{R}_0 > 1$ feltételnek egyszerű az értelmezése. Mivel aN az egy fertőzött személy által időegységenként megfertőzött emberek száma a járvány kezdetén, és mivel $1/b$ a fertőző időszak átlagos hossza, $\mathscr{R}_0 = aN/b$ a járvány kezdetén egy fertőzött személy által okozott másodlagos esetek átlagos száma.

Halálos betegségek esetén $R(t)$ a járvány kezdete óta bekövetkezett halálesetek kumulatív száma, dR/dt pedig a halálesetek időegységenkénti száma. Kermack és McKendrick észrevette, hogy a dR/dt függvény grafikonja a matematikai modelljükben valóban olyan harang alakú, mint amit egy járványgörbétől várunk (16.4. ábra).



16.4. ábra. A dR/dt görbe az idő függvényében és a heti halálesetek számának adatai egy 1905–1906-os bombayi pestisjárvány során.

A dR/dt derivált kiszámításához vették (16.2) és (16.4) hányadosát, és megkapták a

$$\frac{dS}{dR} = -aS/b$$

értéket. Tehát

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

Ha ezt behelyettesítjük a (16.4) egyenletbe, és felhasználjuk, hogy $S(t) + I(t) + R(t) = N$, akkor a

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

egyenletet kapjuk, amely még mindig nem oldható meg explicit módon. Mindazonáltal, ha $\frac{a}{b}R(t)$ a teljes járvány alatt kicsi marad, akkor az $\exp(-u) \approx 1 - u + u^2/2$ közelítés a

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

eredményt adja. Ez egy úgynevezett Riccati-egyenlet, amelynek két egyensúlyi helyzete van, egy pozitív R_+ és egy negatív R_-, amelyeket a (16.8) jobb oldalán lévő másodrendű R polinom gyökei adnak. Legyen $\tilde{R}(t)$ a (16.8) pontos megoldása, és legyen $Q(t) = \tilde{R}(t) - R_+$. Ekkor $Q(t)$ eleget tesz egy Bernoulli-differenciálegyenletetnek, amely hasonló a Daniel Bernoulli és Verhulst által tapasztaltakhoz (lásd (4.5) és (6.1)). A (6.2) képletet tehát közvetlenül adaptálhatjuk, hogy megkapjuk a $Q(t)$ értéket. Egy egyszerű, de hosszadalmas számítással kiderül, hogy dQ/dt

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

alakú, ahol α, β és γ a modell paramétereitől bonyolult módon függő konstansok. Mivel $dR/dt \approx d\tilde{R}/dt = dQ/dt$, Kermack és McKendrick a (α, β, γ) értékeket az adataikhoz illeszkedő módon választhatták. Természetesen a modern számítógépek és sválaszthattákzoftverek könnyen megoldják numerikusan a (16.7) differenciálegyenletet anélkül, hogy ilyen közelítéseket végeznének.

Az így kapott dR/dt görbe jól illeszkedett az 1905 decembere és 1906 júliusa között Bombayben lezajlott pestisjárvány során a heti halálesetek számára vonatkozó adatokhoz (16.4. ábra).

Kermack és McKendrick azt az általánosabb modellt is vizsgálta, amelyben a fertőzőképesség $a(x)$ a fertőzés óta eltelt x időtől függ, és amelyben a gyógyulási arány $b(x)$ szintén függ x-től. A járvány végállapotát megadó egyenlet (ha a fertőzött esetek kezdeti száma kicsi) továbbra is (16.6), de ezúttal

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

Az $\mathscr{R}_0$ paraméter értelmezése ugyanaz, mint az előző esetben: ez az egy fertőzött személyre jutó másodlagos esetek átlagos száma a járvány kezdetén. Vegyük észre a hasonlóságot a (16.9) és Lotka (10.2) demográfiai $\mathscr{R}_0$ képlete között: az életkort a fertőzés óta eltelt idő, a túlélést a még mindig fertőzöttek $e^{-\int_0^x b(y)\, dy}$ valószínűsége, a termékenységet pedig az $N\, a(x)$ kontaktarány helyettesíti.

Kermack és McKendrick az 1930-as években több más matematikai járványmodellt is kidolgozott. Ezek ma is a legtöbb, a járványtanban használt összetettebb modell építőkövei. Az $\mathscr{R}_0$ paraméter még mindig központi szerepet játszik a modellek elemzésében.

McKendrick 1941-ben vonult nyugdíjba és 1943-ban halt meg. 1930 és 1933 között Kermack több matematikai fizikáról szóló cikket írt az Edinburgh-i Egyetem matematikai tanszékén dolgozó William McCrea és Edmund Whittaker társszerzőjeként. Az 1930-as és 1940-es években Kermack vegyészcsoportja új, maláriaellenes hatású molekulák szintézisével próbálkozott, de mérsékelt sikerrel. 1938-ban Kermack Philip Eggletonnal közösen írt egy népszerű könyvet az elemi biokémiáról *Az anyag, amiből készültünk* címmel. 1944-ben a *Royal Society* tagjává választották, 1949-ben pedig elfoglalta az Aberdeeni Egyetem biokémiai tanszékét. Később a Természettudományi Kar dékánja volt. 1968-ban vonult nyugdíjba és 1970-ben halt meg.

További olvasnivalók

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

17. fejezet

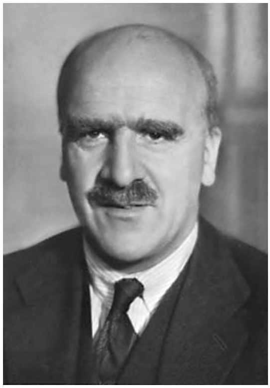
Haldane és a mutációk (1927)

1922-es cikkének egy másik részében Fisher egy olyan mutáns gén problémáját vizsgálta, amely adott valószínűségi eloszlással, véletlenszerű számú utódra öröklődhet. A probléma formailag ugyanaz volt, mint a családnevek kihalásának problémája, de genetikai kontextusban. Fisher megmutatta, hogy ha a valószínűségi eloszlás Poisson-eloszlás, és ha a mutáns génnek nincs szelektív előnye, akkor a mutáns gén nagyon lassan eltűnhet a populációból. 1927-ben Haldane brit biológus tovább vitte ennek a modellnek a vizsgálatát, és kimutatta, hogy egy mutáns előnyös gén fennmaradásának valószínűsége a szelektív előnyének kétszerese. A kihalási problémát is szigorúbban kezelte.

John Burdon Sanderson Haldane 1892-ben született Oxfordban, ahol apja az egyetem fiziológiaprofesszora volt. Haldane az *Eton College*-ban, majd 1911 után az Oxfordi Egyetem *New College*-ában tanult. Miután az első évben a matematikára összpontosított, a humán tudományok felé fordult. Tanulmányait megszakította az első világháború, amelynek során Franciaországban és Irakban szolgált. Miután megsebesült, katonai kiképzőként Indiába küldték. 1915-ben publikálta első cikkét, amelyben a háború előtt egereken megkezdett genetikai kísérleteit tárgyalta. 1919-ben a *New College* ösztöndíjasa lett, fiziológiát tanított, és apjához hasonlóan a légzést tanulmányozta. 1923-ban csatlakozott F. G. Hopkins[1] biokémiai laboratóriumához a Cambridge-i Egyetemen, ahol az enzimek kinetikájával foglalkozott. Egy tudományos-fantasztikus regényt is publikált, a *Daedalus vagy a tudomány és a jövő* (1923), valamint egy esszét *Callinicus, a vegyi hadviselés védelmében* (1925) címmel. 1924 és 1934 között tíz cikkből álló cikksorozatot írt *A természetes és mesterséges szelekció matematikai elmélete* címmel.

A sorozat ötödik, 1927-ben megjelent cikkében Haldane egy másik genetikai modellt vizsgált újra, amelyet Fisher 1922-ben tanulmányozott, egy mutációkra összpontosító modellt. Fisher azt vizsgálta, hogy egy mutáns gén milyen valószínűséggel hatol be egy populációba vagy tűnik el. Ez a probléma formailag megegyezik Bienaymé, Galton és Watson problémájával, amely

[1]Frederick Gowland Hopkins, aki a vitaminokkal kapcsolatos munkásságáért 1929-ben megkapta az élettani vagy orvosi Nobel-díjat.



17.1. ábra.
Haldane (1892–1964)

a családnevek kihalására vonatkozik. Fisher azonban nem hivatkozott ezekre a munkákra, bár lehet, hogy olvasta Galton és Watson cikkét, amelyet Galton 1889-es *Természetes öröklődés* című könyvének függelékében adtak ki. A 9. fejezethez hasonlóan jelöljük p_k-val annak a valószínűségét, hogy egy gén az első generációban k utódra száll át ($k \geqslant 0$). Fisher az

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

generátorfüggvényt is figyelembe vette, azonban nem rögzített felső korlátot k-ra: az összeg végtelen számú tagot is tartalmazhat. Rájött, hogy a 0. generációban egy mutáns génnel rendelkező egyedből kiindulva annak valószínűsége, hogy ez a gén k egyedben van jelen, az 1. generációra az x^k együtthatója az $f_1(x) = f(x)$-ben, a 2. generációra az $f_2(x) = f(f(x))$-ben, a 3. generációra az $f_3(x) = f(f(f(x)))$-ben stb. Ily módon világossá válik, hogy a következő egyenlőség teljesül:

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

Ez az egyenlet sokkal praktikusabb, mint a Watson által levezetett $f_n(x) = f_{n-1}(f(x))$ egyenlet. Speciálisan, (17.1)-ből következik, hogy az n generáción belüli kihalás valószínűségére vonatkozó $x_n = f_n(0)$ képlet kielégíti az $x_n = f(x_{n-1})$ iterációs formulát, ahogy azt már Bienaymé is észrevette.

Példaként Fisher egy olyan növény esetét vizsgálta, amelynek mutáns génje N magot képes termelni, és minden egyes mag esetén q a valószínűsége annak, hogy túlélve egy új növényt hozzon létre. A p_k valószínűség, vagyis annak a valószínűsége, hogy k, a mutáns génnel rendelkező utódot kapunk binomiális:

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

minden $0 \leqslant k \leqslant N$ esetén és $p_k = 0$ $k > N$ esetén. A generátorfüggvény ekkor

$$f(x) = (1 - q + qx)^N.$$

Legyen $\mathscr{R}_0 = Nq$ az új növényt létrehozó magok átlagos száma. Ha N nagy, q pedig kicsi, akkor

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

A (p_k) valószínűségi eloszlás az $e^{-\mathscr{R}_0}(\mathscr{R}_0)^k/k!$ értékhez tart, amit Poisson-eloszlásnak nevezünk. Fisher ezután kiszámította az n generáción belüli kihalási valószínűségét, $x_0 = 0$, $x_n \approx e^{\mathscr{R}_0(x_{n-1}-1)}$ és az $N = 80$ és $q = 1/80$ értékek felhasználásával. Ebben az esetben $\mathscr{R}_0 = Nq = 1$. Fáradságos számítással nyerjük, hogy $x_{100} \approx 0{,}98$: a szelektív előny nélküli mutáns gén ($\mathscr{R}_0 = 1$) nagyon lassan eltűnik. Még mindig 2% esély van arra, hogy a gén 100 generáció után is jelen legyen a populációban. Fisher 1922-től nem folytatta ennek a modellnek a vizsgálatát.

Fisher munkáját folytatva Haldane 1927-es cikkében vette észre először, hogy bármely (p_k) valószínűségi eloszlás esetén, ahol $p_0 > 0$, az $x = f(x)$ egyenletnek pontosan két gyöke van a $(0,1]$ intervallumban, ha a mutáns gént hordozó utódok átlagos száma, $\mathscr{R}_0$ szigorúan nagyobb, mint 1, azaz ha a mutáns gén szelektív előnyt élvez. Továbbá, az x_∞ kihalási valószínűség, amely x_n határértéke $n \to +\infty$ esetén, az $x = f(x)$ egyenlet két gyöke közül a kisebbik: a génnek nem nulla valószínűsége van a populációban való megtelepedésre. Bienaymével és Cournot-val ellentétben Haldane bizonyítást adott erre a következtetésre.

Valóban, $f'(x) \geqslant 0$ és $f''(x) \geqslant 0$ a $[0,1]$ intervallumon. Más szóval, az $f(x)$ függvény nemcsökkenő és konvex. Az $f(0) = p_0 > 0$ és

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

feltevések azt jelentik, hogy az $f(x) = x$ egyenletnek pontosan két megoldása van a $(0,1]$ intervallumban: $x = 1$ és x^* úgy, hogy $0 < x^* < 1$. Haldane ezután Gabriel Koenigs 1883-as cikkére hivatkozott, amely megmutatta, hogy ha $x_n = f(x_{n-1})$ és $x_n \to x_\infty$, akkor $x_\infty = f(x_\infty)$ és $|f'(x_\infty)| \leqslant 1$. Ha $f'(1) > 1$, akkor csak az lehet, hogy $x_\infty = x^*$.

Poisson-eloszlás esetén, ahol $f(x) = e^{\mathscr{R}_0(x-1)}$ és $\mathscr{R}_0$ csak kicsivel nagyobb, mint 1, az x_∞ kihalási valószínűség nagyon közel van 1-hez. Az $f(x_\infty) =$

x_∞ egyenlet ekvivalens a következővel:

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

Ebből következik, hogy

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

Haldane arra a következtetésre jutott, hogy annak valószínűsége, hogy a mutáns gén nem pusztul ki, kétszerese az $\mathscr{R}_0 - 1$ szelektív előnyének. Anélkül, hogy Haldane-t idézte volna, Fisher 1930-as könyvében példaként azt az esetet hozta fel, amikor $\mathscr{R}_0 = 1{,}01$, ami 2%-os esélyt ad arra, hogy a mutáns gén nem pusztul ki.

Haldane 1932-ben a *Royal Society* tagja lett. Cambridge-et elhagyva a londoni *University College* genetika-, majd biometriaprofesszora lett. Ekkor elsősorban a humángenetika érdekelte: a mutációs ráták becslése, a kromoszómák genetikai térképei stb. Tudományos könyvei mellett (1927-ben a Julian Huxley-val közösen írt *Állatbiológia*, 1930-ban az *Enzimek* és 1932-ben *Az evolúció okai*, 1954-ben *A genetika biokémiája*) számos tudományos cikket publikált a sajtóban (pl. az élet eredetéről) és néhány esszét (*Az ember egyenlőtlensége* 1932-ben, *Egy biológus filozófiája* 1935-ben, *A marxista filozófia és a tudományok* 1938-ban, *Leszármazás és politika* 1938-ban és *A tudomány fejlődése* 1947-ben). Miután a polgárháború idején többször járt Spanyolországban, megpróbálta meggyőzni saját hazáját, hogy építsen óvóhelyeket a légibombázások ellen. A második világháború alatt a tengeralattjárók légzési problémáin dolgozott. 1942-től a kommunista párt tagja volt, 1950-ben azonban kilépett, mivel a Szovjetunióban Liszenko hatására hivatalosan elutasították a mendeli genetikát. 1957-ben Indiában telepedett le, ahol folytatta kutatásait, először a kalkuttai Indiai Statisztikai Intézetben, majd Bhubaneswarban. Elnyerte az indiai állampolgárságot, majd 1964-ben halt meg.

További olvasnivalók

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)

18. fejezet

Erlang és Steffensen és a kihalási probléma (1929–1933)

1929-ben Erlang dán telefonmérnök ismét a családnevek kihalásának problémájával foglalkozott. Honfitársa, Steffensen statisztikus kidolgozta a probléma teljes megoldását. Nevezetesen, azt mutatta ki, hogy az utódok számának várható értéke minden egyes generációban exponenciálisan növekszik, és ezzel hidat vert a sztochasztikus és a determinisztikus populációs modellek között.

Agner Krarup Erlang 1878-ban született a dániai Lønborgban. Apja iskolamester volt. A fiatal Erlang 1896 és 1901 között matematikát, fizikát és kémiát tanult a Koppenhágai Egyetemen. Ezután néhány évig középiskolákban tanított, miközben továbbra is érdeklődött a matematika, különösen a valószínűségelmélet iránt. Megismerkedett Jensennel, a Koppenhágai Távbeszélő Társaság főmérnökével és amatőr matematikussal, aki 1908-ban meggyőzte, hogy csatlakozzon a társaság új kutatólaboratóriumához. Erlang cikkeket kezdett publikálni a valószínűségelméletnek a telefonhívások kezelésére való alkalmazásáról. 1917-ben felfedezett egy várakozási időre vonatkozó képletet, amelyet a telefontársaságok hamarosan világszerte használtak. Az először dán nyelven megjelent cikkeit később több más nyelvre is lefordították.

18.1. ábra.
Erlang (1878–1929)

1929-ben Erlangot ugyanaz a kihalási probléma kezdte érdekelni, amelyet előtte Bienaymé, Galton és Watson vizsgált a családnevek esetében, Fisher és Haldane pedig a mutáns gének esetében tanulmányozott. Elődeihez hasonlóan ő sem volt tisztában az összes addig megjelent munkával. Ismét p_k-val jelölve annak a valószínűségét, hogy egy egyednek k utóda lesz, észrevette, hogy az n generáción belüli kihalás valószínűsége, x_n, a következő feltételnek felel meg: $x_n = p_0 + p_1 x_{n-1} + p_2 (x_{n-1})^2 + \cdots = f(x_{n-1})$, $x_0 = 0$-val. Azt is észrevette, hogy az x_∞ teljes kihalási valószínűség, amely x_n határértéke $n \to +\infty$ esetén, az $x_\infty = f(x_\infty)$ egyenlet megoldása. Rájött, hogy $x = 1$ mindig megoldás, és hogy létezik egy másik megoldás is 0 és 1 között, ha az utódok átlagos száma $\mathscr{R}_0 = f'(1)$ nagyobb, mint 1. De úgy tűnik, hogy nem tudta kitalálni, hogy a két megoldás közül melyik a helyes. Galtonhoz hasonlóan 1929-ben ő is benyújtotta a problémát egy dán matematikai folyóirathoz, a *Matematisk Tidsskrift*-hoz:

> „15. kérdés. Ha annak a valószínűsége, hogy egy egyénnek k gyermeke születik, p_k, ahol $p_0 + p_1 + p_2 + \cdots = 1$, adja meg annak a valószínűségét annak, hogy a családja kihal.”

Sajnos Erlang még ugyanabban az évben, 1929-ben, 51 éves korában meghalt. Ami azt illeti, gyermektelenül halt meg[1].

Johan Frederik Steffensen, a Koppenhágai Egyetem biztosításmatematika professzora folytatta Erlang kérdésének vizsgálatát. Megoldását 1930-ban publikálta ugyanabban a dán folyóiratban: a kihalás valószínűsége, x_∞, mindig az $x = f(x)$ egyenlet legkisebb gyöke a $[0,1]$ zárt intervallumban, ahogyan azt már Bienaymé és Haldane is észrevette. Steffensen bizonyítása az, amely a modern tankönyvekben megtalálható.

Láttuk, hogy az x_∞ kihalási valószínűség az $x = f(x)$ egyenlet megoldása a $[0,1]$ zárt intervallumban. Legyen x^* a legkisebb ilyen megoldás. Definíció szerint $x^* \leqslant x_\infty$. Steffensen vette észre először, hogy $x^* = f(x^*) \geqslant p_0 = x_1$. Indukcióval feltételezzük, hogy $x^* \geqslant x_n$. Ekkor $x^* = f(x^*) \geqslant f(x_n) = x_{n+1}$, mivel az $f(x)$ függvény növekvő. Tehát $x^* \geqslant x_n$ minden n esetén. A határértéket véve $x^* \geqslant x_\infty$. Tehát $x_\infty = x^*$.

Steffensen formálisabb magyarázatot adott arra is, hogy miért $x = 1$ az egyetlen gyöke az $x = f(x)$ egyenletnek, ha az utódok átlagos száma $\mathscr{R}_0 = f'(1)$ kisebb vagy egyenlő 1-gyel (18.2.a ábra), és miért csak egy másik, $x =$ 1-től eltérő gyök van abban az esetben, ha $\mathscr{R}_0 > 1$ (18.2.b ábra). Vegyük észre, hogy $\mathscr{R}_0 = f'(1)$ az $f(x)$ függvény meredeksége $x = 1$-nél.

[1] Az ő emlékére a Nemzetközi Telefonos Tanácsadó Bizottság 1946-ban úgy döntött, hogy a telefonforgalom intenzitásának mértékegységét „erlang”-nak nevezi. Az Ericsson cég által használt programozási nyelv neve is „Erlang”.

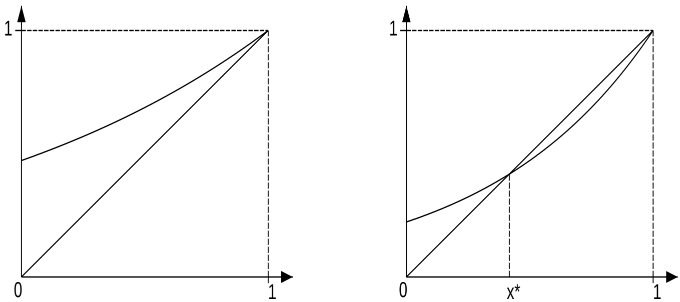
Steffensen észrevette, hogy $x = f(x)$ bármely gyökére

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

teljesül. Feltételezve, hogy $x \neq 1$ és osztva $1 - x$-szel,

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

adódik. Amikor x 0-ról 1-re nő, a (18.1) egyenlet jobb oldala $1 - p_0$-ról $\mathscr{R}_0 = f'(1)$-re nő. Ha $\mathscr{R}_0 < 1$, akkor a (18.1) egyenletnek nincs megoldása. Ha $\mathscr{R}_0 \geqslant 1$ és ha kizárjuk azt a triviális esetet, amikor $p_1 = 1$, akkor a (18.1) egyenlet jobb oldala x szigorúan növekvő függvénye. Ellenkező esetben nem lenne olyan $k \geqslant 2$, hogy $p_k \neq 0$ és $\mathscr{R}_0$ egyenlő lenne p_1-gyel, ahol $p_1 < 1$. Következésképpen (18.1)-nek egyetlen megoldása van a $[0,1]$ intervallumban, ha $\mathscr{R}_0 \geqslant 1$.



18.2. ábra. Az $y = x$ és $y = f(x)$ függvények grafikonja a 17. fejezet példájában, $f(x) = e^{\mathscr{R}_0(x-1)}$, $\mathscr{R}_0 = 0{,}75 < 1$ (balra) vagy $\mathscr{R}_0 = 1{,}5 > 1$ (jobbra).

Steffensen, aki a Dán Aktuárius Társaság és a Dán Matematikai Társaság elnöke is volt, 1930-ban meghívást kapott a Londoni Egyetemre. Brit kollégája, W. P. Elderton mesélt neki Galton és Watson munkájáról. Steffensen 1933-ban új cikket publikált az *Institut Henri Poincaré* évkönyveiben, ahol 1931-ben konferenciát tartott. Cikkében dánul foglalta össze eredményeit, és összehasonlította azokat Watson eredményeivel. Azt is megmutatta, hogy az n-edik generációban az utódok számának matematikai várható értéke $(\mathscr{R}_0)^n$.

Legyen $p_{k,n}$ annak a valószínűsége, hogy az n-edik generációban k utód van, a 0. generációban egy egyedből kiindulva. 1930-as cikkében Steffensen az elődeihez hasonlóan észrevette, hogy az n-edik generációra vonatkozó $f_n(x) = \sum_{k=0}^{+\infty} p_{k,n} x^k$ generátorfüggvény teljesíti az $f_1(x) = f(x)$ egyenletet és

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

Legyen M_n az utódok számának várható értéke az n-edik generációban. Ekkor $M_n = \sum_{k=1}^{+\infty} k\, p_{k,n} = f_n'(1)$. A (18.2) képletet deriválva megkapjuk, hogy $f_n'(x) = f'(f_{n-1}(x)) \times f_{n-1}'(x)$. Így

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

Mivel $M_1 = f_1'(1) = f'(1) = \mathscr{R}_0$, ebből következik, hogy $M_n = (\mathscr{R}_0)^n$ minden n esetén.

Az utódok várható száma tehát geometrikusan nő vagy csökken attól függően, hogy $\mathscr{R}_0$ nagyobb vagy kisebb, mint 1. Az utódok várható száma úgy viselkedik, mint az Euler, Malthus stb. által vizsgált determinisztikus népességnövekedési modellekben. Azonban még akkor is, ha $\mathscr{R}_0 > 1$, van egy nem nulla x_∞ valószínűsége annak, hogy a család kihal. Ez a lehetőség a determinisztikus modellekben nem fordul elő.

A Steffensen és elődei által vizsgált sztochasztikus folyamat ma is a populációdinamika számos realisztikusabb modelljének alapeleme. A 20. fejezetben még egyszer utoljára említjük ezt a problémát. Ami Steffensent illeti, 1943-ig maradt a Koppenhágai Egyetem professzora, és 1961-ben halt meg.

További olvasnivalók

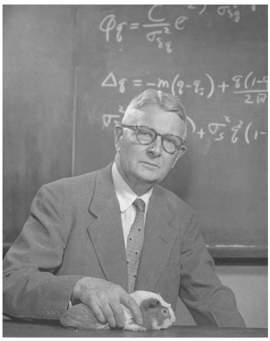
1. Brockmeyer, E., Halstrøm, H. L., Jensen, A.: The life and works of A. K. Erlang. *Trans. Dan. Acad. Techn. Sci.* 2 (1948)
2. Erlang, A. K.: Opgave Nr. 15. *Mat. Tidsskr. B*, 36 (1929) → Guttorp (1995)
3. Guttorp, P.: Three papers on the history of branching processes. *Int. Stat. Rev.* 63, 233–245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

19. fejezet

Wright és a véletlen genetikai sodródás (1931)

1931-ben Sewall Wright amerikai biológus kidolgozta a Hardy–Weinberg-törvényhez hasonló feltételezéseken alapuló populációgenetikai sztochasztikus modell tanulmányozását, azzal a különbséggel, hogy a populációt nem végtelenül nagynak feltételezik. A genotípusok gyakorisága már nem állandó. A két allél közül az egyik valóban eltűnik, de lehet, hogy csak nagyon hosszú idő múlva. Ennek a modellnek az értelmezése vita tárgya maradt Wright és Fisher között, utóbbi úgy vélte, hogy a természetes szelekció fontosabb szerepet játszik az evolúcióban, mint a sztochaszticitás.

Sewall Wright 1889-ben született Massachusettsben. Egyetemi tanulmányait egy illinois-i kis főiskolán végezte, ahol apja közgazdaságtant tanított. Az Urbanai Illinois-i Egyetemen biológiából szerzett mesterdiplomája és a *Cold Spring Harbor* Laboratóriumban eltöltött nyári egyetem után Wright a Harvard Egyetemen doktorált a tengerimalac szőrszínének öröklődéséről. 1915 és 1925 között az Egyesült Államok Mezőgazdasági Minisztériumának washingtoni Állattenyésztési Osztályán folytatta a tengerimalacokkal végzett beltenyésztési kísérleteket. E kísérletek elemzésére kifejlesztette az „útkoefficiensek módszerét”. Ezután a Chicagói Egyetem zoológiai tanszékén dolgozott.

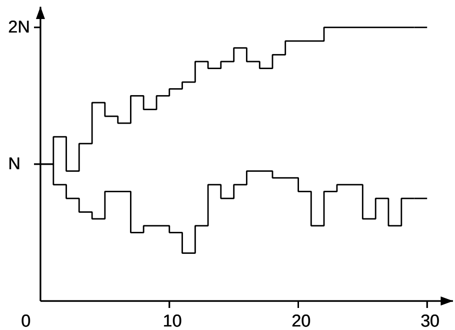


19.1. ábra.
Wright (1889–1988)

Fisher 1922-es populációgenetikai cikkének (lásd a 14. fejezetet) hatására Wright 1925-ben írt egy hosszú cikket *Evolúció a mendeli populációkban* címmel, amelyet végül 1931-ben publikált. Egy olyan matematikai modellt tanulmányozott, amely implicit módon Fisher 1930-as *A természetes szelekció genetikai elmélete* című könyvében is megjelent. A Hardy–Weinberg-törvényhez hasonlóan ez a modell is azt az esetet veszi figyelembe, amikor egy lókuszhoz csak két lehetséges allél – A és a – létezik, de a populációról nem feltételezzük, hogy végtelenül nagy. A lényeg az, hogy lássuk, van-e ennek a feltételezésnek a megszüntetése valamilyen hatással a populáció genetikai összetételére. Legyen tehát N az egyedek összlétszáma, amelyről feltételezzük, hogy minden generációban azonos. Minden egyednek két allélja van. Tehát minden generációban összesen $2N$ allél van a populációban. A modell azt is feltételezi, hogy a párosodás véletlenszerűen történik. Ha az n-edik generációban az A allélok száma i, az a alléloké pedig $2N-i$, akkor az $n+1$-edik generációban az egyedek közül véletlenszerűen kiválasztott allél $\frac{i}{2N}$ valószínűséggel lesz A, $1-\frac{i}{2N}$ valószínűséggel pedig a. Az $n+1$-edik generációban az A allélok száma tehát[1]

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

valószínűséggel lesz egyenlő j-vel, ahol $\binom{2N}{j} = \frac{(2N)!}{j!(2N-j)!}$ a binomiális együttható. Legyen X_n az A allélok száma az n-edik generációban: ez egy véletlen változó (19.2. ábra).



19.2. ábra. Két szimuláció, amely az A allélok X_n számának változását mutatja 30 generáció alatt, ha $N=20$ és $X_0=10$.

Megmutathatjuk, hogy az X_{n+1} várható értéke $X_n=i$ ismeretében egyenlő i-vel: ez a Hardy–Weinberg-törvényre emlékeztet, ahol az A allél gyakorisága nemzedékeken keresztül állandó maradt.

[1] Ezt a Markov-láncok nyelvén történő megfogalmazást Malécot-nak (1944) köszönhetjük.

Tekintsük az

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

generátorfüggvényt. Az X_{n+1} várható értéke $X_n = i$ ismeretében tehát

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

Ebben a modellben azonban lehetséges, hogy egy $X_0 = i$ kezdeti állapotból kiindulva, $0 < i < 2N$ mellett, az $X_n = 0$ esemény véletlenül bekövetkezik egy bizonyos számú generáció után. Ebben az esetben minden allél a típusú lenne, és X_n minden jövőbeli generációban 0 maradna. Ugyanez a fixáció történne az A alléllal, ha $X_n = 2N$ egy bizonyos számú generáció után. Összefoglalva, ha a populációt végtelen nagynak feltételezzük, mint a Hardy–Weinberg-modellben, a két allél nem tűnhet el, mert a gyakoriságuk állandó marad. Ha a populációt véges méretűnek tekintjük, mint a Fisher–Wright-modellben, akkor a két allél gyakorisága ingadozik, és az egyik allél eltűnhet (és el is fog).

Az $X_0 = i$ állapotból kiindulva könnyen kiszámítható a Q_i valószínűsége annak, hogy a populáció az $X = 0$ állapotba kerül. Valójában Q_i-nek eleget kell tennie a

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

„peremfeltételeknek”. Ráadásul,

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

mivel $p_{i,j}\, Q_j$ annak a valószínűsége, hogy az $X_0 = i$ állapotból kiindulva az $X_0 = i$ állapotba kerülünk, az $X_1 = j$ állapoton át. Mivel

$$\sum_{j=0}^{2N} p_{i,j} = 1,$$

(19.2) segítségével látjuk, hogy

$$Q_i = 1 - \frac{i}{2N}$$

a (19.3)–(19.4) rendszer megoldása. Tehát annak a valószínűsége, hogy egy N méretű populációban i számú A típusú allélból kiindulva a rendszer egy olyan populáció felé fejlődik, amely csak az a allélt tartalmazza, $1 - \frac{i}{2N}$. Hasonlóképpen, annak valószínűsége, hogy a rendszer egy olyan populáció felé fejlődik, amely csak az A allélt tartalmazza, $\frac{i}{2N}$.

Wrightnak sikerült megmutatnia, hogy a két szélsőséges állapot egyikében való rögzülésig eltelt generációk száma $2N$ generáció nagyságrendű (19.3. ábra). Több millió egyedből álló populációk esetében ez az idő olyan hosszú lenne, hogy az allélok gyakoriságát a Hardy–Weinberg-törvényhez hasonlóan szinte állandónak lehetne tekinteni.

Tegyük fel, hogy a 0. generációban i_0 számú A típusú allél van a populációban. Legyen $u_i^{(n)}$ annak a valószínűsége, hogy az n-edik generációban i számú A típusú allél van a populációban. Ekkor

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

minden $j = 0, \ldots, 2N$ esetén. Már láttuk, hogy ha $n \to +\infty$,

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

minden $0 < i < 2N$ esetén. Wright észrevette, hogy ha $u_i^{(n)} = v$ minden $i = 1, \ldots, 2N-1$-ra, akkor

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

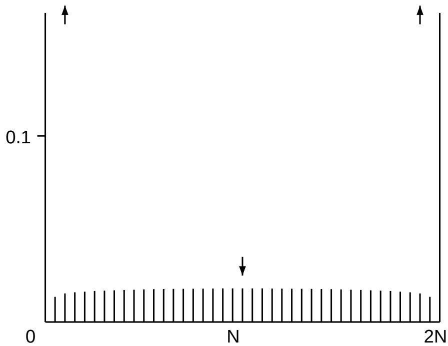
minden $1 < j < 2N$ esetén, mert $p_{0,j} = p_{2N,j} = 0$. Ha N elég nagy,

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

az integrál értékét parciális integrálások sorozatát követően kapjuk meg. A (19.5) és (19.6) kombinálásával végül $0 < j < 2N$ esetén a következő értékhez jutunk:

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

Tehát az $u_j^{(n)}$ valószínűségek minden $0 < j < 2N$ esetén generációnként körülbelül $1/(2N)$ sebességgel csökkennek. Ez a sebesség nagyon kicsi, ha N nagy. Szinte egyáltalán nem csökken, ha például N milliós nagyságrendű.



19.3. ábra. Annak valószínűsége, hogy 30 generáció után i darab A allél van a populációban ($i = 0, \dots, 2N$ a vízszintes tengelyen), ha $N = 20$ és $X_0 = 10$.

Fisher 1922-ben már megpróbálta megbecsülni ezt az $1/(2N)$ rögzülési rátát, de kihagyott egy 2-es szorzót. Mindenesetre a két tudós nem értett egyet a tenyészpopulációk tipikus N méretével kapcsolatban. Az evolúcióelmélet számára Wright munkája azt sugallta, hogy a véletlen genetikai sodródás egy kis populációban a fajok keletkezésének egyik mechanizmusa lehet. A fajok osztályozásán dolgozó biológusok valóban észrevették, hogy a fajok vagy alfajok közötti különbségekre a természetes szelekció gyakran nem ad nyilvánvaló magyarázatot. Ezt az elképzelést az 1940-es és 1950-es években erősen ellenezte Fisher és kollégája, E. B. Ford, akik mindketten úgy vélték, hogy a véletlen genetikai sodródás elhanyagolható a természetes szelekcióhoz képest. Nevezetesen arra hivatkoztak, hogy Oxford közelében egy kis, elszigetelt lepkepopulációban (*Panaxia dominula*) tanulmányozták a génfrekvenciák ingadozását, ahol egy bizonyos gén három genotípusát (gyakori homozigóta, heterozigóta és ritka homozigóta) szabad szemmel meg lehetett különböztetni. Egy másik híres vita a természetes szelekció és a véletlen sodródás hatásáról a *Cepaea* nemzetségbe tartozó csigákról szólt. Az evolúció realisztikusabb modelljei ma már ötvözik a véletlen sodródást, a szelekciót, a mutációt, a migrációt, a nem véletlenszerű párosodást stb. A véletlen sodródás szerepét később Motoo Kimura japán tudós a „semleges molekuláris evolúció elméletével” újra hangsúlyozta. Egy másik fejlődési irány volt a koaleszcenciaelmélet kidolgozása (amelyet John Kingman 1982-ben vezetett be), amely a gének ősiségét időben visszafelé követi, egészen addig a pontig, ahol egyetlen közös ősük van.

Wright 1934-ben Nemzeti Tudományos Akadémia tagja lett. Sok éven át dolgozott Theodosius Dobzhanskyval a *Death Valley* régióban élő természetes légypopulációk (*Drosophila pseudoobscura*) genetikáján. A Chicagói Egyetemről 1955-ben vonult nyugdíjba, de még öt évig a Wisconsin-Madison Egyetem professzoraként dolgozott. 1968 és 1978 között egy négykötetes értekezést adott ki, amely összefoglalja az *Evolúció és a populációk genetikája* című munkásságát. 1984-ben Balzan-díjat kapott, 1988-ban, 98 éves korában halt meg.

További olvasnivalók

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)

20. fejezet

A gének terjedése (1937)

1937-ben Ronald Fisher és három orosz matematikus, Kolmogorov, Petrovszkij és Piskunov egymástól függetlenül egy előnyös gén földrajzi terjedését leíró parciális differenciálegyenletet tanulmányozott. Kimutatták, hogy a gén gyakorisága úgy viselkedik, mint egy jól meghatározott sebességgel terjedő hullám, amely a gén előnyétől és egy diffúziós együtthatótól függ. Munkáik a reakció–diffúziós egyenletek elméletének kiindulópontját jelentették.

1937-ben két cikk jelent meg, amelyek a populációdinamika térbeli heterogenitásának vizsgálatára vonatkozó új megközelítést mutattak be. Fisher volt az első cikk szerzője, amelynek címe *Az előnyös gének előretörésének hulláma*, és amely az *Annals of Eugenics* című folyóiratban jelent meg. Fisher egy kedvező gén térbeli terjedését vizsgálta egy populációban. Egyszerűsítésként egy egy dimenzióra redukált teret tekintett, és $u(x,t)$-nek nevezte a t időpontban x pontban található populációnak azt a hányadát, amely a kedvező génnel rendelkezik. Tehát $0 \leqslant u(x,t) \leqslant 1$. A természetes szelekció figyelembevételéhez a (14.6) egyenletet használta egy folytonos időváltozóval:

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

ahol a egy pozitív paraméter. Adott x értékre visszakapjuk Verhulst logisztikus egyenletét (lásd a 6. fejezetet), amelynek $u(x,t)$ megoldása $t \to +\infty$ esetén 1-hez tart. Fisher továbbá feltételezte, hogy a kedvező génnel rendelkező x pontban található egyed utódai nem maradnak ugyanabban a pontban, hanem véletlenszerűen szétszóródnak x környékén. A fizikai analógia alapján úgy érvelt, hogy az $u(x,t)$ egyenlethez hozzá kell adni egy diffúziós tagot, ami a

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

parciális differenciálegyenlethez vezet.

Ha az a szelekciós együttható nulla, ez az egyenlet a Fourier által a hőtanban bevezetett, majd később Fick által a fizikai részecskék diffúziójára használt diffúziós egyenletre redukálódik. Ronald Ross 1904-ben kezdett el foglalkozni a véletlen szétterjedéssel a populációdinamikában. Arra volt kíváncsi, hogyan csökken a szúnyogok sűrűsége a szaporodási helytől való távolság növekedésével. A problémára Karl Pearson és Lord Rayleigh is felfigyelt. 1937-re a diffúziós egyenletekkel foglalkozó tudományos irodalom jelentősen bővült, különösen Einstein Brown-mozgással kapcsolatos munkája nyomán.

Fisher megmutatta, hogy a (20.1) egyenletnek léteznek

$$u(x,t) = U(x+vt)$$

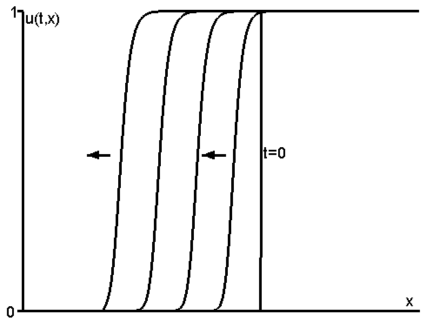
alakú megoldásai, amelyek kielégítik a következő három feltételt:

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

feltéve, hogy $v \geqslant v^*$, ahol

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

Ezek a megoldások összekötik a kedvező génnel rendelkező $u = 1$ egyensúlyi helyzetet a kedvező gén nélküli $u = 0$ egyensúlyi helyzettel. Ezek olyan hullámokat jelentenek, amelyek v sebességgel terjednek a x csökkenő értékeinek irányában. Valójában $u(x-vT, t+T) = u(x,t)$: a hullámnak az a része, amely a t időpontban az x pozícióban volt, a $t+T$ időpontban az $x-vT$ pozícióba mozog.



20.1. ábra. Egy kedvező gén terjedése balról jobbra v^* sebességgel. Az $u(t,x)$ génfrekvencia $t = 0$-nál egy lépcsős függvény.

Fisher ugyanis, bevezetve a $z = x+vt$ jelölést észrevette, hogy ha $u(x,t) = U(z)$, akkor $\frac{\partial u}{\partial t} = vU'(z)$, $\frac{\partial u}{\partial x} = U'(z)$ és $\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = U''(z)$. Ha u a (20.1) egyenlet megoldása, akkor

$$vU'(z) = aU(z)(1-U(z)) + DU''(z) \,. \tag{20.2}$$

Ha u közel van a 0-hoz, azaz ha $z \to -\infty$, Fisher azt várta, hogy $U(z) \to 0$ és $U'(z) \to 0$. Ha k-nak nevezzük az $U'(z)/U(z)$ határértékét, amint $z \to -\infty$, akkor L'Hôpital szabálya alapján tudjuk, hogy $U''(z)/U'(z)$ szintén k-hoz tart. Ezért $U''(z)/U(z) = [U''(z)/U'(z)] \times [U'(z)/U(z)]$ k^2-hez tart. Ha a (20.2) egyenletet elosztjuk $U(z)$-vel, és z-t $-\infty$-hez tartatjuk, akkor a

$$Dk^2 - vk + a = 0$$

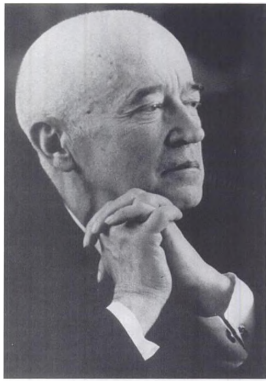
másodfokú egyenlethez jutunk. De k-nak valós számnak kell lennie. Tehát ezen egyenlet diszkriminánsának nemnegatívnak kell lennie: $v^2 - 4aD \geqslant 0$, vagyis $v \geqslant 2\sqrt{aD} = v^*$. Tehát $v \geqslant v^*$ szükséges feltétele a v sebességgel terjedő hullám létezésének. Ez egyben elegendő feltétel is, amint azt az alábbiakban kifejtjük.

Fisher észrevette, hogy a kezdeti feltételek nagy csoportjára csak az a hullám választódik ki, amelyik pontosan a v^* sebességgel terjed, pl. ez teljesül a következő lépcsős függvényre: $u(x,0) = 0$ $x < 0$ esetén, $u(x,0) = 1$ $x \geqslant 0$ esetén. A 20.1. ábrán látható, hogy ez a nemfolytonos kezdeti feltétel fokozatosan sima hullámmá válik, amely a csökkenő x irányában terjed v^* sebességgel.

Szintén az 1937-es évben Fisher munkájától függetlenül Andrej Nyikolajevics Kolmogorov, Ivan Georgievics Petrovszkij és Nyikolaj Szemenovics Piszkunov ugyanezt a domináns gén terjedésének problémáját tanulmányozta.

Kolmogorov 1903-ban született az oroszországi Tambovban. A Moszkvai Állami Egyetemen folytatott matematikai tanulmányai során fontos munkát végzett a trigonometrikus sorozatokkal kapcsolatban. 1929-ben a Matematikai és Mechanikai Intézet kutatója, 1931-ben pedig egyetemi tanár lett. Sztochasztikus folyamatokkal és azok differenciál- és parciális differenciálegyenletekkel való kapcsolatával foglalkozott. 1933-ban publikálta a valószínűségelmélet modern alapjait lefektető értekezését. Kutatási területe a topológia, a közelítéselmélet, a Markov-láncok, a Brown-mozgás, valamint biológiai problémákra való alkalmazások voltak. 1935-ben publikált egy cikket a genetikáról, amelyben Hardy, Fisher és Wright eredményeit tárgyalja. 1936-ban cikket publikált a Lotka–Volterra-rendszer általánosításáról.

Petrovszkij 1901-ben született Sevszkben. Ő is matematikát tanult a Moszkvai Állami Egyetemen, ahol 1933-ban professzor lett. Elsősorban a parciális

20.2. ábra. Kolmogorov (1903–1987) és Petrovszkij (1901–1973)

differenciálegyenletek elméletével és a valós algebrai görbék topológiájával foglalkozott, de írt néhány cikket a közönséges differenciálegyenletekről és a valószínűségelméletről is. Az 1908-ban született Piszkunov szintén a Moszkvai Állami Egyetem egykori matematikus hallgatója volt.

Az 1930-as években Kolmogorov kapcsolatban állt A. S. Serebrovszkijjal, a populációgenetika egyik moszkvai úttörőjével. A mendeli genetika védelme akkoriban egyre veszélyesebbé vált a Szovjetunióban Liszenko agronómus felemelkedése miatt, akinek sikerült meggyőznie Sztálint arról, hogy a mendeli genetika csupán „burzsoá áltudomány”. Az eredetileg 1937-re Moszkvába tervezett Hetedik Nemzetközi Genetikai Kongresszus elmaradt. Sok szovjet genetikust kivégeztek vagy munkatáborba küldtek.

1937-es, a *Moszkvai Állami Egyetem Közlönye* című folyóiratban megjelent *A diffúziós egyenlet vizsgálata az anyag mennyiségének növekedésével és alkalmazása egy biológiai problémára* című cikkükben Kolmogorov, Petrovszkij és Piszkunov mindazonáltal a mendeli genetikán alapuló matematikai modellt használtak. Modelljük a következő formájú parciális differenciálegyenlet volt:

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

ahol $u(x,t)$ a korábbiakhoz hasonlóan a kedvező gén gyakoriságát jelenti az x pontban és t időben. Az $f(u)$ függvényre több kikötést is teszünk: $f(0) = f(1) = 0$, $f(u) > 0$, ha $0 < u < 1$, $f'(0) > 0$ és $f'(u) < f'(0)$, ha $0 < u \leqslant 1$. A szerzők kimutattak egy Fisher eredményével analóg eredményt, de annál precízebb bizonyítással: ha a kezdeti feltétel olyan, hogy $0 \leqslant u(x,0) \leqslant 1$, $u(x,0) = 0$ minden $x < x_1$-ra és $u(x,0) = 1$ minden $x > x_2 \geqslant x_1$-ra, akkor a gén a

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

sebességgel terjed.

Egy $u(x,t) = U(z)$ alakú megoldás keresése, ahol $z = x + vt$, a (20.2) egyenlet nyilvánvaló általánosításához, a

$$vU'(z) = f(U(z)) + DU''(z)$$

egyenlethez vezet. Ez a másodrendű differenciálegyenlet átírható a

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

elsőrendű differenciálegyenlet-rendszerré. Emlékezzünk vissza, hogy $U(z)$-re teljesülnie kell, hogy $U(z) \to 0$, amint $z \to -\infty$ és $U(z) \to 1$, amint $z \to +\infty$. A (20.4) rendszer $(U = 0, p = 0)$ egyensúlyi helyzete közelében $f(U) \approx f'(0)\,U$. Tehát (20.4) közelíthető a

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

lineáris rendszerrel. Ha $U(z) = U_0\,e^{kz}$ és $p(z) = p_0\,e^{kz}$ alakú exponenciális megoldásokat keresünk, akkor a Fisher cikkében leírtak szerint a

$$Dk^2 - vk + f'(0) = 0$$

karakterisztikus egyenletet kapjuk. Ezúttal is k-nak valósnak kell lennie (különben u oszcillálna és felvenne negatív értékeket). Így $v \geqslant 2\sqrt{f'(0)D} = v^*$. A két k gyök tehát valós és pozitív. Ha $v > v^*$, akkor a két gyök különböző, és az $(U = 0, p = 0)$ egyensúlyi helyzet egy instabil csomó. Ha $v = v^*$, akkor a két gyök megegyezik, és $(U = 0, p = 0)$ egy instabil elfajult csomó, ahogy a 20.3. ábrán látható. Hasonlóképpen, a (20.4) rendszer az $(U = 1, p = 0)$ egyensúlyi helyzet közelében a

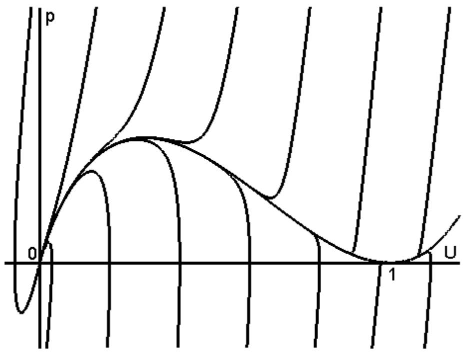
$$\frac{d(U-1)}{dz} = p, \quad \frac{dp}{dz} = \frac{v\,p - f'(1)(U-1)}{D}$$

lineáris rendszerhez és a $Dk^2 - vk + f'(1) = 0$ karakterisztikus egyenletre vezet. A diszkriminánsra $v^2 - 4Df'(1) \geqslant 0$, mivel $f'(1) \leqslant 0$. Ha $f'(1) < 0$, akkor két ellentétes előjelű valós gyök van, és $(U = 1, p = 0)$

egy nyeregpont. Ha $f'(1) = 0$, akkor az egyik gyök nulla, a másik pozitív (lásd a 20.3. ábrát). A részletes elemzés azt mutatja, hogy minden $v \geqslant 2\sqrt{f'(0)D}$ esetén létezik egyetlen integrálgörbe, amely a két egyensúlyi helyzetet, $(U = 0, p = 0)$-t és $(U = 1, p = 0)$-t összeköti, mint a 20.3. ábra speciális esetében.

Kolmogorov, Petrovszkij és Piszkunov ezután precízen megmutatták, hogy a (20.3) parciális differenciálegyenletnek van egyetlen $u(x,t)$ megoldása, amely kielégíti a kezdeti feltételt, és ez a megoldás olyan, hogy $0 < u(x,t) \leqslant 1$ minden x és $t > 0$ esetén, továbbá ha $t = 0$-ban $u(x,t)$ növekvő függvény x-ben, akkor minden t-re növekvő függvénye x-nek, és végül, hogy $u(x,t)$ valóban konvergál a v^* sebességgel terjedő hullámprofil felé. A bizonyítások túl hosszúak ahhoz, hogy itt összefoglaljuk őket.

Vegyük észre, hogy a Fisher által használt $f(u) = au(1-u)$ függvény kielégíti ezeket a feltételeket $f'(0) = a$ mellett. A (14.5) egyenlet által inspirálva Kolmogorov, Petrovszkij és Piszkunov az $f(u) = au(1-u)^2$ függvényt vizsgálta, amely ugyanazokat a feltételeket teljesíti, és ugyanazt a terjedési sebességet adja.



20.3. ábra. Az (U,p) diagram a (20.5) rendszer néhány integrálgörbéjét mutatja, különös tekintettel a $(U = 1, p = 0)$ és $(U = 0, p = 0)$ közötti egyetlen görbére, amely a terjedő hullám alakját adja. Itt $f(u) = au(1-u)^2$, $a = 1$, $D = 1$ és $v = v^* = 2$.

Fisher, valamint Kolmogorov, Petrovszkij és Piszkunov cikkei jelentették a kiindulópontot számos földrajzi diffúzióval rendelkező matematikai modell megalkotásához a genetika, az ökológia és a járványtan területén. Ezeket a modelleket „reakció–diffúziós rendszereknek” nevezik.

Ami Kolmogorovot illeti, 1938-tól kezdve ő is tanulmányozta a családnevek kihalásának Bienaymé, Galton, Watson, Fisher, Haldane, Erlang és Steffensen által vizsgált problémáját: a mindezen munkákban közös sztochasztikus folyamatot „elágazási folyamatnak” nevezte. 1939-ben a Szovjetunió Tudományos Akadémiájának tagja lett. Később fontos hozzájárulásokat tett a turbulencia problémájához a folyadékmechanikában (1941), az égi mechanikához kapcsolódó dinamikus rendszerek elméletéhez (1953) és az információelmélethez (1956-tól). Közreműködött továbbá egy enciklopédia, valamint középiskolai és egyetemi tankönyvek megírásában, segített egy kísérleti középiskola létrehozásában, és szerkesztett egy népszerű tudományos magazint. Számos nemzetközi díjat kapott (többek között 1963-ban Balzan-díjat, 1980-ban Wolf-díjat). 1987-ben halt meg Moszkvában.

Petrovszkij 1940-ben a Moszkvai Állami Egyetem mechanikai és matematikai karának dékánja lett. Az egyetem rektora volt 1951-től 1973-ban bekövetkezett haláláig. 1946-tól a Szovjetunió Tudományos Akadémiájának rendes tagja volt, és az 1966-ban Moszkvában megrendezett Nemzetközi Matematikus Kongresszus elnöke. Tankönyveket írt a közönséges differenciálegyenletekről, a parciális differenciálegyenletekről és az integrálegyenletekről. Piszkunov egy katonai akadémia professzora lett. A differenciál- és integrálszámításról írt tankönyvét számos műszaki egyetemen használták. 1977-ben halt meg.

További olvasnivalók

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) $\rightarrow$ V. M. Tikhomirov (ed.) *Selected Works of A. N. Kolmogorov*, vol. 1, 242–270. Kluwer (1991).
3. Oleinik, O. A.: I. G. Petrowsky and modern mathematics. In: *I. G. Petrowsky Selected Works*, Part I, 4–30. Gordon and Breach, 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. Shiryaev, A. N.: *Selected Works of A. N. Kolmogorov*, vol. 2. Kluwer (1992)
7. Shiryaev, A. N.: Andrei Nikolaevich Kolmogorov (April 25, 1903 to October 20, 1987). In: *Kolmogorov in Perspective*, 1–88. Am. Math. Soc. (2000)

21. fejezet

A Leslie-mátrix (1945)

1945-ben P. H. Leslie brit ökológus egy rágcsálópopulációkat leíró korstrukturált mátrixmodellt vizsgált, és ezzel Lotka munkáját diszkrét idejű keretrendszerre adaptálta. Kiemelte, hogy a növekedési ráta egy sajátértéknek, a stabil korstruktúra pedig egy sajátvektornak felel meg. Emellett numerikusan megbecsülte a vándorpatkány $\mathscr{R}_0$ nettó szaporodási rátáját is.

Patrick Holt Leslie 1900-ban született Skóciában, Edinburgh közelében. Az Oxfordi Egyetem *Christ Church College*-ában tanult, és 1921-ben fiziológiából szerzett bachelor fokozatot. Egészségügyi tanulmányait azonban egészségi problémák miatt nem tudta befejezni. Miután néhány évig asszisztensként a patológiai tanszéken bakteriológiával foglalkozott, a statisztika felé fordult, és 1935-ben csatlakozott a Charles Elton által létrehozott új kutatóközponthoz, a *Bureau of Animal Population*-höz. A központ célja az volt, hogy terepi vizsgálatok és laboratóriumi kísérletek segítségével tanulmányozza az állatállományok méretének ingadozását. A legtöbb kutatást rágcsálókon végezte: a nyúl és ragadozója, a hiúz ciklusainak elemzése a kanadai *Hudson's Bay Company* archívumának felhasználásával, a szürkemókusnak a vörös mókus rovására történő területi terjeszkedésének nyomon követése Angliában, adatgyűjtés a poloskákról Oxford környékén stb. Leslie a verebekről szóló adatokra a Lotka által az emberi demográfiára kifejlesztett módszereket alkalmazta. A második világháború alatt a központ kutatásai a silókban élő patkányok és egerek elleni védekezési módszerekre összpontosítottak.

21.1. ábra. P. H. Leslie (1900–1972)

Leslie 1945-ben publikálta leghíresebb cikkét a Galton, Pearson és Weldon által 1901-ben alapított *Biometrika* című folyóiratban. A cikk címe *A mátrixok használatáról egyes populációkra vonatkozó matematikai kérdésekben* volt. Leslie egy állatpopuláció, például egy patkánypopuláció (de akár emberi populáció is lehet) nőstényei számának növekedésére vonatkozó modellt vizsgált. A populációt $K+1$ korcsoportra osztjuk: $P_{k,n}$ az n időpontban k korú nőstények száma ($k = 0,1,\dots,K$; $n = 0,1,\dots$). Jelöljük f_k-val a k életkorúak termékenységét, pontosabban az egy nőstényre jutó leánygyermekek számát n és $n+1$ között. Ekkor K az a maximális életkor, amelyben a termékenység nem nulla ($f_K > 0$). Jelöljük s_k-val annak a valószínűségét, hogy egy k korú állat legalább $k+1$ koráig életben marad. Ekkor a populáció korstruktúráját a következő egyenletrendszer adja meg:

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

Mindegyik f_k nemnegatív szám, míg az s_k számokra teljesül a $0 < s_k < 1$ feltétel. A XIX. és a XX. század fordulójától a matematikusok az ilyen egyenletrendszereket rövidített formában írják le:[1]

$$P_{n+1} = M\,P_n\,, \tag{21.1}$$

ahol P_n az oszlopvektor $(P_{0,n},\dots,P_{K,n})$ és M az

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

négyzetes mátrix (azaz számok táblázata $K+1$ sorral és $K+1$ oszloppal). A (21.1) rendszer időfüggő viselkedésének megértéséhez Leslie egy geometriailag növekvő vagy csökkenő $P_n = r^n\,V$ megoldást keresett. Az r számnak és a V vektornak meg kell felelnie a következő feltételeknek:

$$M\,V = r\,V\,. \tag{21.2}$$

[1]Ez azt jelenti, hogy $P_{k,n+1} = M_{k,0}\,P_{0,n} + M_{k,1}\,P_{1,n} + \cdots + M_{k,K}\,P_{K,n}$ minden k-ra.

Ebben az esetben r-t az M mátrix sajátértékének, V-t pedig sajátvektorának nevezzük. Más szóval a probléma az, hogy meg kell találni azt a V koreloszlást, amely minden egyes időlépésnél megszorzódik egy r konstanssal. Lotka terminológiáját követve az ilyen eloszlásokat stabilnak nevezzük. Visszatérve a megszokottabb jelölésekhez, a (21.2) egyenlet átírható az

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

alakra. Az utolsó K egyenletből az következik, hogy

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

Ezt behelyettesítve az első egyenletbe, V_0-lal egyszerűsítve és r^K-nal megszorozva, Leslie a következő karakterisztikus egyenletet kapta:

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

Ez egy r-ben $K+1$-edfokú polinomegyenlet. Tehát $K+1$ valós vagy komplex gyöke van, jelölje ezeket $r_1, \ldots, r_{K+1}$. Továbbá Leslie észrevette (Descartes polinomokra vonatkozó előjelszabályát használva), hogy csak egy valós pozitív gyök van. Nevezzük ezt r_1-nek.

> Leslie azt is felvetette, hogy a legtöbb biológiailag realisztikus esetben (ennek feltételeit Perron és Frobenius elmélete alapján nemnegatív mátrixokra vonatkozóan pontosítani lehet) az r_1 sajátérték szigorúan nagyobb, mint az összes többi valós vagy komplex sajátérték abszolút értéke (nevezzük őket $r_2, \ldots, r_{K+1}$-nek). Emellett általában (21.3) minden gyöke különböző. Minden egyes r_i sajátértékhez találhatunk egy hozzá tartozó sajátvektort. Legyen Q az a $K+1$ méretű négyzetes mátrix, amelynek $K+1$ oszlopa tartalmazza az $r_1, \ldots, r_{K+1}$-hoz tartozó sajátvektorokat; ekkor $MQ = QD$, ahol D az $[r_1, \ldots, r_{K+1}]$ diagonális mátrix. Tehát $M = QDQ^{-1}$ és $P_n = M^n P_0 = QD^n Q^{-1} P_0$. Vegyük észre, hogy D^n az $[(r_1)^n, \ldots, (r_{K+1})^n]$ diagonális mátrix, és hogy
>
> $$D^n / r_1^n \longrightarrow \mathscr{D} = [1, 0, \ldots, 0],$$
>
> ha $n \to +\infty$, mert $r_1 > |r_i|$, ha $i \neq 1$. Ezért $P_n / (r_1)^n$ konvergál $Q \mathscr{D} Q^{-1} P_0$-hoz.

A P_n korstruktúravektor minden egyes komponense úgy növekszik vagy csökken, mint $(r_1)^n$. Ha $r_1 > 1$, akkor a népesség exponenciálisan növekszik, ha $r_1 < 1$, akkor exponenciálisan csökken. A (21.3) egyenletből könnyen megmutathatjuk, hogy az $r_1 > 1$ feltétel akkor és csak akkor teljesül, ha az

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

képlettel megadott $\mathscr{R}_0$ paraméter szigorúan nagyobb, mint 1. Vegyük észre, hogy $s_0 s_1 \cdots s_{k-1}$ a legalább k életkorig való életben maradás valószínűsége. Tehát az $\mathscr{R}_0$ paraméter az egy nősténytől az élete során született nőstény utódok átlagos száma, és analóg a (10.2), (12.2) és (16.9) képletekkel. A jelen modell Lotka munkájának egyfajta diszkrét idejű megfelelője (lásd a 10. fejezetet) és Euler munkájának (lásd a 3. fejezetet) korfüggő termékenységeket is tartalmazó általánosítása.

Leslie a módszerét egy amerikai kollégája által publikált, a vándorpatkány termékenységi és túlélési együtthatóira vonatkozó f_k és s_k adatokkal illusztrálta. Néhány, az adatokat észszerű módon kiegészítendő végrehajtott statisztikai műveletet követően az $\mathscr{R}_0 \approx 26$ értéket kapta.

A populációdinamikai problémák Leslie-féle mátrixos megfogalmazását ma már sok biológus használja. A számításokat nagyban leegyszerűsítik a modern számítógépek és a tudományos szoftverek, amelyek képesek bármely mátrix sajátértékeit és sajátvektorait kiszámítani. Könnyen kiszámítható mind az $\mathscr{R}_0$ paraméter, mind az r_1 növekedési ráta.

A második világháború után Leslie más állatfajok – madarak, bogarak stb. – növekedési ütemének kiszámítására is alkalmazta módszerét. Dolgozott továbbá sztochasztikus modelleken, a fajok közötti versengés modelljein és a fogási-visszafogási adatok elemzésén. 1967-ben vonult nyugdíjba. Ugyanebben az évben, miután Charles Elton is nyugdíjba vonult, az Állatpopulációs Hivatal mint önálló kutatóközpont megszűnt, és az Oxfordi Egyetem Állattani Tanszékének részévé vált. Leslie 1972-ben halt meg.

További olvasnivalók

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)

22. fejezet

Perkoláció és járványok (1957)

1957-ben Hammersley és Broadbent egy „folyadék” terjedését vizsgálta egy végtelen szabályos négyzet alakú hálózatban, ahol két szomszédos csomópont adott valószínűséggel kapcsolódik egymáshoz. A lehetséges példák között említették egy járvány terjedését egy gyümölcsösben. Megmutatták, hogy van olyan kritikus valószínűség, amely alatt nem fordulhat elő nagy járvány, és amely felett pozitív valószínűséggel fordulnak elő nagy járványok. Cikkük a perkolációelmélet kiindulópontja volt.

John Michael Hammersley 1920-ban született Skóciában, ahol apja egy amerikai acélipari vállalatnál dolgozott. Tanulmányait a Cambridge-i Egyetem *Emmanuel College*-ában kezdte, de 1940-ben be kellett vonulnia a hadseregbe. Tüzérségi számítások fejlesztésén dolgozott. Miután 1948-ban befejezte tanulmányait, az Oxfordi Egyetemen lett asszisztens a kísérletek tervezésével és elemzésével foglalkozó csoportban. 1955-ben csatlakozott az Oxford melletti Harwellben működő Atomenergiai Kutatóintézethez.

22.1. ábra.
Hammersley (1920–2004)

Simon Ralph Broadbent 1928-ban született. Cambridge-ben mérnöki tanulmányokat folytatott, majd az oxfordi *Magdalen College*-ban matematikát tanult (ahol verseket is írt), és a londoni *Imperial College*-ban kezdte meg a statisztikai doktori tanulmányait az egyenletes szórástól való eltérés tesztjeiről. Doktori tanulmányai alatt támogatást kapott a Brit Szénhasznosítási Kutatási Társaságtól, hogy olyan statisztikai problémákat vizsgáljon, amelyek a széntermeléssel kapcsolatosak lehetnek.

1954-ben a londoni Királyi Statisztikai Társaságban az Atomenergiai Kutatóintézet által szponzorált, Monte Carlo-módszerekkel foglalkozó szimpóziumot tartottak. Ezek a módszerek, amelyeket az 1940-es években Neumann János, Stanisław Ulam és Nicholas Metropolis fejlesztett ki a Los Alamos Laboratóriumban, sztochasztikus számítógépes szimulációkat használnak ismeretlen matematikai mennyiségek becslésére. Hammersley a londoni szimpóziumon bemutatott egy tanulmányt, amelyet egy harwelli kollégájával, Mortonnal közösen készített. A dolgozatot a *Journal of the Royal Statistical Society* című folyóiratban is közzétették. A szimpóziumon tartott előadást követő beszélgetés során Broadbent egy érdekes problémát említett, amelyet valamilyen Monte Carlo-módszerrel lehetne vizsgálni: adott egy szabályos pórushálózat két vagy három dimenzióban, úgy, hogy két szomszédos pórus p valószínűséggel kapcsolódik egymáshoz, a hálózat mekkora részét töltené ki egy gáz, ha az egyik ilyen póruson keresztül vezetnénk be? Broadbent tulajdonképpen a szénbányászok gázálarcainak tervezésénél gondolkodott, és különösen a működésükhöz szükséges pórusok méretén.

Hammersley ezután Broadbenttel együtt kezdett el dolgozni ezen a gázálarcproblémán. Rájöttek, hogy ez csak prototípusa egy olyan problémacsaládnak, amelyet még nem tanulmányoztak: egy „folyadék” (a jelentés a kontextustól függ) determinisztikus terjedése egy véletlenszerű közegben. Hammersley ezt „perkolációnak” nevezte el, a kávéskannában történő folyamatok analógiájára. Az Atomenergiai Kutatóintéztben Hammersley hozzáférhetett korának leghatékonyabb számítógépeihez is, hogy a Monte Carlo-módszereket tesztelje a perkolációs problémákon.

1957-ben Broadbent és Hammersley végül közzétette az első cikket a perkoláció matematikai elméletéről. Az általuk vizsgált példák közül az egyik egy populációdinamikai modell volt, nevezetesen egy járvány terjedése egy gyümölcsösben. Feltették, hogy egy nagyon nagy gyümölcsöskert fái egy négyzet alakú hálózat csomópontjaiban helyezkednek el. Egy adott fertőzött fa négy legközelebbi fája mindegyike p valószínűséggel szintén fertőzött. A kérdés az, hogy nagyszámú fa fertőződik-e meg, vagy a járvány lokalizált marad. Ez természetesen a p valószínűségtől függ, ami viszont a fákat elválasztó távolsággal, azaz a hálózat csomópontjainak távolságával függ össze.

Broadbent és Hammersley azt a határesetet vizsgálta, amikor a gyümölcsös végtelen, és az egész síkot lefedi, és csak egy fertőzött fa van az elején. Legyen $f(p)$ annak a valószínűsége, hogy végtelen számú fa fertőződik ebből a forrásból. Azt várjuk, hogy $f(p)$ a p növekvő függvénye, $f(0) = 0$ és $f(1) = 1$ értékkel. A fő eredményük az volt, hogy van egy olyan p^* kritikus valószínűség, $0 < p^* < 1$, amelyre:

- ha $p < p^*$, akkor $f(p) = 0$, tehát csak véges számú fa fertőzött;
- ha $p > p^*$, akkor $f(p) > 0$ és végtelen számú fa lehet fertőzött.

A bizonyítás a fertőzés forrásától kiinduló síkban a különböző „önkikerülő séták" számával való összehasonlítással történik. Ezek a séták egy bizonyos számú szomszédos fán haladnak keresztül (emlékezzünk arra, hogy minden fának négy szomszédja van) anélkül, hogy bármelyik fát többször meglátogatnák. Egy n lépcsős önkerülő séta egy p^n valószínűségű fertőzési útvonal, mivel a fertőzés minden meglátogatott fáról a következőre p valószínűséggel terjedhet át. Legyen $q(j,n)$ annak a valószínűsége, hogy az összes n lépcsős önkikerülő séta között pontosan j olyan séta van, amely fertőzési útvonal. Ha végtelen számú fertőzött fa van, akkor minden n egész számra létezik legalább egy n lépcsős önkikerülő séta, amely fertőzési útvonal. Tehát

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

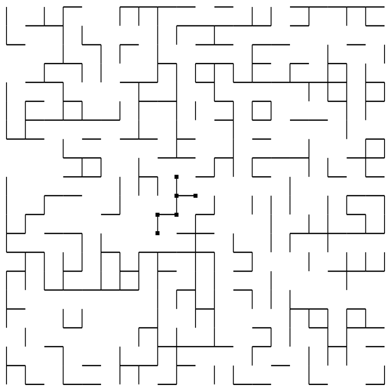
minden n esetén. De $\sum_{j=1}^{+\infty} j\, q(j,n)$ azoknak az n lépcsős önkerülő sétáknak a várható száma, amelyek fertőzési útvonalak. Ez a szám egyenlő $p^n\, s(n)$-nel, ahol $s(n)$ az n lépcsős önkerülő séták teljes száma. Hammersley egy kísérő tanulmányban megmutathatta, hogy $s(n)$ úgy növekszik, mint $e^{\kappa n}$, ahogy $n \to +\infty$, ahol κ-t összekötő konstansnak hívják. Ha $p < e^{-\kappa}$, akkor $p^n s(n)$ 0-hoz tart, amint $n \to +\infty$ és $f(p) = 0$. Tehát $p^* \geqslant e^{-\kappa} > 0$.

A gyakorlatban ezért jobb, ha a fák nem állnak túl közel egymáshoz, hogy járvány esetén a p értéket p^* alatt tartsuk. De minél közelebb vannak a fák, annál nagyobb a hektáronkénti termelés. Kompromisszumot kell találni.

Ahogy Broadbent és Hammersley észrevették, bizonyos hasonlóság van a perkolációs folyamatokban a kritikus valószínűség létezése és az elágazási folyamatokban a küszöbérték létezése között (lásd a 7. fejezetet).

Megpróbálhatjuk numerikusan megbecsülni a p^* kritikus valószínűséget. Ehhez rögzítsünk egy értéket p-nek, és közelítsük a végtelen hálózatot egy $N \times N$ méretű véges négyzetrácsos hálózattal, ahol N elég nagy. Tegyük fel, hogy például a hálózat közepén lévő fa fertőzött. Számítógéppel véletlenszerűen kiválaszthatjuk, hogy mely fák fertőzhetnek meg más fákat. A 22.2. ábra és a 22.3. ábra a véletlenszerűen kiválasztott fertőzési utakat mutatja be élek segítségével, mint egy gráfban. A 22.2. ábrán p kisebb, mint p^*. A 22.3. ábrán

p nagyobb, mint p^*. Könnyen meghatározhatjuk, hogy mely fák fertőzhetők, nevezetesen azok, amelyeket a középen lévő fertőzött fától kiinduló élekből álló útvonalon érhetünk el. Ezeket az ábrákon kis fekete négyzetek jelölik.

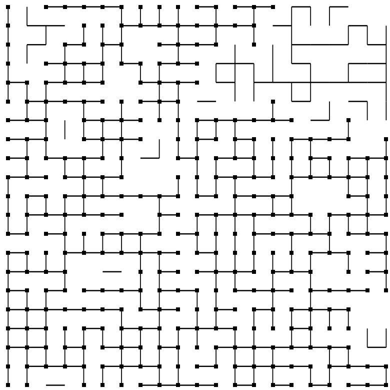


22.2. ábra.
Perkoláció $p = 0{,}4$ esetén.

Ezután ellenőrizni lehet, hogy a járvány elérte-e legalább az $N \times N$-es hálózat határát. Ha ez így van, és ha N elég nagy, akkor úgy tekinthetjük, hogy a fertőzött fák száma „majdnem végtelen”. Ha sokszor megismételjük ezt a fajta szimulációt, megtalálhatjuk annak a valószínűségnek a közelítő értékét, hogy $f(p)$ a fertőzött fák száma végtelen (ez a Monte Carlo-módszer). Végül, ha p értékét 0 és 1 között változtatjuk, közelítő értéket kaphatunk a p^* küszöbértékre, amely a legkisebb olyan érték, hogy $f(p) > 0$, ha $p > p^*$.

Broadbent és Hammersley cikke csak a p^* küszöbérték létezésének bizonyítását tartalmazta. A következő években Hammersley továbbfejlesztette a perkoláció matematikai elméletét, míg Broadbent más témák felé fordult. Az 1970-es években a számítógépek fejlődésével könnyebbé vált a fent leírt szimulációk futtatása (22.4. ábra). Ekkor feltételezték, hogy $p^* = 1/2$. Ezt az eredményt végül 1980-ban Harry Kesten, a Cornell Egyetem munkatársa bizonyította be.

Hammersley 1959 és 1969 között az Oxfordi Egyetem Közgazdasági és Statisztikai Intézetének munkatársa volt. A *Trinity College* ösztöndíjasa lett. 1964-ben David Handscomb-mal közösen publikálta a *Monte Carlo módszerek* című könyvet. 1976-ban a *Royal Society* tagjává választották. 1987-ben nyugdíjba vonult, de továbbra is látogatta az Oxfordi Ipari és Alkalmazott Matematikai Központot. 2004-ben halt meg.

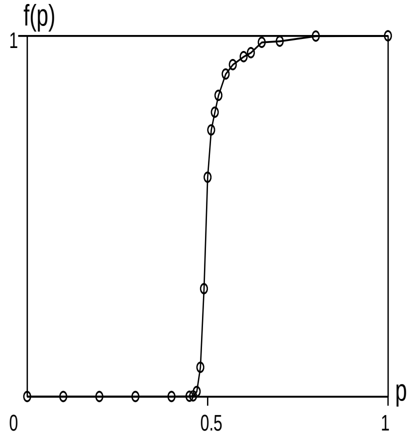


22.3. ábra.
Perkoláció $p = 0{,}55$ esetén.

Broadbent 1957-ben doktorált az *Imperial College*-ban. Egy ipari vállalatnál, a *United Glass Bottle Manufacturers*-nél talált munkát. Az iparban eltöltött tíz év után egy hírügynökségnél, a *London Press Exchange*-nél kezdett dolgozni, amely tudományos olvasottsági tanulmányokat készített. Az ügynökséget 1969-ben megvásárolta a *Leo Burnett* amerikai reklámcég. Broadbent azon dolgozott, hogyan lehet mérni a reklámok hatékonyságát, és több könyvet is publikált ebben a témában: *Reklámpénzek elköltése* (1975), *Reklámköltségvetés* (1989), *Felelősségteljes reklám* (1997) és *Mikor kell hirdetni* (1999). 1980-ban közreműködött a Reklámhatékonysági Díj elindításában. Több évet töltött a *Leo Burnett* chicagói központjában márkagazdaságtani igazgatóként. Emellett saját tanácsadó cégét, a *BrandCon Limited*-et is vezette. 2002-ben halt meg.

További olvasnivalók

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 ad-



22.4. ábra. Végtelen sok fa megfertőződésének $f(p)$ valószínűsége p függvényében. A görbét 1000 szimuláció futtatásával kaptuk egy 200×200-as hálózaton.

vertising a value. *Campaign*, 26 April 2002. campaignlive.co.uk/news/143366/

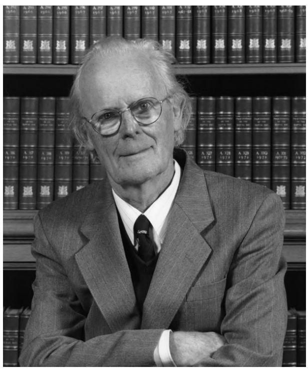
5. Hammersley, J. M.: Percolation processes II: The connective constant. *Proc. Camb. Philos. Soc.* 53, 642–645 (1957)
6. Hammersley, J. M.: Percolation processes: lower bounds for the critical probability. *Ann. Math. Stat.* 28, 790–795 (1957)
7. Hammersley, J. M.: Origins of percolation theory. In: Deutscher, G. Zallen, R., Adler, J. (eds.) *Percolation Structures and Processes*, 47–57. Israel (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)

23. fejezet

Játékelmélet és evolúció (1973)

1973-ban Maynard Smith és Price publikált egy cikket, amelyben azt elemezték, hogy az állatok miért kerülik a legveszélyesebb fegyvereik használatát a fajon belüli konfliktusokban. Modelljük a játékelméletet használta, és egyike volt azoknak, amelyek elindították e matematikai elmélet evolúciós problémákra való alkalmazását.

John Maynard Smith 1920-ban született Londonban. Apja, aki sebész volt, nyolcéves korában meghalt. Maynard Smith az *Eton College*-ban tanult, majd a Cambridge-i Egyetem *Trinity College*-ában mérnöki tanulmányokat folytatott. Ezután a Nagy-Britanniai Kommunista Párt tagja lett. 1939-ben, a háború kitörésekor megpróbált önkéntesnek jelentkezni a hadseregbe, de rossz látása miatt elutasították. Befejezte mérnöki tanulmányait, és néhány évig katonai repülőgépek tervezésén dolgozott. Végül úgy döntött, hogy a biológia felé fordul, és a londoni *University College*-ban genetikai tanulmányokat folytatott Haldane felügyelete mellett. A zoológia előadója lett 1952-ben. Az 1956-os magyarországi események után kilépett a kommunista pártból. Első könyve *Az evolúció elmélete* címmel 1958-ban jelent meg. 1965-ben az újonnan alapított Sussexi Egyetem biológiaprofesszora lett. Ezután két további könyvet publikált: *Matematikai eszmék a biológiában* (1968) és *Az evolúcióról* (1972).



23.1. ábra.
Maynard Smith (1920–2004)

George R. Price 1922-ben született az Egyesült Államokban. A Chicagói Egyetemen tanult kémiát, és 1946-ban doktorált, miután a Manhattan Projectben, az atombomba megalkotásában dolgozott. 1950-ben a Minnesotai Egyetemen orvostudományi tudományos munkatárs lett. Később független újságíróként dolgozott különböző magazinoknál, mielőtt visszatért volna az IBM-nél végzett kutatói munkájához. 1967-ben, miután pajzsmirigyrákkal kezelték, Angliában telepedett le, és egy teljesen más téma, az evolúcióbiológia tanulmányozása felé fordult. Londonban, a *University College* Galton Laboratóriumában dolgozott 1968-tól. Első tanulmánya ezen az új területen, *Szelekció és kovariancia* címmel, W. D. Hamilton segítségével jelent meg a *Nature* 1970-es számában, és tartalmazta a ma Price-egyenletnek nevezett összefüggést.

Price egy másik cikket is benyújtott a *Nature*-höz, ezúttal az állati konfliktusokról. A cikk formátuma azonban nem volt megfelelő ehhez a folyóirathoz. Ezért Maynard Smith, aki a bíráló volt, azt javasolta, hogy készítsen egy rövidebb változatot. Price elkezdett valami máson dolgozni, míg Maynard Smith saját maga kezdte el kidolgozni Price ötletét. Végül Maynard Smith és Price közös cikket publikáltak *Az állati konfliktusok logikája* címmel, amelyet a *Nature* 1973-ban közölt. A cikk érdekes módon járult hozzá a játékelmélet evolúcióbiológiai alkalmazásához. Ezt megelőzően a játékelméletet elsősorban a közgazdaságtan és a politika számára fejlesztették ki, különösen Neumann János és Oskar Morgenstern 1944-ben megjelent *Játékelmélet és gazdasági viselkedés* című könyve után. Maynard Smith és Price kiindulópontja a következő kérdés volt: hogyan lehetséges, hogy az azonos fajhoz tartozó állatok közötti konfliktusokban a rendelkezésükre álló „fegyvereket” (szarvak, karmok, méreg stb.) ritkán használják gyilkolásra? Darwin életért folytatott küzdelemről szóló elképzeléseit követve az agresszívebb állatoknak több harcot kellene megnyerniük, és több utódot kellene létrehozniuk, ami a „fegyverek” használatának fokozódásához vezetne. Vegyük észre, hogy ez a hidegháború idején történt, így a témának politikai íze is volt.

Maynard Smith és Price olyan játékok sorozatát képzelte el, amelyekben két állat versenyezhet egy erőforrásért, például egy kedvező élőhelyen lévő területért. Abban az egyszerűsített ábrázolásban, amelyet Maynard Smith 1982-ben megjelent *Az evolúció és a játékok elmélete* című könyvében használt, mindkét állat vagy a „héja stratégiát” , vagy a „galamb stratégiát” alkalmazza. A továbbiakban egyszerűen héjákról és galambokról beszélünk, de az adott fajhoz tartozó állatok által elfogadott stratégiákra gondolunk. Legyen $V > 0$ az erőforrás értéke, ami azt jelenti, hogy ha $\mathscr{R}_0$ az állat szokásos átlagos utódszáma, akkor a verseny győztesének átlagosan $\mathscr{R}_0 + V$ utóda van.

Ha egy héja találkozik egy másik héjával, harcolnak az erőforrásért: a győztes megkapja a V értékű erőforrást, a vesztesnek $C > 0$ „költséget” kell fizetnie. Mindkét héja 1/2 valószínűséggel nyeri meg a versenyt, és ugyanannyi a valószínűsége, hogy veszít. A két héja közötti küzdelem várható nyereménye tehát $\frac{1}{2}(V-C)$ a két versenyző számára. Ha azonban egy héja találkozik egy galambbal, akkor a héja megkapja a V erőforrást, a galamb harc nélkül elmenekül, és a költség 0. Végül, ha két galamb találkozik, akkor az egyik megkapja a V erőforrást, a másik pedig harc nélkül és költség nélkül elmenekül. Mindkét galambnak ugyanakkora, 1/2 nagyságú valószínűsége van a győzelemre, tehát a két galamb találkozásakor a várható nyeremény $V/2$. A kifizetések a 23.1. táblázatban foglaltak szerint foglalhatók össze.

23.1. táblázat. A héja–galamb játék várható kifizetései.

	egy héja	egy galamb
egy héja kifizetése, ha ellenfele...	$\frac{1}{2}(V-C)$	V
egy galamb kifizetése, ha ellenfele...	0	$V/2$

Általánosabban, elképzelhetünk olyan egyének közötti küzdelmet, akik két stratégia egyikét alkalmazhatják, nevezzük ezeket 1-nek és 2-nek, a várható kifizetések $(G_{i,j})_{1\leqslant i,j\leqslant 2}$ mátrixával. A fenti példában a héják az 1-es, a galambok a 2-es stratégiát követik,

$$G_{1,1} = \frac{1}{2}(V-C), \quad G_{1,2} = V, \quad G_{2,1} = 0 \quad \text{és} \quad G_{2,2} = V/2.$$

Az eredeti, 1973-as cikkben Maynard Smith és Price valójában már több mint két lehetséges stratégiát tesztelt számítógépes szimulációkkal (ezeket „héjá”-nak, „egér”-nek, „zsarnok”-nak, „megtorló”-nak és „próbálkozó-megtorló”-nak nevezték).

Képzeljünk el egy nagy, azonos fajhoz tartozó állatpopulációt, amelyben az n-edik generációban x_n arányban vannak héják és $1-x_n$ arányban galambok. A héják átlagos utódszáma az n-edik nemzedékben

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

Hasonlóképpen, a galambok átlagos utódszáma

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

Az utódok átlagos száma a teljes populációban tehát

$$R(n) = x_n\, R_1(n) + (1-x_n)\, R_2(n)\,.$$

Az ivaros szaporodásból adódó esetleges finomságokat figyelmen kívül hagyva azt látjuk, hogy a héják aránya a következő nemzedékben

$$x_{n+1} = x_n R_1(n)/R(n)\,. \tag{23.3}$$

Tehát $x_{n+1} > x_n$, ha $R_1(n) > R(n)$ és $x_{n+1} < x_n$, ha $R_1(n) < R(n)$. Három lehetséges egyensúlyi helyzet van: $x = 0$, $x = 1$ és

$$x^* = \frac{G_{1,2} - G_{2,2}}{G_{2,1} - G_{1,1} + G_{1,2} - G_{2,2}},$$

feltéve, hogy $0 < x^* < 1$. A héja–galamb játékban

$$x^* = V/C < 1,$$

feltéve, hogy $V < C$.

> Valóban, $x = 0$ nyilvánvalóan a (23.3) egyensúlyi helyzete. Ha $x \neq 0$ egy másik egyensúlyi helyzet, akkor
>
> $$R_1 = R = xR_1 + (1-x)R_2.$$
>
> Tehát vagy $x = 1$ vagy $R_1 = R_2$. Ez utóbbi lehetőség ekvivalens azzal, hogy
>
> $$x\,G_{1,1} + (1-x)\,G_{1,2} = x\,G_{2,1} + (1-x)\,G_{2,2},$$
>
> ami az x^* egyensúlyi helyzetet adja.

Az $x = 1$ egyensúlyi helyzet olyan populációnak felel meg, amelyben az egyének 100%-a az 1. stratégiát követi. Ez az egyensúlyi helyzet akkor stabil, ha nem tud betörni a 2. stratégiát követő néhány egyed. A (23.3)-ból láthatjuk, hogy ez a feltétel ekvivalens azzal, hogy $R_1(n) > R(n)$ minden x_n-hez eléggé közel 1. Mivel $R(n) = x_n R_1(n) + (1-x_n)R_2(n)$, a feltétel $R_1(n) > R_2(n)$ lesz minden x_n-hez eléggé közel 1-re. A R_1 és R_2 (23.1)–(23.2) kifejezéseit vizsgálva arra a következtetésre jutunk, hogy $x = 1$ akkor és csak akkor stabil, ha a következő két feltétel egyike teljesül:

- $G_{1,1} > G_{2,1}$;
- $G_{1,1} = G_{2,1}$ és $G_{1,2} > G_{2,2}$.

Ha így van, akkor az 1. stratégiát evolúciósan stabil stratégiának nevezzük[1]. A héja–galamb játékban a $G_{1,2} > G_{2,2}$ feltétel mindig igaz. Tehát a héja stratégia akkor és csak akkor evolúciósan stabil, ha $G_{1,1} \geqslant G_{2,1}$, azaz $V \geqslant C$.

[1] Pontosabban, az $x = 1$ egyensúlyi helyzet evolúciósan stabil állapot. Az állapot és a stratégia közötti különbségtétel akkor fontos, ha kettőnél több stratégia létezik.

Az $x = 0$ egyensúlyi helyzet olyan populációnak felel meg, amelyben minden egyed a 2. stratégiát követi. Ez a helyzet szimmetrikus az előzőhöz képest, ha felcseréljük az 1. és 2. indexet. A héja–galamb játékban $G_{1,2} = V > G_{2,2} = V/2$, így az $x = 0$ egyensúlyi helyzet mindig instabil. Ha kis számú héját vezetnénk be egy galambpopulációba, az a héják fokozatos inváziójához vezetne.

Hasonlóképpen megmutatható, hogy a harmadik egyensúlyi helyzet, x^*, feltéve, hogy $0 < x^* < 1$, mindig stabil. A héja–galamb játékban $x^* = V/C$ megfelel egy vegyes populációnak, amelyben héják és galambok is vannak.

Összefoglalva, a héja–galamb játékban két eset van. Ha $V \geqslant C$, azaz ha az erőforrás értéke nagyobb, mint a lehetséges költség, akkor a populáció olyan egyensúlyi helyzetbe kerül ahol héják vannak, de galambok nincsenek, függetlenül az $x(0)$ kezdeti állapottól, ahol $0 < x(0) < 1$. A héja stratégia ekkor evolúciósan stabil stratégia. Ha ezzel szemben $V < C$, akkor a populáció vegyes egyensúlyi helyzetbe kerül, ahol a héják aránya x^*, a galambok aránya pedig $1 - x^*$. A modell tehát magyarázatot ad arra, hogy miért maradhatnak életben a kevésbé agresszív viselkedésű egyedek, ha $V < C$. Az $x^* = V/C$ képlet továbbá azt mutatja, hogy minél magasabb a vesztesek C költsége, annál kisebb x^*, a héják aránya a populációban. Ezért a legveszélyesebb „fegyverekkel” rendelkező fajok ritkán használják azokat fajon belüli harcokra: inkább a sérüléseket nem okozó rituális harcokat részesítik előnyben, ahol a versengő állatok megpróbálják lenyűgözni egymást, de kerülik a valódi, sérüléseket okozó harcokat.

Maynard Smith és Price eredeti, 1973-as cikke az evolúciósan stabil stratégia fogalmát tárgyalta, és főként állatok versengésének számítógépes szimulációit használta, rögzítve a különböző stratégiák kifizetéseit. A (23.3)-hoz hasonló dinamikus egyenleteket használó megközelítést valamivel később fejlesztették ki, elsősorban Taylor és Jonker. Azóta számos szerző alkalmazta a játékelméleti gondolatokat az evolúcióbiológia kérdéseire, vagy fordítva, dinamikus evolúciós megközelítéseket alkalmaztak a játékelmélet klasszikusabb problémáira. Az állati konfliktusokkal kapcsolatos kérdések mellett említhetjük például a szülői befektetés vagy a nemek arányának (a hímek és nőstények száma közötti arány a születéskor) problémáit, ez utóbbit már Carl Düsing 1884-ben és Ronald Fisher 1930-ban megjelent *A természetes kiválasztás genetikai elmélete* című könyvében tanulmányozta. Néhány más modell a „fogolydilemma” vagy a „kő-papír-olló” játék dinamikus aspektusaira összpontosít. Arra is rájöttek, hogy az evolúciósan stabil stratégia fogalma szorosan kapcsolódik a játékelméletben a Nash-egyensúly fogalmához.

Price, aki korábban meggyőződéses ateista volt, 1970-ben misztikus élményben részesült, és keresztény hitre tért. 1974-ben felhagyott a kutatással, mert úgy érezte, hogy „az a fajta elméleti matematikai genetika, amellyel foglalkozott, nem igazán releváns az emberi problémák szempontjából”. Minden tulajdonát hajléktalanoknak adta, és néhány hónappal később öngyilkos lett.

Maynard Smith ezzel szemben folytatta ezt a gondolatmenetet, és 1977-ben a *Royal Society* tagjává választották. Számos könyvet publikált: Az ökológia modelljei (1974), *A szex evolúciója* (1978), *Az evolúció és a játékok elmélete* (1982), *A biológia problémái* (1986), *Darwinnak igaza volt?* (1988) és *Evolúciós genetika* (1989). Szathmáry Eörssel együttműködve publikálta a *Az evolúció főbb átmenetei* (1995) és *Az élet eredete: Az élet születésétől a nyelv eredetéig* (1999). 1985-ben vonult nyugdíjba. 1999-ben megkapta a Svéd Királyi Tudományos Akadémia Crafoord-díját a biotudományok terén az „alapvető hozzájárulásáért az evolúciós biológia koncepcionális fejlődéséhez”. 2003-ban D. Harperrel együttműködve publikálta az *Állati jelek* című könyvet. 2004-ben halt meg Sussexben.

További olvasnivalók

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

24. fejezet

Kaotikus populációk (1974)

1974-ben Robert May, a fizikusból lett ausztrál ökológus a diszkrét idejű logisztikus egyenletet tanulmányozta, populációdinamikai modellként. Észrevette, hogy váratlan bifurkációk fordulnak elő, és hogy az aszimptotikus viselkedés akár kaotikus is lehet. A hosszú távú előrejelzés tehát még egy egyszerű determinisztikus modell esetén is lehetetlen lehet. May cikke egyike volt azoknak, amelyek elindították a „káoszelméletet”.

Robert McCredie May 1936-ban született Ausztráliában. Miután elméleti fizikát tanult, és 1959-ben a Sydney-i Egyetemen doktorált, két évet töltött a Harvard Egyetem alkalmazott matematika tanszékén. Ausztráliába visszatérve az elméleti fizika professzora lett. 1971-ben, amikor a princetoni *Institute for Advanced Study* intézetbe látogatott, kutatási témát váltott, és állati populációk dinamikájával kezdett foglalkozni. 1973-ban a zoológia professzora lett Princetonban. Ugyanebben az évben jelent meg könyve *Stabilitás és komplexitás modell-ökoszisztémákban* címmel.

24.1. ábra.
Robert M. May (1936–2020)

1974-ben May a *Science* folyóiratban publikált egy cikket *Biológiai populációk nem átfedő generációkkal: stabil pontok, stabil ciklusok és káosz* címmel, amelyben megmutatta, hogy nagyon egyszerű matematikai populációdinamikai modellek is kaotikusan viselkedhetnek.

Ahhoz, hogy megértsük ennek a problémának az eredetét, körülbelül tíz évet kell visszamennünk az időben. 1963-ban Edward Lorenz, a *Massachusetts Institute of Technology* (M.I.T.) amerikai meteorológusa a számítógépén végzett numerikus szimulációk során észrevette, hogy a légkör mindössze három differenciálegyenletet tartalmazó egyszerűsített modellje igen meglepő módon viselkedhet: a kezdeti feltételek apró módosítása teljesen megváltoztathatja a szimuláció végeredményét, és így a meteorológiai előrejelzéseket is. Henri Poincaré matematikus, miután a bolygók naprendszerbeli mozgásával foglalkozott, valójában már a 20. század elején, jóval a számítógépes korszak előtt elgondolkodott ezen a lehetőségen. Az 1970-es évek elején azonban csak néhány kutató volt, aki közelebbről kezdte megvizsgálni ezt a különös tulajdonságot. A Marylandi Egyetemen James Yorke Lorenz munkáján gondolkodott, és bevezette a „káosz" kifejezést ebben az összefüggésben. A tanítványával, Tien-Yien Livel közösen írt cikke *A 3-periodikus ciklusból következik a káosz* címmel 1975-ben jelent meg[1].

A maga részéről May a

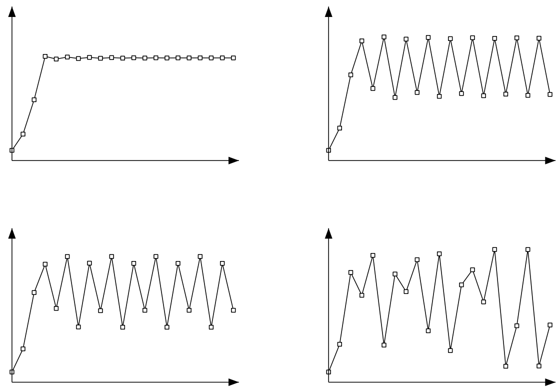
$$p_{n+1} = p_n + a\,p_n(1 - p_n/K), \tag{24.1}$$

modellt vizsgálta, ahol a és K pozitív paraméterek, p_n pedig az állatpopuláció méretét jelöli az n-edik évben. Ha p_n kicsi a K eltartóképességhez képest, a dinamika közel áll a geometriai növekedéshez: $p_{n+1} \approx (1+a)\,p_n$. A teljes egyenlet a Verhulst által bevezetett logisztikus egyenlet egyfajta diszkrét idejű analógja (lásd a 6. fejezetet). Ez utóbbival ellentétben azonban May megmutatta, hogy a diszkrét idejű egyenlet sokkal meglepőbb viselkedést mutathat, ami könnyen megfigyelhető egy egyszerű, összeadást és szorzást végző zsebszámológéppel (24.2. ábra). Maynard Smith már 1968-ban megjelent *Matematikai ötletek a biológiában* című könyvében is foglalkozott a (24.1) egyenlettel. De annak ellenére, hogy több számértéket is kipróbált a-ra, nem jött rá, hogy valami különleges van az egyenletben.

A 24.2. ábra, amely hasonló a May 1974-es cikkében szereplőhöz, azt mutatja, hogy a p_n populáció $0 < a < 2$ esetén konvergál az egyensúlyi helyzethez. Ha $2 < a \leqslant 2{,}449$ (a 2,449-es felső korlát csak közelítés), akkor a p_n populáció egy 2 periódusú ciklushoz tart. Ha $2{,}450 \leqslant a \leqslant 2{,}544$, akkor a p_n populáció egy 4 periódusú ciklushoz tart. Ha $2{,}545 \leqslant a \leqslant 2{,}564$, akkor p_n egy 8 periódusú ciklushoz tart, stb. Az a paraméter azon intervallumai, amelyek esetén a p_n egy 2^n periódusú ciklushoz tart, az n növekedésével egyre kisebbek lesznek, és soha nem haladják meg a 2,570-et. Ha $a \geqslant 2{,}570$, akkor a p_n „kaotikusan" viselkedhet.

1976-ban May áttekintést írt a problémáról, amely a *Nature* folyóiratban jelent meg *Egyszerű matematikai modellek nagyon bonyolult dinamikával*

[1] Figyelemre méltó, hogy O. M. Sarkovszkij egy általánosabb eredményt bizonyított 1964-ben, de cikke, mely egy ukrán matematikai folyóiratban jelent meg, nem vált ismertté.



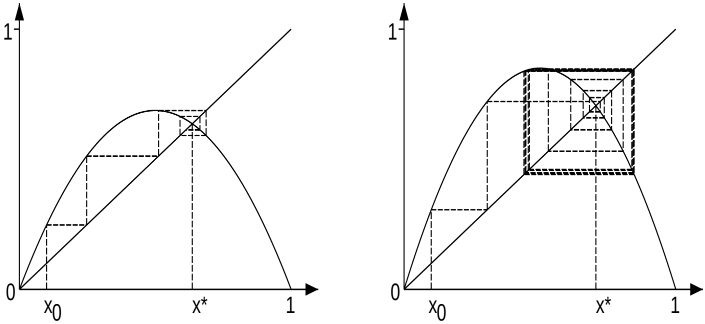
24.2. ábra. Az összes ábrán: n a vízszintes tengelyen, p_n a függőleges tengelyen és $p_0 = K/10$. Az egyenesek az (n, p_n) koordinátájú pontok összekötésével jönnek létre. Balra fent: $0 < a < 2$ (egyensúlyi helyzet). Jobbra fent: $2 < a \leqslant 2{,}449$ (2 periódusú ciklus). Balra lent: $2{,}450 \leqslant a \leqslant 2{,}544$ (4 periódusú ciklus). Jobbra lent: $2{,}570 \leqslant a \leqslant 3$ (esetleg káosz).

címmel. Ebben nemcsak saját, hanem más kutatók eredményeit is összegyűjtötte. Először is, ha $x_n = \frac{a p_n}{K(1+a)}$ és $r = 1 + a$ (úgy, hogy $r > 1$), akkor láthatjuk, hogy a (24.1) egyenlet a következő egyszerűbb alakra hozható:

$$x_{n+1} = r x_n (1 - x_n) . \qquad (24.2)$$

Ahhoz, hogy ez az egyenlet a populációdinamikában értelmet nyerjen, x_n-nek minden n esetén nemnegatívnak kell lennie. Feltételezzük tehát, hogy az x_0 kezdeti feltételre $0 \leqslant x_0 \leqslant 1$ teljesül, valamint $r \leqslant 4$. Ez utóbbi feltétel biztosítja, hogy a (24.2) jobb oldala 0 és 1 között maradjon. Figyelemre méltó, hogy az $r = 4$ kaotikus esetet Stanisław Ulam és Neumann János már 1947-ben véletlenszám-generátorként használta. Ha bevezetjük a $f(x) = rx(1 - x)$ függvényt, akkor a (24.2) egyenlet átírható $x_{n+1} = f(x_n)$ alakra, és az egyensúlyi helyzetek az $x = f(x)$ egyenlet megoldásai. Grafikusan ezek az $y = f(x)$ és $y = x$ görbék metszéspontjai (24.3. ábra). Vegyük észre, hogy $x = 0$ mindig egyensúlyi helyzet. Mivel $r > 1$, van egy másik olyan $x^* > 0$ egyensúlyi helyzet is, amelyre $x^* = rx^* (1 - x^*)$, azaz $x^* = 1 - 1/r$.

Mivel $r > 1$, az $x = 0$ egyensúlyi helyzet instabil. Valóban, ha x_n közel van 0-hoz, akkor $x_{n+1} \approx r x_n$. Tehát x_n távolodik 0-tól. Ami az x^* egyensúlyi helyzetet illeti, az csak $1 < r < 3$ esetén lokálisan stabil.



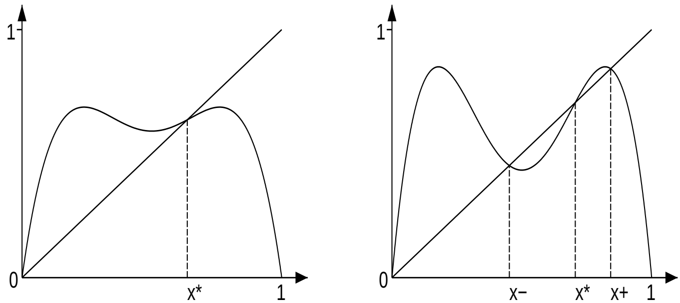
24.3. ábra. Az $y = f(x) = rx(1-x)$ függvény, az $y = x$ egyenes, az x^* egyensúlyi helyzet és az $x_{n+1} = f(x_n)$ által meghatározott sorozat. Balra: $r = 2{,}75$, a sorozat x^*-hoz tart. Jobbra: $r = 3{,}4$, az egyensúlyi helyzet x^* instabil, és a sorozat egy 2 periódusú ciklushoz tart.

Valóban, legyen $y_n = x_n - x^*$. Ekkor (24.2) ekvivalens az $y_{n+1} = (2 - r - ry_n)y_n$ egyenlettel. Ha x_n közel van x^*-hoz, akkor y_n közel van 0-hoz és $y_{n+1} \approx (2-r)y_n$. Ha azonban $y_{n+1} = ky_n$, akkor $y_n = k^n y_0$, tehát y_n akkor és csak akkor tart 0-hoz $n \to +\infty$ esetén, ha $-1 < k < 1$. Itt az x^* egyensúlyi helyzet akkor és csak akkor lokálisan stabil, ha $-1 < 2-r < 1$, azaz $1 < r < 3$.

Ha $1 < r < 3$, akkor megmutathatjuk, hogy minden $0 < x_0 < 1$ kezdeti feltétel esetén az x_n sorozat valóban x^*-hoz tart (24.3.a ábra). De mi történik, ha $3 < r \leqslant 4$? A kérdés megválaszolásához először is vegyük észre, hogy $x_{n+2} = f(x_{n+1}) = f(f(x_n))$. Vezessük be az $f_2(x) = f(f(x)) = r^2x(1-x)[1 - rx(1-x)]$ függvényt és tekintsük az $x = f_2(x)$ egyenlet megoldásait, amelyeket az $f_2(x)$ függvény fixpontjainak nevezünk. Grafikusan ezek az $y = f_2(x)$ és $y = x$ görbék metszéspontjai (24.4. ábra).

Ha $x = f(x)$, akkor $x = f(f(x)) = f_2(x)$. Tehát $x = 0$ és $x = x^*$ is fixpontjai az $f_2(x)$ függvénynek. Ha azonban $r > 3$, akkor az $f_2(x)$ függvénynek két másik fixpontja is van, x_- és x_+, úgy, hogy $f(x_-) = x_+$ és $f(x_+) = x_-$.

Valóban, észrevehetjük, hogy $f_2'(x) = f'(f(x))f'(x)$, így $f_2'(x^*) = [f'(x^*)]^2$. De $f'(x) = r(1-2x)$ és $x^* = 1 - 1/r$. Tehát $f'(x^*) = 2 - r$ és $f_2'(x^*) = (2-r)^2$. Tehát az $f_2(x)$ függvény meredeksége $x = x^*$-nál



24.4. ábra. Az $y = f_2(x) = f(f(x))$ és $y = x$ görbék és az x^* egyensúlyi helyzet. Balra: $r = 2{,}75$. Jobbra: $r = 3{,}4$ és az $x = f_2(x)$ egyenlet két másik megoldása, x_- és x_+.

olyan, hogy $f_2'(x^*) > 1$, ha $r > 3$. Mivel azonban $f_2(0) = 0$, $f_2'(0) = r^2 > 1$ és $f_2(1) = 0$, a 24.4.b ábrán látjuk, hogy a $x = f_2(x)$ egyenletnek szükségszerűen van még két másik megoldása x_- és x_+, amelyekre $0 < x_- < x^*$ és $x^* < x_+ < 1$ teljesül. Ugyanerre a következtetésre juthatunk egy másik módon is, ha megoldjuk az $x = f_2(x)$ egyenletet, amely egy negyedfokú polinomegyenlet, melynek két ismert gyöke $x = 0$ és $x = x^*$. A másik két megoldás, x_- és x_+, az

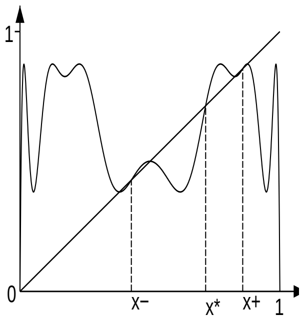
$$x^2 - \frac{1+r}{r}x + \frac{1+r}{r^2} = 0 \qquad (24.3)$$

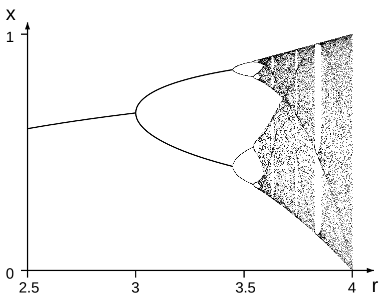
polinom gyökei. Ezek valósak, ha a diszkrimináns pozitív, azaz ha $r > 3$. Mivel $f_2(f(x_-)) = f(f(f(x_-))) = f(f_2(x_-)) = f(x_-)$, az $f(x_-)$ pont egyben az $f_2(x)$ fixpontja is. De $f(x_-) \neq x_-$, mert x_- nem fixpontja $f(x)$-nek. És $f(x_-) \neq x^*$, különben $x_- = f(f(x_-)) = f(x^*) = x^*$ lenne. Mivel $f(x_-) \neq 0$, ebből arra következtetünk, hogy $f(x_-) = x_+$. Hasonlóképpen, $f(x_+) = x_-$.

Ezért $r > 3$ esetén azt látjuk, hogy ha például $x_0 = x_-$, akkor $x_1 = x_+$, $x_2 = x_-$, $x_3 = x_+$, stb. Azt is megmutathatjuk, hogy szinte minden $0 < x_0 < 1$ kezdeti feltétel esetén az x_n sorozat az x_-, x_+, x_-, x_+ stb. 2 periódusú ciklushoz tart, amint $n \to +\infty$. (24.3b. és 24.4b. ábra). Ez a ciklus mindaddig stabil marad, amíg r az $r_1 = 1 + \sqrt{6} \approx 3{,}449$ kritikus érték alatt van, ahol $f_2'(x_-) = -1$.

Valóban, (24.3) segítségével látjuk, hogy $f_2'(x_-) = f'(f(x_-))\,f'(x_-) = f'(x_+)\,f'(x_-) = r^2\,(1-2x_+)(1-2x_-) = r^2\,[1-2(x_+ + x_-)+4x_+x_-] = r^2\left[1-2\,\dfrac{1+r}{r}+4\,\dfrac{1+r}{r^2}\right] = -r^2+2r+4$. Tehát $f_2'(x_-) = -1$, ha $-r^2+2r+5=0$ és speciálisan, ha $r = 1+\sqrt{6}$.

$r_1 < r < r_2$ esetén egy 4 periódusú ciklus válik stabillá: az $f_4(x) = f_2(f_2(x)) = f(f(f(f(x))))$ függvénynek négy új fixpontja jelenik meg (24.5.a ábra). $r_2 < r < r_3$ esetén ez egy 8 hosszúságú ciklus, stb. Az r_n számok az $r_\infty \approx 3{,}570$ határértékhez tartanak, amint $n \to +\infty$. Ha $r_\infty < r \leqslant 4$, a rendszer akár kaotikus is lehet! A 24.5.b ábra a bifurkációs diagramot mutatja[2], amely képet ad a dinamika bonyolultságáról.





24.5. ábra. (a) Az $y = f_4(x)$ görbe $r = 3{,}5$ esetén és az $y = x$ egyenes. x^*, x_+ és x_- mellett még négy fixpont van, amelyeket nem könnyű megkülönböztetni. (b) A (24.2) egyenlet bifurkációs diagramja.

R. M. May végezetül hangsúlyozta, hogy még a nagyon egyszerű dinamikus rendszerek is nagyon bonyolult viselkedést mutathatnak. Ez nem csak az $x_{n+1} = r\,x_n\,(1-x_n)$ egyenletre vonatkozik. Ugyanez a káoszhoz vezető „periódusketttőzési kaszkád” más olyan egyenleteknél is megjelenik, amelyeknél a $f(x)$ függvény „púp” alakú. Ez a helyzet például egy másik, a populációbiológiában használt egyenlet, az $x_{n+1} = x_n\,\exp(r(1-x_n))$ egyenlet esetében.

[2]Ezt a diagramot úgy kaptuk, hogy r minden adott értékére (r,x_{200}), $(r,x_{201}),\ldots,(r,x_{220})$ koordinátájú pontokat ábrázoltunk, ahol $x_{n+1} = f(x_n)$ és $x_0 = 0,1$. Ha x_n egyensúlyi állapothoz tart, akkor a diagramon csak egy pontot látunk. Ha x_n egy 2 periódusú ciklushoz tart, akkor két pontot látunk stb.

Ez a tanulmány azt sugallja, hogy nem meglepő, ha számos, populációdinamikával kapcsolatos adathalmaz nehezen elemezhető. A modell azt is megmutatja, hogy a determinisztikus és sztochasztikus modellek közötti különbségtétel nem olyan egyértelmű, mint korábban gondolták: még egy egyszerű determinisztikus modell esetében is lehetetlen hosszú távú előrejelzéseket készíteni, ha a paraméterek kaotikus tartományban vannak.

1979-ben Mayt a *Royal Society* tagjává választották. 1988-tól 1995-ig az Oxfordi Egyetem és a londoni *Imperial College* professzora volt. 1995-től 2000-ig a brit kormány tudományos főtanácsadója volt. 1996-ban „a populációk, közösségek és ökoszisztémák dinamikájának elméleti elemzésével kapcsolatos úttörő ökológiai kutatásaiért"megkapta a Crafoord-díjat. Az ökológiától a járványtan és az immunológia felé fordult, két könyvet publikált ebben a témában: *Az ember fertőző betegségei* (1991, Roy Andersonnal közösen) és *Vírusok dinamikája* (2000, Martin Nowakkal közösen). Az utóbbi könyv az immunrendszer sejtjei és a HIV (az AIDS-et okozó vírus) közötti kölcsönhatást egyfajta ragadozó-zsákmány rendszerként elemzi (lásd a 13. fejezetet). May 2000 és 2005 között a *Royal Society* elnöke volt. 1996-ban lovaggá ütötték, 2001-ben pedig élethossziglani tag lett. 2020-ban halt meg.

További olvasnivalók

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

25. fejezet

Kína egykepolitikája (1980)

1980-ban Song Jian és munkatársai, akik a légtértechnikára alkalmazott irányításelmélet szakértői voltak, kiszámították, hogy ha a születési ráta Kínában az akkori szinten marad, akkor a népesség a XXI. században meghaladja a kétmilliárdot. Eredményeik, amelyek egy korstrukturált matematikai modellen alapultak, hozzájárultak ahhoz, hogy a kormány az egygyermekes politika mellett döntött.

Song Jian[1] 1931-ben született a kínai Santung tartományban, Zsungcsengben. Az 1950-es években a Szovjetunióban tanult a moszkvai Bauman Állami Műszaki Egyetemen és a Moszkvai Állami Egyetem matematika-mechanika tanszékén. Ezután visszatért Kínába, és a Kínai Tudományos Akadémia Matematikai Intézete Kibernetikai Kutatási Hivatalának vezetője lett. Az irányításelmélet rakéták irányítására való alkalmazásának szakértője volt. Dolgozott a Hetedik Gépgyártási Minisztériumban is, amelyet később Repülésügyi Minisztériumnak neveztek át. 1978-ban az irányításelmélet és a demográfia közötti kapcsolatokkal kezdett foglalkozni.

25.1. ábra. Song Jian

Ahhoz, hogy megértsük Song Jian populációdinamikai munkájának összefüggéseit, először is meg kell fogalmaznunk, hogy mi is az „irányításelmélet”.

[1] Song a családnév. A kínai nevekben mindig ez áll az első helyen. A fejezetben szereplő kutatók neve a pinjin átírást követi, a politikusok és földrajzi nevek esetén azonban a népszerű magyar átírást követtük.

Olyan dinamikus rendszerek tanulmányozásáról van szó, amelyek viselkedése bizonyos paraméterektől függ, amelyeket az idő előrehaladtával lehet módosítani egy adott kritérium optimalizálása érdekében. Ez az elmélet különösen sokat fejlődött az USA és a Szovjetunió űrprogramjaihoz kapcsolódóan. A mérnököknek ugyanis az űrrepülőgépek pályáját kellett „szabályozniuk”, hogy a műholdakat a Föld körüli pályára juttassák. Az alkalmazások azonban nem korlátozódtak fizikai vagy mérnöki problémákra. A születésszabályozási politikát is egyfajta matematikai értelemben vett optimális szabályozási problémának tekinthetjük.

Meg kell még említeni *A növekedés határai: A Római Klubnak az emberiség nehéz helyzetéről szóló projektje számára készített jelentés* című, 1972-ben megjelent tanulmányt, amelyet a *Massachusetts Institute of Technology* (M.I.T.) egy csoportja írt. Ez a tanulmány a világ gazdasági növekedésének matematikai modelljén alapult, amely figyelembe vette a természeti erőforrásokat, a népesség nagyságát és a környezetszennyezést. A jelentés szerint a világgazdaság a nem megújuló erőforrások kimerülése, a lakosság élelmiszerhiánya és a túlzott szennyezés miatt katasztrófa felé tart. A születések önkéntes korlátozása volt az egyik megoldási javaslat. Összefoglalva, ez Malthus téziseinek egyfajta modern változata volt. A jelentés az 1970-es években nagy visszhangot kapott Nyugaton.

A népköztársaság 1949-es megalapítása óta a kínai születési ráta nagyon magas volt, kivéve a katasztrofális „Nagy ugrás” idején. Az 1970-es évek közepén Kína lassan kilábalt a kulturális forradalomból. A családtervezés arra ösztönözte a nőket, hogy késleltessék a szüléseket, növeljék a két egymást követő szülés közötti időt, és kevesebb gyermeket vállaljanak. Teng Hsziao-ping, aki Mao Ce-tung 1976-os halála után új vezetőként lépett fel, 1978-ban elindította a „Négy modernizáció” politikáját: mezőgazdaság, ipar, tudomány és technológia, valamint a nemzetvédelem. A kínai népesség méretét és növekedését akkoriban e modernizációk fontos akadályának tekintették. Az addig katonai alkalmazásokkal foglalkozó tudósokat arra ösztönözték, hogy találjanak megoldást erre a nehéz problémára.

Ezzel a háttérrel utazott Song Jian 1978-ban Helsinkibe a Nemzetközi Automatizálási Szövetség kongresszusára. Ott vette észre, hogy európai kutatók megpróbálták az irányításelméletet a népesedési problémákra alkalmazni azzal az elképzeléssel, hogy a szigorú születésszabályozás végül is megakadályozhatja a *A növekedés határai* jelentésben bejelentett katasztrófákat. Kínába visszatérve egy kis csapatot hozott létre, amelynek tagja volt kollégája, Yu Jingyuan és a számítógépes szakértő Li Guangyuan is, hogy ezt a fajta matematikai modellezést a kínai népességre vonatkozó adatokra alkalmazzák. Abban az időben igen kevés tudományos kommunikáció volt Kína és a világ többi része között. A csapat újra levezette a népesség korstruktúrájának alakulását leíró egyenleteket, ugyanúgy, ahogyan Lotka és McKendrick tette (lásd a 10. és 16. fejezeteket). Folytonos idejű modellt használva, vezessük be a következő jelöléseket:

- $P(x,t)$ a t időpontban x korú népesség;
- $m(x)$ a halandóság x életkorban;
- $P_0(x)$ a népesség korstruktúrája a $t=0$ időpontban;
- $b(t)$ a nők teljes termékenysége t időpontban, azaz az az átlagos gyermekszám, amelyet egy nő élete során megszülne, ha az életkorspecifikus termékenység a t időpontban is megmaradna;
- f a lányok aránya az újszülöttek közt;
- $h(x)$ az anya életkorának valószínűségi eloszlása a gyermek születésekor ($\int_0^{+\infty} h(x)\,dx = 1$).

Ezekkel a jelölésekkel és feltevésekkel a korszerkezet alakulása a

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

parciális differenciálegyenlettel modellezhető a $P(x,0) = P_0(x)$ kezdeti feltétel és a $P(x,0) = P_0(x)$ peremfeltétel mellett.

$$P(0,t) = b(t)\,f \int_0^{+\infty} h(x)\,P(x,t)\,dx\,,$$

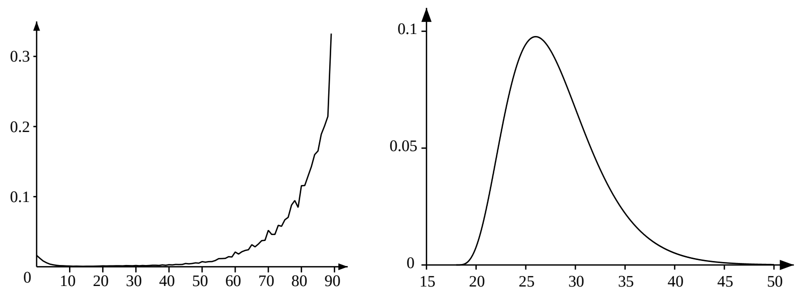
ahol $b(t)$ a szabályozandó paraméter. Ha a nők teljes termékenysége állandó és a

$$b^* = 1/\left[f \int_0^{+\infty} h(x)\,e^{-\int_0^x m(y)\,dy}\,dx\right]$$

kritikus küszöbérték felett van, akkor a népesség exponenciálisan növekszik. Ez a kritérium hasonló a Lotka által a (10.2) képlettel kapott kritériumhoz. Song Jian csapata a modell diszkrét idejű változatát is tanulmányozta, amely hasonlít a Leslie-modellhez (lásd a 21. fejezetet). Legyen $P_{k,n}$ a k korú népesség az n-edik évben. Vezessük be a fentiekhez hasonlóan az m_k, b_n és h_k értékeket. Ekkor

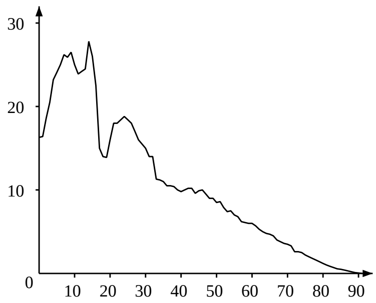
$$P_{k+1,n+1} = (1-m_k)\,P_{k,n}\,, \quad P_{0,n+1} = b_n\,f \sum_{k\geqslant 0} h_k\,P_{k,n}\,.$$

Ha a mintavételes felmérésekből ismerjük az m_k halálozási értéket (25.2a. ábra), a női születések aránya $f \approx 0{,}487$, az anyák életkori eloszlását, h_k-t (25.2.b ábra), a $P_{k,0}$ kezdeti állapotot, azaz a népesség 1978-as korszerkezetét (25.3. ábra), valamint a teljes termékenység b változóját (amelyet minden szimuláció során állandónak feltételeztek), Song Jian csapata százéves időtartamra, az 1980-tól 2080-ig terjedő időszakra tudott demográfiai előrejelzéseket készíteni országukra vonatkozóan (25.4. ábra). Tekintettel a szükséges több ezer összeadásra és szorzásra (az n év 0 és 100 év között változik, a k életkor 0 és 90 év között), számítógépre volt szükség. Abban az időben Kínában a hadseregnél dolgozókon kívül kevesen jutottak hozzá ilyen berendezéshez. Song Jian, a rakétairányítás egyik vezető szakértője volt az egyik ilyen.



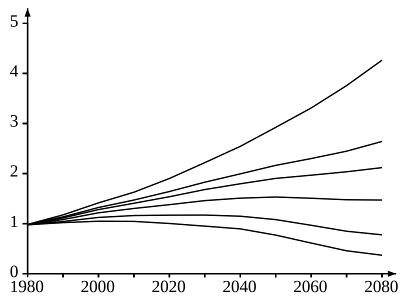
25.2. ábra. (a) Halandóság (évente) az életkor függvényében 1978-ban. (b) A termékenység simított alakja (évente) az életkor függvényében 1978-ban.

Az előrejelzések azt mutatták, hogy még ha Kína megtartaná az 1978-as termékenységet, azaz az egy nőre jutó $b = 2{,}3$-as gyermekszámot, amely éppen a becslések szerinti $b^* = 2{,}19$-es kritikus küszöbérték felett van, a népesség az 1980-as 980 millióról 2080-ra 2,12 milliárdra nőne. Kína azonban már akkoriban is szinte az összes, a mezőgazdaság számára alkalmas földterületet felhasználta. Sőt, az elsivatagosodás és az urbanizáció miatt e földek egy részét el is veszítette. Hogyan lehet egy ilyen népességet táplálni, ha a mezőgazdasági terméshozamokban elért fejlődés nem elegendő? Ez ugyanaz a kérdés, amelyen Malthus már két évszázaddal korábban is gondolkodott. Az 1975-ös $b = 3{,}0$ termékenység mellett a népesség 2080-ban akár a 4,26 milliárdot is elérheti. $b = 2{,}0$ termékenység esetén a népesség 2050 körül érné el az 1,53 milliárdos maximumot, mielőtt enyhén csökkenni kezdene. $b = 1{,}5$



25.3. ábra. Korfa 1978-ban. Vízszintes tengely: életkor. Függőleges tengely: népesség (millióban).

esetén a népesség maximuma 2030 körül érné el az 1,17 milliárdot. $b = 1{,}0$ esetén a maximum mindössze 1,05 milliárd lenne, és 2000 körül érné el. E feltételezés szerint a népesség csak 2025-re térne vissza az 1978-as szintre.



25.4. ábra. Demográfiai előrejelzések (milliárdokban) az egy nőre jutó gyermekek átlagos számára vonatkozó különböző hipotézisek alapján. Alulról felfelé: $b = 1{,}0$; 1,5; 2,0; 2,3; 2,5; 3,0.

E munka legmeglepőbb része a gyakorlati következményei voltak, amelyek valójában páratlan jelentőségűek a matematikai populációdinamika történetében. Li Guangyuan ugyanis 1979 decemberében bemutatta a csapat szimulációinak eredményeit egy népesedési szimpóziumon a Szecsuán tartománybeli Csengtuban. 1980 januárjában Song Jian, Yu Jingyuan és Li Guangyuan publikálták eredményeiket egy kínai közgazdasági folyóiratban, mellesleg az egygyermekes politikát támogatva. Cikküket – *Beszámoló a Kína népességfejlődésének kérdésével kapcsolatos kvantitatív kutatásról* – elküldték Kína vezető tudósának, Qian Xuesennek is, aki ajánlással továbbította azt a születéstervezési adminisztráció vezetőjének. Song Jian csapatának eredményei mély benyomást tettek a legtöbb politikai vezetőre. Ezek már meg voltak győződve a fokozott születésszabályozás szükségességéről, annak ellenére, amit Marx írt (lásd 5. fejezet), de még mindig hezitáltak a szabályozás mértékét illetően. 1980 februárjában az Államtanács és a Párt Központi Bizottsága 1,2 milliárdos célt tűzött ki a kínai népességre vonatkozóan a 2000-es horizontra. 1980 márciusában Song Jian csoportjának eredményeit a *Zsenmin Zsipao* című lapban tették közzé. Áprilisban egy politikai vezetőkből és népesedési szakemberekből álló bizottság megvizsgálta a népességnövekedés környezeti és gazdasági következményeit, és arra a következtetésre jutott, hogy az egygyermekes politika szükséges a Teng Hsziao-ping által az egy főre jutó jövedelemre vonatkozóan kitűzött cél eléréséhez a 2000-es évre. A politika ugyanezen év szeptemberében vált hivatalossá, és a *Zsenmin Zsipao* első oldalán nyílt levél jelent meg, amelyben a lakosságnak magyarázatot adtak.

1983-ra még mindig sok volt az engedély nélküli születés. Úgy döntöttek, hogy minden olyan pár egy tagját, amelynek már két gyermeke volt, sterilizálják, és minden tiltott terhességet megszakítanak. 1984-től kezdve azonban az egy lányt nevelő vidéki pároknak engedélyezték a második gyermek vállalását. Az egykepolitika 2015-ben ért véget. Az elmúlt években néhány kigazítást vezettek be: ha egy párban a férfi és a nő is egyke volt, akkor két gyermeket vállalhattak. Az egynél több gyermeket vállaló párokkal szembeni elnyomó intézkedések kemények voltak: az állami alkalmazottak elveszíthetik állásukat, drága bírságot kell fizetni a második gyermek beiskolázásához szükséges adminisztratív papírok megszerzéséért stb. Összefoglalva, nehéz a matematikai modellezés történetében másik példát találni, amelynek ilyen erős társadalmi hatása lett volna. Természetesen Song Jian és munkatársai munkája csak az egyik eleme volt annak, hogy az egykepolitika mellett döntöttek, de úgy tűnik, fontos szerepet játszott.

Az előző fejezetekhez hasonlóan a matematikai modellezés szerepe is aggodalomra adhat okot. Egy valós élethelyzetből kiindulva felépítünk egy modellt. Ezt lehet matematikailag elemezni vagy számítógéppel szimulálni. Ezután megérthetjük, hogyan viselkedik a modell, ha bizonyos paraméterek változnak. A matematika azonban nem mondja meg, hogy a modell hű képet ad-e a valós életről. Lehet, hogy néhány nagyon fontos szempontot figyelmen kívül hagytak. Egyes modellek egy célfüggvényt is tartalmaznak, például a kínai népesség 1,2 milliárd alatt tartását. A matematika nem mondja meg, hogy ez a célkitűzés megfelelő volt-e.[2].

[2]A 2000. évi népesség becsült száma 1,264 milliárd volt. Az egy főre jutó jövedelem 1980 és 2000 között megközelítőleg 200 dollárról 1000 dollárra nőtt. Ugyanakkor a nemek aránya rendkívül a fiúk irányába tolódott el, főként a nemek szerint szelektív abortuszok miatt.

1980-ban Song Jian társszerzője volt Qian Xuesen, a kínai űrprogram „atyja” *Technikai kibernetika* című könyve új kiadásának is. Ezt követően különböző magas szintű politikai pozíciókat töltött be: miniszterhelyettes és vezető tudós-mérnök az űrhajózási minisztériumban (1981–1984), a Kínai Kommunista Párt Központi Bizottságának tagja (1982–2002), az Állami Tudományos és Technológiai Bizottság elnöke (1985–1998), államtanácsos (1986–1998) stb. Két másik könyve is megjelent, amelyeket angolra is lefordítottak: *Népességszabályozás Kínában* (1985, Tuan Chi-Hsien és Yu Jingyuan) és *A népesség rendszerének szabályozása* (1988, Yu Jingyuan). Ezek a könyvek a populációdinamikára alkalmazott optimális szabályozás elméletét fejlesztik. Song Jiant 1991-ben a Kínai Tudományos Akadémia, 1994-ben pedig a Mérnöki Akadémia tagjává választották, az utóbbinak 1998 és 2002 között elnöke volt.

További olvasnivalók

1. Greenhalgh, S.: Missile science, population science: The origins of China’s one-child policy. *China Q.* 182, 253–276 (2005)
2. Greenhalgh, S.: *Just One Child, Science and Policy in Deng’s China*. University of California Press (2008)
3. Meadows, D. H., Meadows, D. L., Randers, J., Behrens, W. W.: *The Limits to Growth, A Report for the Club of Rome’s Project on the Predicament of Mankind*, 2nd edn. Universe Books, New York (1974)
4. Song, J.: Selected Works of J. Song. *Science Press*, Beijing (1999)
5. Song, J.: Some developments in mathematical demography and their application to the People’s Republic of China. *Theor. Popul. Biol.* 22, 382–391 (1982)
6. Song, J., Yu, J.: *Population System Control*. Springer, Berlin (1988)

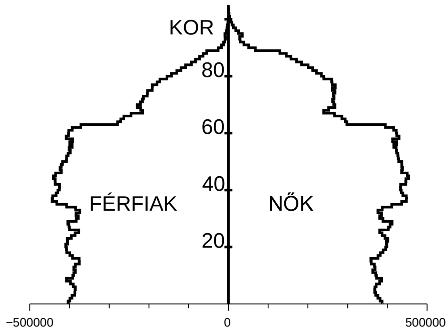
26. fejezet

Néhány kortárs probléma

Ez a fejezet rövid áttekintést ad a matematikai populációdinamika néhány kortárs problémájáról: a népesség elöregedése a demográfiában; új betegségek (AIDS, SARS, vektorok által terjesztett betegségek...) és a vakcinázási politika a járványtanban; halászati politika az ökológiában; a genetikailag módosított szervezetek elterjedése a populációgenetikában. Megemlítjük a Franciaországban e problémák modellezésén dolgozó szakosodott intézményeket. A kutatómunka különböző szempontjai is hangsúlyt kapnak.

A demográfiában az elmúlt évtizedekben egy viszonylag új probléma jelent meg: a népesség elöregedése. Ez a probléma nemcsak Franciaországban (26.1. ábra), hanem számos más európai országban és Japánban is aggodalomra ad okot. Jelentős gazdasági és társadalmi következményekkel jár: nyugdíjrendszerek, bevándorlási politikák stb. Franciaországban az öregedés jelenségét elemző matematikai modelleket a Demográfiai Tanulmányok Nemzeti Intézete (INED) és a Statisztikai és Gazdasági Tanulmányok Nemzeti Intézete (INSEE) dolgozza ki. A demográfiai előrejelzések egyik nehézsége abban rejlik, hogy a születési arányszámok idővel jelentősen változhatnak, anélkül, hogy akár egy évtizedre előre megjósolhatóak lennének. Ez különösen szembetűnő, ha visszatekintünk az 1985-ös francia népességre vonatkozó, 1968-ban készült előrejelzésekre: ezek az előrejelzések nem látták előre a születési ráta 1970-es években bekövetkezett csökkenését. Érdekes lenne áttekinteni az összes olyan, matematikai modelleken alapuló előrejelzést, amelyek tévesnek bizonyultak, különösen azokat, amelyek visszhangra találtak a médiában. Ez ellensúlyozná a jelen könyv által keltett „haladás” benyomását, amely a kínai egygyermekes politikáról szóló fejezet elolvasása után már gyanúsnak tűnhetett az olvasó számára. Ami az utóbbi témát illeti, most egy újonnan felmerült probléma jelent aktuális kérdést: hogyan lehetne enyhíteni a politikát, hogy elkerülhető legyen a következő évtizedekben várható gyors elöregedés jelensége. A vitához ismét felhasználnak matematikai modelleket.

A járványtanban az elmúlt két évtizedben globálisan felmerült új problémák közül az AIDS-járvány kialakulása különösen szembetűnő. Egyes modellek megpróbálják előrejelezni a járvány jövőjét az újabban fertőzött orszá-

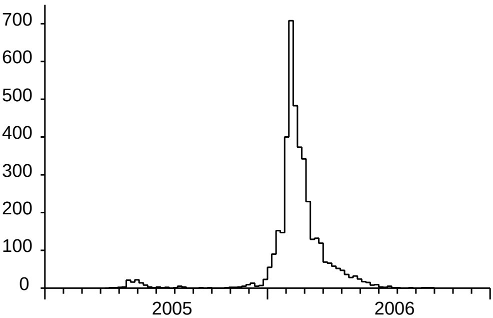


26.1. ábra. A francia lakosság korfája 2010. január 1-jén. Forrás: www.insee.fr.

gokban, például Oroszországban, Indiában vagy Kínában. Nehéz megjósolni, hogy a járvány lelassul-e, mint Nyugat-Európában és Észak-Amerikában, vagy pedig a lakosság jelentős százalékát éri el, mint egyes szubszaharai országokban. Más újonnan megjelenő betegségeket, mint például az afrikai Ebola, a nyugat-nílusi láz Észak-Amerikában, a SARS (súlyos akut légúti szindróma), a madárinfluenza, a chikungunya vagy a H1N1 influenza, már vizsgálták matematikai modellekkel, bár bevallottan kevés sikerrel.

A SARS esetében a modellezés egyik nehézsége az volt, hogy a járvány az egyes országokon belül viszonylag korlátozott maradt, de nagyon gyorsan terjedhetett országról országra (Hongkong és Kína, Szingapúr, Kanada...). Nem lehetett elhanyagolni a járványgörbék véletlenszerű jellegét az egyes új gócpontokban. Amint azt a 16. és 22. fejezetekben láttuk, a sztochasztikus modelleket általában nehezebb kezelni.

A 2005 és 2006 között a Réunion szigeten (Franciaország tengerentúli területe az Indiai-óceánban) lezajlott chikungunyajárvány esetében több modellt Ross maláriára vonatkozó modellje ihletett (lásd a 12. fejezetet), mivel mindkét betegséget szúnyogok terjesztik. Fontos szempont volt a szezonalitás hatása. A déli tél folyamán ugyanis a szúnyogpopuláció csökken, így a betegség terjedése csökken. Ez látható az 26.2. ábrán, amely a sziget lakosságának csupán töredékét lefedő, mintegy harminc háziorvosból álló kis hálózat által hetente bejelentett új esetek számát mutatja. A hálózat 2005 szeptemberében és októberében több héten keresztül nem észlelt új eseteket, de a betegség terjedése továbbra is folytatódott. A járvány matematikai modelljeit a Nemzeti Egészségügyi és Orvosi Kutatóintézetben (INSERM) és a Trópusi Kutatóintézetben (IRD) dolgozták ki. E modellek ellenére senki sem volt képes előre látni, hogy a járvány nem fog kihalni 2005 déli telének vége előtt, amikor már csak néhány ezer embert fertőzött meg. Végül a sziget lakosságának csaknem egyharmada, azaz mintegy 266 ezer ember fertőződött meg. Ez azt mutatja, hogy a járványok jövőjének megjóslása meglehetősen nehéz lehet, és hogy nem olyan könnyű látni a járvány kezdeti napjaiban, hogy kisebb vagy nagyobb járványról van-e szó. Párhuzamot lehet vonni az időjárás-előrejelzéssel. Ez a fajta előrejelzés manapság az óceán és a légkör bonyolult matematikai modelljeinek intenzív számítógépes szimulációira támaszkodik. Mindazonáltal a néhány napon túli előrejelzések nem megbízhatóak.



26.2. ábra. A chikungunyajárvány a Réunion szigeten 2005–2006-ban. Az orvosok kis hálózata által hetente bejelentett új esetek száma az idő függvényében. Az első kis csúcsot 2005 májusában, a második nagy csúcsot 2006 februárjában érték el. Az ábrán szereplő számokat körülbelül 67-tel kell megszorozni, hogy megkapjuk a járvány valódi méretét. Forrás: www.invs.sante.fr.

Elméleti szempontból a chikungunyajárvány felvetette azt a kérdést, hogy hogyan lehet az $\mathscr{R}_0$ alap-reprodukciósszám fogalmát olyan modellekre adaptálni, amelyek felteszik, hogy a környezet szezonális (pl. periodikus) ingadozásokkal rendelkezik. Az adaptáció nem ilyen egyszerű, és ez némi aggodalmat kelt azzal kapcsolatban, hogy az $\mathscr{R}_0$ paramétert hogyan használták más, szezonalitás által befolyásolt járványok, például a 2009-es H1N1 influenza-járvány esetében.

Másik, egyre nagyobb aggodalomra okot adó probléma, amelyet a modellezők megpróbáltak elemezni, a gyógyszerrezisztencia (antibiotikumok, malária elleni gyógyszerek...). A járványtanban Daniel Bernoulli és d'Alembert óta visszatérő kérdés, hogy hogyan lehet egyensúlyt teremteni a költségek és a hasznok között, amikor egy vakcina beadása potenciális kockázatot hordoz, még mindig vitatott, és a kockázat iránti érzékenység változásával talán ez így is marad. Ezért, miután egyes feltételezések szerint a hepatitis B elleni vakcina nagyon kis számú esetben súlyos szövődményeket okozhat, a francia egészségügyi minisztérium 1998-ban leállította az iskolai oltási kampányt, még akkor is, ha a kockázat elhanyagolhatónak tűnt a hepatitis B vírussal való megfertőződést követő halálozás kockázatához képest.

Az ökológiában a halpopulációk dinamikájának vizsgálata még mindig sok problémát vet fel. Ennek ellenére tudományos alapként kell szolgálnia a halászati kvóták és egyéb korlátozások megválasztásához. A szardella túlhalászása a Vizcayai-öbölben, a vörös tonhal túlhalászása a Földközi-tengeren csak két közelmúltbeli példa. Mivel a halállomány becslése gyakran megbízhatatlan, az ilyen adatokat felhasználó modelleket óvatosan kell kezelni. Franciaországban az ilyen típusú vizsgálatokat elsősorban a Tengerhasznosítási Kutatóintézet (IFREMER) végzi. Egyes matematikai modellek a Nemzetközi Bálnavadászati Bizottság korábbi határozataiban is szerepet játszottak.

A populációgenetikában a genetikailag módosított szervezetek elterjedése szintén vitatott téma, amelyet egyes kutatók a Fisher által inspirált „reakció-diffúziós” modellek segítségével próbáltak tanulmányozni (lásd a 20. fejezetet). Ez a terület a Nemzeti Agronómiai Kutatóintézet (INRAE) területe.

A kutatás elméleti oldaláról megemlíthetjük:

- a parciális differenciálegyenletekkel, például a diffúziós egyenletekkel (lásd a 20. fejezetet) vagy a korstrukturált egyenletekkel (lásd a 16. fejezetet) foglalkozó munkákat;

- a térbeli dimenzióval rendelkező vagy térbeli dimenzió nélküli sztochasztikus modellekkel foglalkozó munkákat (lásd a 16. és 22. fejezeteket), beleértve a járványok terjedését modellező véletlen hálózatokkal foglalkozó és a determinisztikus közelítéseket kereső munkákat.

Az ilyen típusú kutatásokat elsősorban alkalmazott matematikusok végzik. Az utóbbi években számos francia egyetemen és más felsőoktatási intézményben vezettek be matematikai biológiai mesterképzést.

Más tudományterületekhez hasonlóan a populációdinamika matematikai vizsgálata is elsősorban a következőkön keresztül szerveződik:

- „tudós társaságok”: Holland Elméleti Biológiai Társaság (1969 óta), Matematikai Biológiai Társaság (1973), Francia nyelvű Elméleti Biológiai Társaság (1985), Japán Matematikai Biológiai Társaság (1989), Európai Matematikai és Elméleti Biológiai Társaság (1991) stb.

- szakfolyóiratok: *Acta Biotheoretica* (1935 óta), *Bulletin of Mathematical Biology* (1939), *Mathematical Biosciences* (1967), *Journal of Mathematical Biology* (1974), *Mathematical Medicine and Biology* (1984), *Mathematical Population Studies* (1988), *Mathematical Biosciences and Engineering* (2004), *International Journal of Biomathematics* (2008), *Biomath* (2012) stb.
- konferenciák (a Matematikai Biológiai Társaság éves találkozója, Matematikai és számítási populációdinamika, Európai Matematikai és Elméleti Biológiai Konferencia stb.).

Csak azokra az elemekre történt utalás, amelyek kifejezetten a matematika és annak populációdinamikai alkalmazásai közötti határterületen helyezkednek el. De minden egyes terület (demográfia, ökológia, populációgenetika, járványtan stb.) esetében találhatunk hasonló elemeket, változó adag matematikai modellezéssel.

Végezetül az érdeklődő olvasót arra kérjük, hogy tekintse meg a világhálón elérhető eredeti cikkeket. A címeket az egyes fejezetek végén található hivatkozások között találja. Ahogy Ronald Fisher írta egyszer Mendelről:

> „A tudománytörténet sokat szenvedett attól, hogy a tanárok másodkézből származó anyagot használtak, és ennek következtében eltörölték azokat a körülményeket és azt a szellemi légkört, amelyben a múlt nagy felfedezései születtek. Az első kézből származó tanulmány mindig tanulságos, és gyakran… tele van meglepetésekkel."

További olvasnivalók

1. Bacaër, N.: Approximation of the basic reproduction number $\mathscr{R}_0$ for vector-borne diseases with a periodic vector population. *Bull. Math. Biol.* 69, 1067–1091 (2007)
2. Levin, S. A.: Mathematics and biology, the interface. www.bio.vu.nl/nvtb/

Ábrák jegyzéke

- 5. o.: Thomas Murray (1687 körül) portréja a londoni *Royal Society* birtokában. Chapman, S.: Edmond Halley, F.R.S. 1656–1742. *Notes Rec. R. Soc. Lond.* 12, 168–174 (1957) © The Royal Society.
- 11. o.: Emanuel Handmann portréja (1753) a bázeli *Kunstmuseum* birtokában. *Leonhard Euler 1707–1783, Beiträge zu Leben und Werk*. Birkhäuser, Basel (1983)
- 17. o.: Az egykor a Petrikirche birtokában lévő portré, amely valószínűleg az 1945-ös berlini csatában megsemmisült. Reimer, K. F.: Johann Peter Süssmilch, seine Abstammung und Biographie. *Arch. soz. Hyg. Demogr.* 7, 20–28 (1932)
- 23. o.: Johann Niclaus Grooth (1750-1755 körül) portréja a bázeli *Naturhistorisches Museum* birtokában. Speiser, D.: *Die Werke von Daniel Bernoulli*, Band 2. Birkhäuser, Basel (1982)
- 30. o.: Maurice Quentin de La Tour portréja (1753) a párizsi *Musée du Louvre*-ban.
- 33. o.: John Linnell portréja (1833) a *Haileybury College* birtokában, Anglia. Habakkuk, H. J.: Robert Malthus, F. R. S. (1766-1834). *Notes Rec. R. Soc. Lond.* 14, 99–108 (1959)
- 37. o.: Flameng metszete (1850). Quetelet, A.: Pierre-François Verhulst. *Annu. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 16, 97–124 (1850)
- 42. o.: Heyde, C. C., Seneta, E.: I. J. Bienaymé, *Statistical Theory Anticipated*. Springer (1977) © Académie des sciences, Institut de France.
- 46. o.: Bateson, W.: *Mendel's Principles of Heredity*. Cambridge University Press (1913)
- 51. o.: Pearson, K.: *The Life, Letters, and Labors of Francis Galton*, vol. 1. Cambridge University Press (1914)
- 51. o.: Watson portréja a Cambridge-i Egyetem *Trinity College* Könyvtárában. Kendall, D. G.: Branching processes since 1873. *J. Lond. Math. Soc.* 41, 385–406 (1966)
- 57. o.: Alfred J. Lotka iratok. © Princeton University Library.
- 61. o.: Titchmarsh, E. C.: Godfrey Harold Hardy 1877–1947. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 6, 446–461 (1949)
- 64. o.: Stern, C.: Wilhelm Weinberg. *Genetics* 47, 1–5 (1962)
- 67. o.: G. H. F. N.: Sir Ronald Ross 1857–1932. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 1, 108–115 (1933) © The Royal Society.

- 75. o.: Whittaker, E. T.: Vito Volterra 1860–1940. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 3, 690–729 (1941)
- 80. o.: Yates, F., Mather, K.: Ronald Aylmer Fisher, 1890–1962. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 9, 91–120 (1963) © The Royal Society/Godfrey Argent Studio.
- 84. o.: Yates, F.: George Udny Yule. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 8, 308–323 (1952)
- 92. o.: Heyde, C. C., Seneta, E. (eds.): *Statisticians of the Centuries*. Springer (2001)
- 102. o.: britannica.com/EBchecked/topic/252257/J-B-S-Haldane © Bassano and Vandyk Studios.
- 109. o.: Hill, W. G.: Sewall Wright, 21 December 1889-3 March 1988. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 36, 568–579 (1990) © Llewellyn Studios, Chicago.
- 105. o.: Nybølle, H. C.: Agner Krarup Erlang f. 1. Januar 1878 - d. 3. Februar 1929. *Mat. Tidsskr. B*, 32–36 (1929)
- 118. o.: 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)
- 118. o.: *I. G. Petrowsky Selected Works Part I*. Gordon and Breach, Amsterdam (1996) © Taylor and Francis Books UK.
- 122. o.: Denys Kempson fotója. Crowcroft, P.: *Elton's Ecologists, a History of the Bureau of Animal Population*. University of Chicago Press (1991)
- 126. o.: © Geoffrey Grimmett.
- 132. o.: 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.
- 138. o.: © Samuel Schlaefli / ETH Zürich.
- 145. o.: Selected works of J. Song. *Science Press*, Beijing (1999) © Song Jian.

Tartalomjegyzék

Ez a könyv a populációdinamika – a genetikához, az ökológiához, a járványtanhoz és a demográfiához szorosan kapcsolódó elméleti terület – történetét követi nyomon, amelyhez a matematika jelentős ismeretekkel járult hozzá. A könyv több fontos téma kialakulását tekinti át: az exponenciális növekedés Eulertől és Malthustól származó modelljétől a kínai egykepolitikáig; a sztochasztikus modellek fejlődése Mendel törvényeitől és a családnevek kihalásának kérdésétől a járványok terjedésére vonatkozó perkolációelméletéig; valamint a kaotikus populációk, amelyekben a determinizmus és a véletlen összefonódik.

A gépi fordításban elért legújabb eredményeknek köszönhetően a tudományos szakirodalomban az egyetlen nyelv virtuális monopóliuma már nem indokolt. Az egyetemeken tapasztalható növekvő nyelvi elidegenedés visszafordítható. Ezzel a gondosan átdolgozott magyar fordítással erre az új útra buzdítunk.

ISBN : 979-10-343-8914-8

9 791034 389148

15€

A matematikai populációdinamika rövid története

Nicolas Bacaër / Dénes Attila