Николя Бакаер

Редактор на българския превод:

Йордан М. Стоянов

Математическа популационна динамика: кратка история

Математическа популационна динамика: кратка история

Николя Бакаер

Редактор на българския превод:

Йордан М. Стоянов

Николя Бакаер (*Nicolas Bacaër*)
Institut de recherche pour le développement
nicolas.bacaer@ird.fr

Йордан М. Стоянов
Институт по математика и информатика
Българска академия на науките
stoyanovj@gmail.com

Желаещите да закупят хартиена версия на тази книга могат да изпратят е-мейл до nicolas.bacaer@ird.fr.

Снимка на корицата: Христо Владимиров Явашев (1935–2020) и Жан-Клод [*Jeanne-Claude Denat de Guillebon*] (1935–2009), „Триумфалната арка, опакована“ (2021). © *Centre des monuments nationaux.*

Titre original :
Histoires de mathématiques et de populations

Pour l'édition bulgare:

ISBN : 979-10-343-9462-3
Dépôt légal : décembre 2021

Съдържание

Увод

Популационната динамика е научна област, която се опитва да обясни по достъпен начин промените във времето на размера и състава на биологични популации, като тези на хора, животни, растения или микроорганизми. Тя е свързана с по-описателната област на популационната статистика, но е доста различна от нея. Общото между двете е, че в тях се използва широко математически език.

Популационната динамика е пресечна точка на различни области: математика, социални науки (демография), биология (популационна генетика и екология) и медицина (епидемиология). В резултат на това тя не се представя често като едно цяло, въпреки приликите между проблеми, срещани в различните приложения. Забележително изключение на френски език е книгата „Математически популационни теории“ на Ален Хилион[1]. В нея обаче темата е представена от гледна точка на математиката, като се разграничават различни видове модели: модели с дискретно време ($t = 0, 1, 2...$) и модели с непрекъснато време (t е реално число); детерминирани модели (бъдещите състояния се определят еднозначно, ако настоящото състояние е точно известно) и стохастични модели (при които вероятностите играят съществена роля). След това в книгата се разглеждат в логическа последователност дискретни детерминирани модели, непрекъснати детерминирани модели, дискретни стохастични модели и непрекъснати стохастични модели.

В настоящата книга съм се опитал да разгледам същата тема, но от историческа гледна точка. Изследванията са обяснени в техния контекст. Включени са и кратки биографии на учени. Това би трябвало да улесни четенето на книгата за тези, които са по-малко запознати с математика, и сигурно ще помогне да се разбере произхода на изследваните проблеми. Но тази книга не е само за историята. Тя може да послужи и като увод в математическото моделиране. Струваше ми се важно да се включат повече подробности за изчисленията, за да може читателят наистина да види границите на приложимост на моделите. Техническите части са дадени в карета и могат да бъдат пропуснати при първо четене. Последната глава е посветена на редица съвременни проблеми в областта

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

на популационната динамика, които читателят може да се опита да анализира от математическа гледна точка. За тези, които биха искали да научат повече, в края на всяка глава са посочени източници за допълнително четене, включително и уебсайтове, от които могат да се изтеглят оригинални статии.

В книга с малък обем не е възможно да се даде пълна представа за всички направени досега разработки или да се разкаже за всички учени, които имат принос по темата. Изборът на автора, особено по теми от последните десетилетия, съдържа произволен елемент. Въпреки това се надявам, че избраните теми са достатъчно представителни и че учените, работещи в тази област, чиито трудове не са споменати, няма да се разстроят.

Идеалната аудитория за тази книга включва различни групи:

- Ученици в гимназии и университетски студенти, които недоумяват над въпроса, какви връзки могат да съществуват между посещаваните курсове по математика, и заобикалящия ги свят, или студенти, които подготвят индивидуални проекти по теми, свързани с популационна динамика.

- Учители по математика, които се опитват да направят своя предмет по-привлекателен. Познаването на четирите елементарни операции с числа е достатъчно, за да се разберат повечето от главите 1, 2 и 5. Глава 3 може да послужи като увод в прилагането на логаритмите. Тази книга също така обхваща: рекурентни уравнения в глави 1, 3, 8, 11, 14, 21, 23, 24; диференциални уравнения в глави 4, 6, 12, 13, 16; частични диференциални уравнения в глави 20, 25; интегрално уравнение в глава 10; и приложения на теория на вероятностите в глави 2, 7, 8, 9, 15, 16, 17, 18, 19, 22.

- Читатели, които вече са запознати с демография, епидемиология, генетика или екология, и желаят да сравнят любимата си област с други области, в които са включени подобни математически модели.

- Читатели, които се интересуват от историята на науката.

Изразявам благодарност на Йордан М. Стоянов, който внимателно коригира и отредактира машинния превод на български език, направен с помощта на софтуера DeepL.

Глава 1

Редица на Фибоначи (1202)

През 1202 г. Леонардо от Пиза, наричан още Фибоначи, публикува книга, която популяризира в Европа индийската десетична бройна система, възприета и от арабски математици. Сред многото примери, дадени в книгата, един се отнася до нарастването на популация от зайци. Това е един от най-старите примери за математически модел в популационната динамика.

Леонардо от Пиза, наречен Фибоначи (Fibonacci) дълго след смъртта си, е роден около 1170 г. в Република Пиза, когато тя е в разцвета на търговска и военна мощ в средиземноморския свят. Около 1192 г. бащата на Фибоначи е изпратен от Републиката в пристанище Бежая, сега в Алжир, за да оглави търговски пункт. Скоро след това към него се присъединява и синът му, за да се подготви да стане търговец. Леонардо започва да изучава десетичната бройна система, която арабите са донесли от Индия и която се използва и до днес в почти същия вид: 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 и 9. Докато пътува по работа в районите около Средиземно море, той сравнява различните бройни системи и изучава арабската математика. В Пиза през 1202 г. завършва написването на книга на латински език, озаглавена *Liber abaci* („Книга за смятането“), в която обяснява новата бройна система и показва как да я използваме за счетоводство, преобразуване на тегло и валута, лихвени проценти и много други приложения. Той събира и повечето от известните на арабите резултати в областта на алгебра и аритметика.

В книгата си Фибоначи разглежда нещо, за което днес бихме казали, че е проблем в областта на популационната динамика. Този прблем възниква само като забавно изчислително упражнение наред с други несвързани теми: преди това в книгата има раздел за съвършените числа, това са числа, които са сбор от своите множители, например $28 = 14+7+4+2+1$, а следващият раздел обяснява как фиксирана сума пари да се разпредели между четирима човека, което е еквивалентно на решението на линейна система от четири уравнения. Ето превод от латински език на задачата за популацията от зайци:

> „Човек имал една двойка зайци, които живеят в затворено място. Човекът иска да знае колко потомци се създават от двойката за една година, ако е известно, че всяка двойка зайци ражда друга двойка зайци всеки месец, като се започне от втория месец.“

Ако в началото на първия месец има двойка зайци, след един месец тази двойка все още няма да е плодовита, и значи в началото на втория месец ще има само една двойка зайци. Тази двойка зайци ще роди друга двойка в началото на третия месец, така че ще има общо две двойки. Първоначалната двойка зайци отново ще роди друга двойка в началото на четвъртия месец. Но втората двойка зайци все още няма да е плодовита. Ще има само три двойки зайци.

Използвайки съвременни означения, нека P_n е броят на двойките зайци в началото на месец n. Броят на двойките зайци P_{n+1} през месец $n+1$ е сумата от броя на двойките P_n в месец n и броя на новородените двойки в месец $n+1$. Но само двойките зайци, които са на възраст поне два месеца, раждат нови двойки зайци в месец $n+1$. Това са двойките, които вече са съществували през месец $n-1$, и техният брой е P_{n-1}. Така че

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

Това е рекурентна зависимост: тя дава броя на популацията през месец $n+1$ като функция на броя през предходните месеци. Следователно Фибоначи лесно е могъл да построи следната таблица, в която $1+1=2$, $1+2=3$, $2+3=5$, $3+5=8$ и т.н.

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

Всъщност Фибоначи разглежда като начално условие ситуацията в месец $n = 2$. Тъй като $P_{14} = 144 + 233 = 377$, накрая той получил 377 двойки зайци дванадесет месеца след началото. Той забелязал, че тази редица от числа може да се продължи безкрайно.

След 1202 г. Фибоначи написва още няколко книги, като *Practica geometriae* („Геометрична практика“) през 1220 г. и *Liber quadratorum* („Книга за квадратите“) през 1225 г. Репутацията му довежда до среща с император Фридрих II, който високо ценял науката.

През 1240 г. Република Пиза отпуска на Фибоначи годишна пенсия. Годината на смъртта му е неизвестна.

През следващите векове проблемът за зайците на Фибоначи е забравен и не оказва влияние върху развитието на математическите модели за динамика на популации. Някои учени в своите изследвания се натъкнали на същата редица от числа, но не се позовавали на Фибоначи или на конкретна популация. Няколко от книгите на Кеплер съдържат забележка, че когато n клони към безкрайност, отношението P_{n+1}/P_n клони към златното число $\phi = (1+\sqrt{5})/2$. Това е частен случай на свойство, характерно за повечето популационни модели: тенденцията към геометрично нарастване (вж. глави 3 и 21). През 1728 г. Даниел Бернули получава точната формула

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

при изследване на общи диференчни уравнения. Пълните трудове на Фибоначи са публикувани през XIX век. Оттогава числовата редица (P_n) може да се намери в книги по занимателна математика под името редица на Фибоначи (най-често с означението (F_n)).

Ясно е, че за да се моделира популация от зайци, хипотезите, водещи до редицата на Фибоначи, далеч не са реалистични: няма смъртност, няма разлика между мъжки и женски и т.н. В областта на биологията интересът към тази редица през последните десетилетия идва от факта, че няколко растения съдържат структури, които включват някои от числата P_n, например 8 и 13 в боровите шишарки или 34 и 55 в слънчогледите. Има научно списание, *The Fibonacci Quarterly*, което е изцяло посветено на свойствата и приложенията на редицата на Фибоначи!

Източници за допълнително четене

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

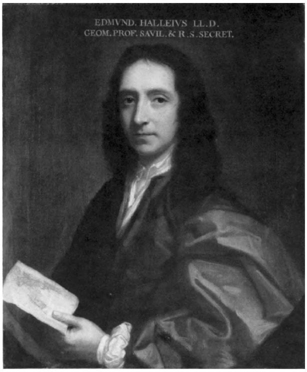
Глава 2

Халеева таблица за смъртност (1693)

През 1693 г. известният английски астроном Едмънд Хале проучва регистрите на раждания и смъртни случаи в град Бреслау, които били предадени на Кралското дружество от Каспар Нойман. Хале съставя таблица за смъртност, показваща броя на хората, които доживяват до всяка възраст от група, родени през една и съща година. Използва таблицата си и за да изчисли цените на пожизнените анюитети (ренти). В тази глава на книгата ще припомним за работата на Хале в контекст на неговия живот и на ранните етапи в развитието на „политическата аритметика“ и теорията на вероятностите, от които са се интересували Граунт, Пети, Де Вит, Худе, Хюйгенс, Лайбниц и дьо Моавър.

Едмънд Хале (Halley) е роден през 1656 г. близо до Лондон. Баща му е богат производител на сапун. Едмънд се интересува от астрономия още в ранна възраст и започва да учи в Кралския колеж на Оксфордския университет. Когато през 1675 г. е открита обсерваторията в Гринуич, Хале вече може да общува с кралския астроном Фламстид. Той прекъсва следването си от 1676 до 1678 г., за да отиде на остров Света Елена и да създаде каталог на звездите, които могат да се видят от южното полукълбо. След завръщането си в Англия става член на Кралското дружество. Публикува и наблюденията, които е направил върху циркулацията на ветровете по време на пътуването си до остров Света Елена. През 1684 г. посещава Нютън (Isaac Newton) в Кеймбридж, за да обсъдят връзката между законите на Кеплер за движението на планетите и силата на привличане, упражнявана от Слънцето. Насърчава Нютън да напише прочутите „Математически начала на натурфилософията“ - книга, която накрая той издава със собствени средства. По това време Хале работи като секретар на Кралското дружество. През 1689 г. проектира камбана за подводно гмуркане, която сам изпробва.

По същото време Каспар Нойман, теолог, живеещ в Бреслау, събира данни за броя на ражданията и смъртните случаи в своя град.



Фигура 2.1:
Хале (1656–1742)

Бреслау е бил част от Хабсбургската империя (сега това е град Вроцлав, намира се в Полша). Данните включвали и възрастта, на която хората са умирали. Така че данните могат да се използват за съставяне на таблица за смъртност, показваща вероятността да се доживее до определена възраст.

Първата таблица за смъртност е публикувана в Лондон през 1662 г. в книга, озаглавена „Естествени и политически наблюдения върху прогнозите за смъртност“. Тази книга обикновено се смята за основополагащ текст на статистиката и демографията и има странна особеност: хората и до днес се чудят дали е написана от Джон Граунт, лондонски търговец и автор, посочен на корицата на книгата, или от неговия приятел Уилям Пети, един от основателите на Кралското дружество. Във всеки случай таблицата за смъртност, съдържаща се в книгата, е съставена въз основа на бюлетини, които редовно съобщават за погребения и кръщенета в Лондон от началото на XVII век. Тези бюлетини са били използвани главно да информират хората за повтарящи се епидемии от чума. Затова в тях е била посочвана причината за смърт, а не възрастта, на която хората са починали. За да се получи таблица за смъртност, с посочен шанс за оцеляване в зависимост от възрастта, Граунт или Пети е трябвало да предположат как различните причини за смърт са свързани с възрастовите групи. Така че тяхната таблица за смъртност може би съдържа сериозни грешки. Въпреки това книгата е била много успешна и е имала пет издания между 1662 г. и 1676 г. Няколко градове в Европа започнали да публикуват бюлетини, подобни на тези в Лондон.

Така близо тридесет години след тази първа таблица за смъртност, по предложение на Лайбниц, Нойман изпраща на Хенри Юстел, секретар на Кралското дружество, своите демографски данни от град Бреслау за периода 1687 г.- 1691 г. Юстел умира скоро след това, а Хале се сдобива с данните, анализира ги и през 1693 г. публикува заключенията си във „Философски трудове на Кралското дружество“. Статията му се нарича „Оценка на степента на смъртност на човечеството, направена на базата на любопитни таблици за раждания и погребения в град Бреслау, с опит да се определи цената на пожизнените анюитети“.

За разглеждания период от пет години Хале забелязва, че броят на ражданията в Бреслау е бил повече или по-малко равен на броя на смъртните случаи, така че общият брой на населението е бил почти постоянен. За да опрости анализа, той приема, че населението е точно в стабилно състояние: годишният брой на ражданията (да го означим P_0), общото население, населението на възраст k (означаваме го P_k) и годишният брой на смъртните случаи на възраст k (означен с D_k) са постоянни с течение на времето. Това подчертава допълнително интересно свойство на данните от Бреслау, тъй като подобно опростяване не би било възможно за бързо развиващ се град като Лондон, където статистиката също е изкривена от потока население, идващ от провинцията.

Таблица 2.1: Халеева таблица за смъртност, показваща броя на хората P_k на възраст k.

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

Данните от Бреслау са със средна стойност 1 238 раждания на година: това е стойността, която Хале приема за P_0. По принцип, от данните той би могъл да изчисли и средногодишната стойност D_k на броя на смъртните случаи сред хората на възраст k за всички $k = 0, 1, 2, \ldots \geqslant 0$. Като използва формулата

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

той конструира таблица 2.1, даваща стойностите P_k. Обратно, могат да се намерят стойностите на D_k, които той е използвал, от формулата $D_k = P_k - P_{k+1}$: $D_0 = 238$, $D_1 = 145$, $D_2 = 57$, $D_3 = 38$ и т.н. Всъщност, Хале малко пренарежда резултатите си, за да получи кръгли числа (такъв е случаят с числото D_1, което е леко променено, за да се получи $P_1 = 1\,000$) или за да изглади някои неточности, дължащи се на малкия брой смъртни случаи в напреднала възраст в петгодишно изследване. Вземайки сбора от всички числа P_k в таблицата, Хале получава оценка за общото население на Бреслау, близка до 34 000 души[1]. Като обобщение, този метод има голямо предимство, защото не изисква общо преброяване, а само данни за броя на ражданията и на смъртните случаи, както и за възрастта, на която хората са починали в период от няколко години.

Таблицата за смъртност на Хале служи като изходна точка за различни трудове през XVIII век (вж. глава 4). Всъщност, въпреки че стойностите на P_k са специфични за град Бреслау, може да се приеме, че отношението P_{k+1}/P_k е вероятността за човек да доживее до възраст $k+1$, ако се знае, че вече е достигнал възраст k. Тази вероятност може да се използва за оценка на броя на населението на други европейски градове по онова време. Например, може да се очаква, че едно едногодишно дете има шанс 661:1 000 да достигне 10 години, или шанс 598:1 000 да достигне 20 години.

Хале използва своята таблица за смъртност, за да изчисли цената на пожизнените анюитети. През XVI и XVII в. няколко градове и държави са продавали такива анюитети на своите граждани, за да набират пари. Купувачите са получавали всяка година до смъртта си определена парична сума, която е била равна на фиксиран процент от първоначално платената сума, често два пъти по-висока от тогавашния лихвен процент, и без значение от възрастта на купувача. Разбира се, институцията рискува да фалира, ако твърде много хора с голяма продължителност на живот активно купуват

[1]За хората на възраст над 84 години Хале споменава само, че техният общ брой е 107.

тези анюитети. Проблемът не може да бъде решен правилно без надеждна таблица за смъртност.

През 1671 г. Йохан де Вит, министър-председател на Холандия, и Йоханес Худе, един от кметовете на Амстердам, вече са мислили върху проблема за изчисляване на цената на пожизнените анюитети. Страхувайки се от нахлуване на френски войски, те искали да съберат пари, за да подсилят армията. Те разполагали с данни за хора, които са закупили пожизнени анюитети за няколко десетилетия по-рано, по-специално за възрастта, на която са закупени анюитетите, и за възрастта, на която хората са починали. Те са успели да изчислят цената на анюитетите повече или по-малко правилно, но по-късно методът им е бил забравен. На следващата година Холандия е нападната и Де Вит е линчуван от тълпата.

През 1693 г. Хале разглежда проблема отново, като използва таблицата за смъртност от Бреслау и приема лихвен процент от 6 %. Методът на изчисление е прост. Нека i е лихвеният процент, а R_k е цената, на която човек на възраст k може да си купи анюитет, да речем, от една лира годишно. Този човек има вероятност P_{k+n}/P_k да бъде все още жив на възраст $k+n$. Лирата, която държавата обещава да изплати, ако той достигне тази възраст, може да бъде получена чрез внясяне на $1/(1+i)^n$ (в лири) като първоначална сума при лихвен процент i. Така че, ако се направи опростяващо допускане, че първоначалната сума се използва само за изплащане на анюитети, тогава цената трябва да бъде

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

Хале получава по този начин таблица 2.2, която показва коефициента R_k, с който трябва да се умножи желаната анюитетна сума, за да се получи необходимата начална сума. Следователно мъж на 20 години ще получава всяка година $1/12{,}78 \approx 7{,}8\,\%$ от първоначалната сума. Мъж на 50 години обаче би получил $1/9{,}21 \approx 10{,}9\,\%$, тъй като му остават по-малко години живот. Забележете, че два пъти по-висок лихвен процент би съответствал на анюитет, равен на 12 % от първоначалната сума, или еквивалентно на цена, равна на 8,33 пъти цената на анюитета.

Разбира се, изчисленията са доста досадни. Въпреки това Хале би могъл да използва таблици за логаритми, за да получи по-бързо общия член $P_{k+n}/(1+i)^n$. Тъй като той не е посочил стойности за P_k за възраст над 84 години, не е възможно да се провери точността

Таблица 2.2: Коефициент на умножение, показващ цената на пожизнените анюитети.

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

на неговите изчисления. И накрая, работата на Хале не е оказала непосредствено въздействие: в продължение на няколко десетилетия пожизнените анюитети в Англия и другаде продължили да се продават на цена, която не зависела от възрастта на купувача, и на цена, която била много по-ниска, отколкото би могла да бъде, например 7 пъти цената на анюитета.

Въпросите, произтичащи от таблиците за смъртност, са интересували много учени по времето на Хале. Холандецът Кристиан Хюйгенс, автор през 1657 г. на първата брошура, посветена на теория на вероятностите, обсъжда през 1669 г. таблицата за смъртност на Граунт и изчислената продължителност на живот в кореспонденция със своя брат [2].

Няколко години преди Нойман да се свърже с Кралското дружество, Лайбниц също пише есе за изчисляване продължителността на живот, което остава непубликувано. През 1709 г. идва ред на Николаус I Бернули. През 1725 г. Абрахам дьо Моавър публикува цял „Трактат за анюитета“. Той забелязал по-специално, че цената R_k може лесно да бъде изчислена за по-възрасти хора, тъй като формула (2.2) съдържа само няколко члена. Тогава може да се използва формулата за обратна рекуренция

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

което се доказва лесно, като се започне от (2.2). Като се използва стойността, която Хале дава като цена на анюитет на 70-годишен човек, могат да се проверят[3] и другите стойности в таблица 2.2.

След това прекъсване, посветено на демографията, Хале се връща към основните си изследователски теми. Между 1698 г. и 1700 г.

[2] Очакваната продължителност на живот на възраст k се определя по формулата (2.2) с $i = 0$.

[3] Изглежда, че в таблицата има няколко грешки, по-специално за възрастите 5 и 15 години.

той обикаля Атлантическия океан, за да състави карта на магнитното поле на Земята. През 1704 г. става професор в Оксфордския университет. През следващата година публикува книга за кометите и предсказва, че кометата от 1682 г., която Кеплер е наблюдавал през 1607 г., ще се върне през 1758 г.: тя става известна като „Халеевата комета“. Публикува и превод на книгата на Аполоний от Перга за коничните фигури. През 1720 г. замества Фламстид като кралски астроном. Опитва се да реши проблема за точно определяне на географската дължина в морето чрез наблюдение на Луната - проблем с голямо практическо значение за навигацията. Умира в Гринуич през 1742 г. на 86-годишна възраст.

Източници за допълнително четене

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)

Глава 3

Ойлер и геометрично нарастване на популациите (1748–1761)

Ойлер е писал няколко пъти за динамиката на популацията население. В неговия трактат от 1748 г. „Увод в анализа на безкрайното“ има глава, посветена на експоненциалната функция и четири примера за експоненциално нарастване на населението. През 1760 г. той публикува статия, в която комбинира експоненциалния ръст с възрастовата структура на населението. Този труд е предшественик на теорията за „стабилните“ популации, която е разработена през XX век и играе важна роля в демографията. През 1761 г. Ойлер помага на Зюсмилх за второто издание на неговия трактат по демография. Той разработва интересен модел, който е своеобразен вариант на редицата на Фибоначи, но не публикува подробния си анализ.

Леонард Ойлер (Euler) е роден през 1707 г. в Базел, Швейцария. Баща му е протестантски свещеник. През 1720 г. започва да учи в университета. Той взема и частни уроци по математика от Йохан Бернули, един от най-известните математици от поколението след Лайбниц и Нютън. Той се сприятелява с двама от синовете на Йохан Бернули: Николаус II и Даниел. През 1727 г. Ойлер се присъединява към Даниел в новосъздадената Академия на науките в Санкт Петербург. Освен от математика той се интересува от физика и от много други научни и технически дисциплини. През 1741 г. пруският крал Фридрих II го кани да стане директор на математическата секция на Академията на науките в Берлин. Ойлер публикува значителен брой статии и книги върху всички аспекти на механиката (астрономия, еластичност, флуиди, твърди тела) и математиката (теория на числата, алгебра, безкрайни редове, елементарни функции, комплексни числа, диференциално и интегрално смятане, диференциални и частни диференциални уравнения, оптимизация, геометрия), но също и по демография. Той е най-плодовитият математик на своето време.

През 1748 г. Ойлер публикува трактат на латински език, озаг-

Фигура 3.1:
Ойлер (1707–1783)

лавен „Увод в анализа на безкрайното“. В главата, посветена на експоненциалните функции и логаритмите, той разглежда шест примера: един от математическата теория на музикалните гами, друг за връщането на заем с лихва и четири от динамика на населението. В последния от тях Ойлер приема, че броят на населението P_n през годината n се описва с равенството

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

за всяко цяло число n. Прирастът на населението x е положително реално число. Започвайки от начално състояние P_0, населението през годината n се определя така:

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

Това се нарича геометричен или експоненциален ръст. Ето първият пример:

> „Ако населението в даден регион се увеличава с една тридесета годишно и в един момент е имало 100 000 жители, бихме искали да знаем броя на населението след 100 години.“

Отговорът е $P_{100} = (1 + 1/30)^{100} \times 100\,000 \approx 2\,654\,874$. За този пример Ойлер е бил вдъхновен от проведено през 1747 г. преброяване на населението на Берлин, при което то е било оценено на 107 224 души. Изчисленията му показват, че населението може да се увеличи повече от десет пъти в рамките на един век. Точно това е наблюдавано по онова време за град Лондон.

Трябва да се отбележи, че изчисляването на $(1+1/30)^{100}$ е много лесно със съвременен джобен калкулатор. Но по времето на Ойлер е трябвало да се използват логаритми, за да се избегнат многобройните умножения на ръка и резултатът да се получи бързо. Първо се изчислява десетичният логаритъм (с основа 10) на P_{100}. Основното свойство на логаритъма $\log(a\,b) = \log a + \log b$ показва, че

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

Логаритмите са въведени през 1614 г. от шотландеца Джон Нейпър. Неговият приятел Хенри Бригс публикува първата таблица на десетични логаритми през 1617 г. През 1628 г. холандецът Адриян Влак завършва работата на Бригс, като публикува таблица, съдържаща десетичните логаритми на всички цели числа от 1 до 100 000 с точност до десетия знак. Тази таблица е използвана от Ойлер, за да получи $\log 30 \approx 1{,}477121255$, $\log 31 \approx 1{,}491361694$ и накрая $\log P_{100} \approx 6{,}4240439$. Остава да се намери числото P_{100}, чийто логаритъм е известен. Тъй като десетичните логаритми на целите числа от 1 до 100 000 варират от 0 до 5, вместо това се търси логаритъмът на $P_{100}/100$, който е 4,4240439. В таблицата на логаритмите може да се провери, че $\log 26\,548 \approx 4{,}424031809$ и $\log 26\,549 \approx 4{,}424048168$. Заменяйки логаритмичната функция с права линия, отсечката между 26 548 и 26 549, Ойлер получава, че

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

Така можем да приемем, че $P_{100} \approx 2\,654\,874$.

Вторият пример на Ойлер от динамика на населението се задава по следния начин:

> „Тъй като след потопа всички хора са произлезли от малка група, състояща се от шест човека, ако предположим, че след двеста години населението е било 1 000 000 души, бихме искали да намерим годишния темп на нарастване (прираст).“

Тъй като $10^6 = (1+x)^{200} \times 6$, с джобен калкулатор получаваме $x = (10^6/6)^{1/200} - 1 \approx 0{,}061963$. С таблиците за логаритми трябва да се премине през $\log(10^6) = 200\,\log(1+x) + \log 6$, за да се получи $\log(1+x) = (6 - \log 6)/200 \approx 0{,}0261092$ и $1 + x \approx 1{,}061963$. Така

Ойлер е могъл да стигне до извода, че населението ще се увеличава с $x \approx 1/16$ годишно. За да разберем произхода на този пример, трябва да си спомним, че съвременните философи започват да отричат истинността на библейските истории. Буквалният прочит би определил времето на потопа около 2350 г. пр.н.е. със следните оцелели: Ной, тримата му синове и техните съпруги. В книгата *Битие* се казва:

> „Тези тримата бяха синове Ноеви; и от тях се разсеяха човеци по всичката земя.“

Прираст на населението от 1/16 (или 6,25 %) годишно след потопа не е изглеждал нереалистичен за Ойлер. Като син на протестантски свещеник и след като през целия си живот е бил религиозен, той стига до заключението:

> „Поради тази причина е съвсем нелепо недоверчивите да възразяват, че за толкова кратко време цялата земя не би могла да бъде населена, като се започне от единединствен човек.“[1]

Ойлер също така забелязал, че ако ръстът е продължавал със същите темпове до 400 години след потопа, населението е щяло да бъде $(1+x)^{400} \times 6 = (10^6/6)^2 \times 6 \approx 166$ милиарда:

> „Цялата Земя обаче никога няма да може да изхрани такова население.“

Тази идея ще бъде доразвита от Малтус половин век по-късно (вж. глава 5).

Третият пример на Ойлер задава въпроса:

> „Ако всеки век човешкото население се удвоява, какъв е годишният прираст?“

[1] В книгата, публикувана от Граунт през 1662 г. (вж. глава 2), се среща следната подобна бележка:

> „Една двойка, а именно Адам и Ева, удвоявайки се на всеки 64 години от общо 5 160 години, колкото според *Писанието* е възрастта на света , ще създаде много повече хора, отколкото са те сега. Затова светът е на не повече от 100 хиляди години, както някои напразно си въобразяват, нито пък на повече от това, което *Писанието* му отрежда.“

Тъй като $(1 + x)^{100} = 2$, с джобен калкулатор получаваме $x = 2^{1/100} - 1 \approx 0{,}00695$. От таблиците за логаритми $100 \log(1 + x) = \log 2$. Така $\log(1 + x) \approx 0{,}0030103$ и $1 + x \approx 1{,}00695$. Следователно населението нараства с $x \approx 1/144$ всяка година. Четвъртият и последен пример е свързан с подобен въпрос:

> „Ако човешката популация се увеличава годишно с $1/100$, бихме искали да знаем колко време ще е необходимо, за да стане популацията десет пъти по-голяма.“

При $(1 + 1/100)^n = 10$ намираме $n \log(101/100) = 1$. Така че $n = 1/(\log 101 - 2) \approx 231$ години. Това е всичко, което може да се намери в „Увод в анализа на безкрайното“ от 1748 г. относно динамиката на населението. Ойлер ще се върне към тази тема по-обстойно няколко години по-късно.

През 1760 г. той публикува в сборника на Академията на науките в Берлин статия, озаглавена „Общо изследване на смъртността и размножаването на човешкия вид“. Тази статия е своеобразен синтез между предишния му анализ на геометричния ръст на популациите и някои по-ранни изследвания на таблици за живот (вж. глава 2). Ойлер разглежда например такъв проблем:

> „Знаейки броя на ражданията и погребенията, които се случват в рамките на една година, да се намери броят на всички живи хора и на годишния прираст при зададена хипотеза за смъртност.“

Тук Ойлер приема, че са известни следните числа:

- броят на ражданията B_n през годината n;
- броят на смъртните случаи D_n през годината n;
- делът q_k на новородените, които достигат възраст $k \geqslant 1$.

Нека, както и преди, P_n е броят на населението през годината n. Неявно Ойлер прави две допълнителни предположения:

- популацията нараства геометрично: $P_{n+1} = r\, P_n$ (положили сме $r = 1 + x$);
- отношението между броя на ражданията и броя на цялото население е постоянно: $B_n/P_n = m$ (m е коефициент на раждаемост).

Тези две предположения означават, че броят на ражданията се увеличава геометрично и с една и съща скорост: $B_{n+1} = r\, B_n$. След това Ойлер разглежда динамиката на населението в интервал от сто години, да речем между $n = 0$ и $n = 100$, като приема, че никой не оцелява след сто години. За да изясним ситуацията, въвеждаме числата $P_{k,n}$ $(k = 1, \ldots, n)$ - брой на хората, родени в година $n - k$, които са живи в началото на годината n. Тогава $P_{0,n} = B_n$ е броят на ражданията през годината n. От дефиницията на коефициента на прежължителност на живот q_k следва, че $P_{k,n} = q_k\, P_{0,n-k} = q_k\, B_{n-k}$. Така че

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

Като разделим това уравнение на $r^{100}\, P_0$, получаваме

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

Това е уравнение, което понякога се нарича „уравнение на Ойлер“ в демографията. Ако отчитаме ражданията и умиранията поотделно, получаваме

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

Така че броят на смъртните случаи също нараства геометрично: $D_{n+1} = r\, D_n$. Освен това,

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

Замествайки (3.3) в уравнение (3.1), получаваме накрая следното:

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

където остава само едно неизвестно, r. Това обикновено се нарича неявно уравнение, тъй като не можем лесно да намерим r като функция на останалите параметри. Можем, обаче, да изчислим лявата и дясната страна на уравнение (3.4) за фиксирана стойност на r и да оставим r да се променя, докато двете страни станат равни. Получената по този начин стойност на r дава прираста на населението

$x = r - 1$. Да отбележим, че от уравнения (3.1) и (3.3), за броя P_n на индивидите в популацията получаваме следния израз:

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

Когато населението е стационарно ($r = 1$), този израз е същият като използвания от Хале за оценка на населението на град Бреслау (вж. глава 2).

Ойлер разглежда и следния въпрос:

> „При зададени хипотези за смъртност и раждаемост, знаейки броя на всички живи хора, намерете колко ще са те на всяка възраст.“

Тъй като са известни коефициентите за продължителност на живот q_k и коефициентът на раждаемост m, темпът на растене r може да бъде изчислен от уравнение (3.1). През годината n броят на хората, родени през годината $n-k$, е $q_k\, B_{n-k} = q_k\, B_n/r^k$ (с $q_0 = 1$). Така че частта от цялото население на възраст k е

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

Тази пропорция е постоянна. Използвайки терминологията на Лотка (вж. глава 10), се казва, че населението е «стабилно»: възрастовата пирамида запазва същата форма във времето.

Ойлер изследва отново проблема за съставяне на таблици за живот, но за популации, които не са стабилни и растат геометрично.

> „Като знаете броя на всички живи хора, като знаете по същия начин броя на ражданията и броя на смъртните случаи на всяка възраст в рамките на една година, намерете закона за смъртността.“

Под „закон за смъртността“ Ойлер разбира съвкупността от коефициентите за преживяване q_k. Предполага се, че общият брой на населението е известен чрез преброяване, което не е било така за Хале (вж. глава 2). Уравнение (3.2) показва, че темпът на растене е

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

Нека $D_{k,n}$ е броят на хората, които умират на възраст k през годината n: тези хора са родени през годината $n-k$. Така че $D_{k,n} =$

$(q_k - q_{k+1})\, B_{n-k}$. Обаче, $B_{n-k} = B_n / r^k$. Следователно коефициентите за преживяване q_k могат да бъдат изчислени с помощта на следната рекурентна формула:

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

за всички $k = 1, \ldots, n$, като $q_0 = 1$. Тази формула, умножена по B_n, е същата, както формула (2.1), използвана от Хале за стационарния случай $r = 1$. Въпреки това Ойлер набляга на факта, че неговият метод за изчисляване на коефициентите на преживяване q_k предполага, че населението се увеличава редовно, като не се отчитат случайности от типа на чумни епидемии, войни, глад и др. Ако при преброяванията по времето на Ойлер се е записвала възрастта на хората (както е в Швеция), това допускане не би било необходимо и коефициентите q_k биха могли да се изчислят по-лесно.

Като има предвид коефициентите за преживяване q_k, Ойлер показва също как да се изчисли цената на анюитетите за цял живот. Той не споменава трудовете на Хале или дьо Моавър по този въпрос. Ойлер е използвал лихвен процент от 5 % и таблицата за живот, публикувана през 1742 г. от холандеца Вилем Керсебум.

Ойлер не е единственият учен в Берлинската академия, който се интересува от демография. Неговият колега Йохан Петер Зюсмилх (Süßmilch) публикува през 1741 г. трактат на немски език, озаглавен „Божественият ред в промените на рода човешки чрез раждане, смърт и размножаване“, който днес се смята за първия трактат, посветен изцяло на демографията. През 1752 г. Зюсмилх написва и книгата „За бързия растеж на град Берлин“.

През 1761 г. Зюсмилх публикува второ издание на своя трактат. В главата, наречена „За скоростта на нарастване и времето за удвояване на популациите“, той включва интересен математически модел, който Ойлер е разработил за него. Моделът е подобен на този на Фибоначи (вж. глава 1), но за човешка популация. Започвайки с двойка (един мъж и една жена), и двамата на възраст 20 години през годината 0, Ойлер предположил, че хората умират на 40-годишна възраст и се женят на 20-годишна възраст, а всяка двойка има шест деца: две деца (момче и момиче) на 22-годишна възраст, други две на 24-годишна възраст и последните две на 26-годишна възраст. Преброявайки годините две по две, така че B_i е

Фигура 3.2:
Зюсмилх (1707–1767)

броят на ражданията през годината $2i$, Ойлер стига до извода, че

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

за всички $i \geqslant 1$. Началните условия са както следва: $B_{-12} = 0$, $B_{-11} = 0$, $B_{-10} = 2$ и $B_i = 0$ за $0 \leqslant i \leqslant 9$. По този начин Ойлер може да изчисли броя на ражданията, както е показано във втората колона на таблица 3.1. Тогава броят на смъртните случаи D_i през година $2i$ е равен на броя на ражданията през година $2i - 40$: $D_i = B_{i-20}$ за $i \geqslant 10$, докато $D_i = 0$ за $i \leqslant 9$. Що се отнася до броя P_i на хората, живи през година $2i$, той е равен на броя на хората, живи през година $2i - 2$, плюс броя на ражданията през година $2i$, минус броя на умиранията през година $2i$: $P_i = P_{i-1} + B_i - D_i$.

Тази глава от книгата на Зюсмилх завършва с бележка, която вече е могла да бъде направена за редицата на Фибоначи:

> „Големият безпорядък, който сякаш преобладава в таблицата на Ойлер, не пречи броят на ражданията да следва един вид прогресия, която се нарича рекурентна редица [...] Какъвто и да е първоначалният безпорядък на тези прогресии, те се превръщат в геометрична прогресия, ако не бъдат прекъснати, а безпорядъкът в началото малко по малко избледнява и почти напълно изчезва.“

В книгата не се говори повече за математиката на този модел на населението. Въпреки това Ойлер стига много по-далеч в ръкопис, озаглавен „За размножаването на човешкия род“, който остава не-

Таблица 3.1: Таблицата на Ойлер.

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

публикуван по време на живота му. Търсейки решение на уравнение (3.5) от вида $B_i = c\,r^i$, т.е., геометрична прогресия, след опростяване той получава полиномно уравнение от 13-та степен:

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

Той търси решение, близко до $r = 1$. Използвайки таблица за логаритми при изчисляване на r^{13}, той забелязал, че

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

Така че уравнението (3.6) има корен между 1,09 и 1,10. Приближавайки функцията $1 + r + r^2 - r^{13}$ чрез линейна отсечка в този интервал, Ойлер получава

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

Тъй като годините се броят две по две, броят на ражданията има тенденция да се умножава по $\sqrt{r}$ всяка година. Този брой се удвоява на всеки n години, ако $(\sqrt{r})^n = 2$, т.е., на всеки $n = 2\,\log 2/\log r \approx$ 15 години. Тъй като асимптотично $B_i \approx c\,r^i$ и тъй като броят D_i на смъртните случаи през годината $2i$ е равен на B_{i-20}, получаваме $D_i \approx B_i/r^{20}$ с $r^{20} \approx 6{,}25$. Броят на новородените е около шест пъти по-голям от броя на починалите. Броят P_i на живите хора през годината $2i$ е равен на $B_i + B_{i-1} + \cdots + B_{i-19}$, получаваме също, че

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

Общият брой на населението е близо десет пъти по-голям от броя на новородените.

Доказателството, че редицата (B_i), показана в таблица 3.1, наистина расте асимптотично като r^i, е по-сложно. Още от работата на Абрахам дьо Моавър върху рекурентни редици е известно, че ако запишем $f(x)$ като «пораждаща функция»

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

тя може да се разглежда и изучава като рационална функция. Ойлер е обяснил метода в своя „Увод в анализа на безкрайното“

през 1748 г.: рекурентното отношение (3.5) наистина показва, че

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

Така че

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

Ойлер е знаел, че такава рационална функция може да се представи във вида

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

където числата $x_1, \ldots, x_{13}$ са корените, реални или комплексни, на уравнението $1 - x^{11} - x^{12} - x^{13} = 0$. Така извеждаме, че

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

Тъй като B_i е коефициентът на x^i в $f(x)$, Ойлер получава, че

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

когато $i \to +\infty$, където x_k е коренът с най-малка абсолютна стойност. С други думи, B_i има тенденция да расте геометрично като $(1/x_k)^i$. Остава да се отбележи, че x_k е корен на уравнението $1 - x^{11} - x^{12} - x^{13} = 0$ тогава и само тогава, когато $r = 1/x_k$ е корен на уравнението (3.6). Някои детайли от доказателството са окончателно изяснени от Гумбел в 1916 г.

Зюсмилх публикува трето издание на своя трактат през 1765 г. и умира в Берлин през 1767 г. След влошени отношения с пруския крал, през 1766 г. Ойлер се връща в Санкт Петербург. Въпреки че губи зрението си, с помощта на своите синове и на колеги, той продължава да публикува голям брой трудове, особено по алгебра, интегрално смятане, оптика и корабостроене. Неговите „Писма на различни теми от естествената философия, адресирани до една германска принцеса“, написани в Берлин между 1760 и 1762 г., са публикувани между 1768 и 1772 г. и се превръщат в бестселър в цяла Европа. Ойлер умира в Санкт Петербург през 1783 г. Приносът му към математическата демография, особено анализът му на „стабилната“ възрастова пирамида при експоненциален ръст на населението, ще бъде открит отново едва през XX век (вж. глави 10 и 21).

Източници за допълнително четене

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)

Глава 4

Даниел Бернули, д'Аламбер и имунизация от едра шарка (1760)

През 1760 г. Даниел Бернули пише статия, в която моделира разпространението на едра шарка. По негово време е имало много спорове около имунизацията - практика, която може да предпази хората, но може да бъде и смъртоносна. Той използва Халеевата таблица за живот и някои данни за дребната шарка, за да покаже, че имунизцията е изгодна, ако свързаният с нея риск от смърт е по-малък от 11 %. Имунизацията след раждане може да увеличи продължителността на живот с три години. Д'Аламбер критикува работата на Бернули, която обаче е първият математически модел в епидемиологията.

Даниел Бернули (Bernoulli) е роден през 1700 г. в Грьонинген, Нидерландия. В семейството му вече има двама известни математици: баща му Йохан Бернули и чичо му Якоб Бернули. През 1705 г. Йохан се премества в Базел, Швейцария, където заема професорското място, освободено след смъртта на Якоб. Йохан не иска синът му да изучава математика. Затова Даниел се насочва към медицина и получава докторска степен през 1721 г. с дисертация за дишането. Той се премества във Венеция и започва да се занимава с математика, като през 1724 г. публикува книга. След като през същата година печели награда от Парижката академия на науките за есето „За съвършенството на пясъчния часовник на кораб в морето", той получава професорско място в новата Академия в Санкт Петербург. През тези години той работи конкретно върху рекурентни редици и върху „парадокса на Санкт Петербург", тема от теория на вероятностите. През 1733 г. Даниел Бернули се завръща в Базелския университет, където преподава последователно ботаника, физиология и физика. През 1738 г. той публикува книга за динамика на флуидите, която остава известна в историята на физиката. Около 1753 г. едновременно с Ойлер и д'Аламбер той се интересува от проблема за вибриращите струни, който предизвиква важен математически спор.

Фигура 4.1:
Даниел Бернули
(1700–1782)

През 1760 г. той представя в Парижката академията на науките статия, озаглавена „Опит за нов анализ на смъртността, причинена от едра шарка, и на предимствата от имунизация за нейното предотвратяване“. Въпросът е дали имунизацията (доброволното въвеждане в организма на малко количество от по-малко заразна едра шарка в организма, за да се предпази от последващи инфекции) трябва да се насърчава, въпреки че понякога това завършва със смърт. Тази техника е била позната отдавна в Азия и е въведена през 1718 г. в Англия от лейди Монтагю, съпругата на британския посланик в Османската империя. Във Франция, въпреки смъртта от дребна шарка на най-големия син на Луи XIV през 1711 г., имунизацията се е приемала неохотно. Волтер, който е оцелял от дребна шарка през 1723 г., и който е живял няколко години в изгнание в Англия, наблюдавайки последните нововъведения, пледира за имунизация в своите „Философски писма“ през 1734 г. Френският учен Ла Кондамин, който също е преживял дребна шарка, пледира в Парижката академията на науките през 1754 г. за имунизация.

Преди да умре в Базел през 1759 г., Мопертюи насърчава Даниел Бернули да проучи проблема с имунизацията от математическа гледна точка. По-конкретно, задачата е била да се намери начин да се сравни дългосрочната полза от имунизация с непосредствения риск от смърт. За тази цел Бернули прави следните опростяващи допускания:

- хората, заразени с едра шарка за първи път, умират с вероятност p (независимо от възрастта) и оцеляват с вероятност $1 - p$;

- всеки има вероятност q да се зарази всяка година; по-точно, вероятността един индивид да се зарази на възраст от x до $x + dx$ е $q \cdot dx$, където dx е безкрайно малък период от време;

- хората, преживели дребна шарка, са защитени от нови инфекции до края на живота си (те са били имунизирани).

Нека $m(x)$ е броят на смъртните случаи на възраст x поради причини, различни от дребна шарка: вероятността един индивид да умре в безкрайно малък период от време dx на възраст от x до $x + dx$ е $m(x) \cdot dx$. Разглеждайки група от хора на брой P_0, родени през една и съща година, да се определят:

- $S(x)$ - броят на „податливите (възприемчивите)“ хора[1], които са все още живи на възраст x, без да са били заразени с дребна шарка;

- $R(x)$ - броят на хората, които са живи на възраст x и са преживели дребна шарка;

- $P(x) = S(x) + R(x)$ - общият брой на хората, които са живи на възраст x.

Раждането съответства на възраст $x = 0$. Така че $S(0) = P(0) = P_0$ и $R(0) = 0$. Прилагайки методи за пресмятане, разработени в края на XVII в. от Нютън, Лайбниц, а по-късно и от баща му, Даниел Бернули забелязва, че на възраст от x до $x + dx$ (като dx е безкрайно малко) всеки възприемчив индивид има вероятност $q\, dx$ да бъде заразен с едра шарка и вероятност $m(x)\, dx$ да умре от други причини. Така че намаляването на броя на възприемчивите хора е $dS = -S\, q\, dx - S\, m(x)\, dx$, което води до следното диференциално уравнение:

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

В това уравнение dS/dx е производната на функцията $S(x)$. През същия малък интервал от време броят на хората, които умират от дребна шарка, е $p\, S\, q\, dx$, а броят на хората, които оцеляват от дребна шарка, е $(1 - p)\, S\, q\, dx$. Освен това има и $R \cdot m(x)\, dx$ хора,

[1] По-точно, това е очакването за този брой, който може да варира непрекъснато, а не само с единици.

които умират по причини, различни от дребна шарка. Това води до второ диференциално уравнение:

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

Като съберем двете уравнения, получаваме

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

От уравнения (4.1) и (4.3) Бернули показва, че частта от хората, които все още са възприемчиви на възраст x, е

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

За да получи формула (4.4), Бернули елиминира $m(x)$ от уравненията (4.1) и (4.3):

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

След пренареждане се получава

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

Виждаме, че лявата страна е производната на $f(x) = S(x)/P(x)$, която е частта на възприемчивите хора от населението на възраст x. Следователно

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

Решението на този тип уравнения е било вече известно от няколко десетилетия благодарение на работа на Якоб Бернули, чичо на Даниел. Ако разделим това уравнение с f^2 и разгледаме $g(x) = 1/f(x)$, ще видим, че $dg/dx = q\,g - p\,q$ и че $g(0) = 1/f(0) = 1$. Ако означим $h(x) = g(x) - p$, получаваме $dh/dx = q\,h$. Така че $h(x) = h(0)\,e^{q\,x} = (1-p)\,e^{q\,x}$. Накрая $g(x) = (1-p)\,e^{q\,x} + p$ и $f(x) = 1/g(x)$.

За да приложи теорията си, Бернули използва Халеевата таблица за смъртност (вж. глава 2). Тази таблица дава броя на хората, които са все още живи в началото на годината x (за $x = 1, 2...$) сред кохорта от 1 238 души, родени през годината 0. Но в рамките на своя модел Бернули се нуждае от броя на хората $P(x)$, които действително достигат възраст x, което е малко по-различно. Тъй като Бернули - както и повечето негови съвременници - не осъзнавал разликата (статията на Хале наистина не е много ясна), той запазил числата в Халеевата таблица с изключение на първото число 1 238, което заменил с 1 300, за да получи реалистична оценка за смъртността през първата година на живот. Тези числа са показани във втората колона на таблица 4.1.

Бернули избрал вероятността за смърт от дребна шарка $p = 1/8 = 12{,}5\,\%$, което е в съгласие с наблюденията по негово време. Годишната вероятност за заразяване с едра шарка q не може да бъде оценена директно. Затова Бернули сигурно е опитал няколко стойности за q и накрая е избрал такава, че броят на смъртните случаи от едра шарка след всички изчисления по-долу да е около $1/13$ от общия брой на смъртните случаи - отношение, което тогава е наблюдавано в няколко европейски градове. Изборът $q = 1/8$ годишно се оказва добър, както ще видим сега[2].

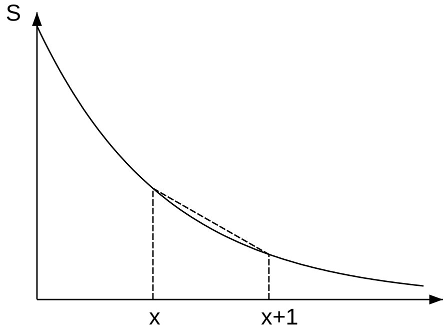
С помощта на формула (4.4) и стойностите на $P(x)$ във втората колона на таблицата можем да изчислим броя $S(x)$ на възприемчивите хора на възраст x: това е третата колона на таблицата, закръглена до най-близкото цяло число. Четвъртата колона показва броя $R(x) = P(x) - S(x)$ на хората на възраст x, които са оцелели след прекарана дребна шарка. Петата колона, в реда, съответстващ на възраст x, показва броя на смъртните случаи от дребна шарка на възраст от x до $x + 1$. Теоретично този брой би трябвало да е интегралът $p\,q \int_x^{x+1} S(t)\,dt$, но формулата $p\,q\,[S(x) + S(x+1)]/2$ дава добро приближение, както е показано на фигура 4.2: площта на трапеца е близка до площта под кривата, т.е. до интеграла от функцията.

Бернули забелязал, че сборът от всички числа в петата колона дава 98 смъртни случая от едра шарка преди 24-годишна възраст. Ако продължим таблицата за по-възрастните, ще открием само още три смъртни случая от дребна шарка сред 32 души, които все още са били възприемчиви на 24-годишна възраст. Накратко казано, като се започне от 1 300 раждания, съдбата на 101 души е да умрат

[2] Фактът, че p и q са равни, е просто съвпадение.

Таблица 4.1: Халеева таблица за смъртност и изчисленията на Бернули.

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



Фигура 4.2: Площта на трапеца, показан с пунктири, апроксимира интеграла от функцията S между x и $x+1$.

от дребна шарка. Това е почти точно очакваната дроб $1/13$.

Тогава Бернули разглежда ситуация, при която ваксина от едрата шарка се поставя на всички след раждането им без да причини смърт. Дребната шарка би била изкоренена и въпросът е да се оцени с колко ще се увеличи продължителността на живот. Изхождайки от същия брой раждания P_0, нека означим с $P^*(x)$ броят на хората на възраст x, които нямат дребна шарка. Намираме, че

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

Бернули показва, че

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

където $P(x)$ е, както бе прието по-горе, населението на възраст x, при наличие на дребна шарка.

Всъщност, както и преди, елиминирайки $m(x)$ от уравнения (4.6) и (4.3), Бернули получава след пренареждане

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

Той означава $h(x) = P(x)/P^*(x)$, използва формула (4.4), умножава числителя и знаменателя с $e^{-q\,x}$, и получава

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

което е еквивалентно на $\frac{d}{dx}\log h = \frac{d}{dx}\log(1-p+p\,e^{-q\,x})$, само че log означава естествен (натурален) логаритъм, а не десетичен логаритъм. Тъй като $h(0)=1$, намираме $h(x) = 1-p+p\,e^{-q\,x}$.

Да отбележим, че отношението $P(x)/P^*(x)$ клони към $1-p$, когато възрастта x е достатъчно голяма. Шестата колона в таблица 4.1 показва стойностите на $P^*(x)$. Начин да се сравнят $P(x)$ и $P^*(x)$ е да се оцени очакваната продължителност на живот при раждане, чийто теоретичен израз при наличие на дребна шарка е

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

Подобен израз за $P^*(x)$, вместо $P(x)$, е валиден и без предположение за дребна шарка. Бернули е използвал приблизителната формула $[\frac{1}{2}P(0)+P(1)+P(2)+\cdots]/P_0$, която се получава по метода на трапеците (фигура 4.2). Продължавайки таблицата от 24 години до 84 години (вж. таблица 2.1), той получава накрая, че продължителността на живот при наличие на дребна шарка, означена с E, е равна на $[\frac{1}{2}\times 1\,300+1\,000+\cdots+20]/1\,300 \approx 26{,}57$ години, т.е. 26 години и 7 месеца. Без дребна шарка той намира, че продължителността на живот E^* е равна на $[\frac{1}{2}\times 1\,300+1\,015+\cdots+23]/1\,300 \approx 29{,}65$ години, т.е. 29 години и 8 месеца. Имунизирането след раждане би увеличило продължителността на живот с повече от три години.

Можем да отбележим, че има по-прост и по-бърз метод от този, използван от Бернули, за да се получат тези формули. Започвайки от диференциалното уравнение (4.1) за $S(x)$, първо виждаме, че

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

Използваме този израз в уравнение (4.2), и намираме

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

Уравнение (4.6) за $P^*(x)$ показва, че

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

Формули (4.4) и (4.7) следват веднага!

Разбира се, имунизацията с по-слабо заразяващ щам на дребна шарка не е напълно безопасна. Ако p' е вероятността да се умре от дребна шарка точно след имунизация ($p' < p$), то средната продължителност на живот би била $(1-p')\,E^*$, ако всички са ваксинирани при раждането си. Тази продължителност на живот остава по-висока от естествената продължителност на живота E, ако $p' < 1 - E/E^*$, което е около 11 %. По онова време е било трудно да се получат данни за p'. Но Бернули е преценил, че рискът p' е по-малък от 1 %. За него нямало никакво съмнение, че държавата трябва да насърчава имунизацията. Той заключава:

> „Просто бих искал по този въпрос, който толкова силно засяга благосъстоянието на човешката раса, да не се вземат решения без да се осигури достъп до всички знания и изводи след анализ и изчисления.“

Работата на Бернули е представена в Парижката академия на науките през април 1760 г. Същата година през ноември д'Аламбер представя коментар, озаглавен „Върху приложението на теория на вероятностите при имунизация срещу едра шарка“. Коментарът е публикуван скоро след това във втория том на неговите *Opuscules mathématiques* с по-подробни изчисления и заедно с друг труд, озаглавен „Математическа теория на имунизацията“. Д'Аламбер критикува предположенията на Бернули за вероятността от заразяване и вероятността от смърт от едра шарка, които не зависят от възрастта. Той предлага различно решение, което не изисква тези предположения. Да означим с $v(x)$ смъртността от дребна шарка на възраст x, с $m(x)$ - смъртността по други причини, и с $P(x)$ -

броят на хората, които са все още живи. Така че

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

Сравнявайки това с уравнение (4.3) виждаме, че в действителност $v(x) = p\, q\, S(x)/P(x)$. Тук получаваме

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

където $P^*(x)$ е броят на хората, които са живи на възраст x, когато едрата шарка е изчезнала.

Фигура 4.3:
д'Аламбер (1717–1783)

Всъщност можем или да заменим функцията $m(x)$ в уравнения (4.6) и (4.9), или да използваме формула (4.8) за $P^*(x)$ и факта, че решението на (4.9) се задава така:

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

Формула (4.10), дадена от д'Аламбер, не противоречи на формулата на Бернули (4.7). Тя просто използва различен тип информация, това е $v(x)$, която обаче не е била достъпна по онова време, тъй като регистрите на смъртните случаи са включвали причината за смърт, но не и възрастта на починалия. Д'Аламбер предполага, че не може да се направи реално заключение дали имунизацията е била полезна, преди да станат достъпни този тип данни.

Д'Аламбер критикува дали и доколко е полезно да се основаваме на продължителността на живот като критерий при вземане на решение, тъй като тя придава еднаква тежест за всички години, независимо дали става дума за близки години или за далечното бъдеще. Той забелязва, че от гледна точка на индивида или на държавата не всички години имат еднаква „полезност“, като младата и старата възраст са по-малко ценни от средната възраст. Въпреки всички тези критики д'Аламбер се обявява в подкрепа на имунизацията.

Поради забавяне в процеса на публикуване, трудът на Бернули се появява едва през 1766 г., докато д'Аламбер успява да публикува собствения си труд много бързо. Бернули изразява огорчението си в писмо до Ойлер:

> „Какво ще кажете за огромните баналности на великия д'Аламбер за вероятностите: тъй като твърде често се оказвам несправедливо третиран в неговите публикации, преди известно време реших да не чета повече нищо, излязло от неговото перо. Взех това решение по повод на един ръкопис за имунизацията, който изпратих в Парижката академия преди осем години, и който беше високо оценен за новостите при анализа. Смея да твърдя, че това положи началото на нова област в математиката. Изглежда, че успехът на този нов анализ му е причинил болки в сърцето. Той го критикува по хиляди начини, всички еднакво нелепи, и след като го е разкритикувал добре, претендира, че е първият автор на теория, за която не се е чувало и споменавало. Той обаче е знаел, че ръкописът ми ще се появи едва след около седем-осем години. Той е можел да знае за това само в качеството си на член на Академията. При това положение ръкописът ми е трябвало да остане свещен, докато не стане публично достояние. *Dolus an virtus quis in hoste requirat?*“[3]

Въпреки появилите се трудове на Бернули и д'Аламбер, във Франция не се провежда широкомащабно имунизиране. Крал Луи XV умира от едра шарка през 1774 г. Скоро след това придворните лекари ваксинират останалите членове на кралското семейство. Проблемът губи значението си, когато Едуард Дженър открива, че имунизирането на хора с кравешка едра шарка („имунизация“)

[3]„Какво значение има дали с храброст или с хитрост ще победиш врага?“ Вергилий: „Енеида“, книга II.

предпазва от дребна шарка и е безопасно. Неговият труд „Изследване на причините и последиците от вариолата“ е публикуван през 1798 г. Имунизацията се разпространява бързо в цяла Европа. Обаче разработените методи за изчисление и увеличение на продължителността на живот, ако се премахне една причина за смърт, се използват и до днес.

През следващите десетилетия се събират данни за възрастта, на която хора умират от дребна шарка. Проблемът е преразгледан от учени, сред които са:

- Йохан Хайнрих Ламберт, математик от Берлинската академия, през 1772 г;
- Еманюел-Етиен Дювилар, който по това време отговаря за статистика на населението в Министерството на вътрешните работи в Париж, в своя „Анализ и таблици за влиянието на едрата шарка върху смъртността на всяка възраст“ (1806 г.);
- Пиер-Симон Лаплас в своята „Аналитична теория на вероятностите“ (1812).

Дювилар и Лаплас например показват как да се модифицира формула (4.7), когато параметрите p и q зависят от възрастта:

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

Тук $p(x)$ е вероятността човек да умре от дребна шарка, ако се е заразил на възраст x, а $q(x)$ е вероятността той да е бил заразен с дребна шарка на възраст x.

След тази работа върху едрата шарка Даниел Бернули не разглежда други проблеми от популационната динамика. Умира в Базел през 1782 г. Д’Аламбер умира в Париж една година по-късно.

Източници за допълнително четене

1. Bernoulli, D.: Réflexions sur les avantages de l’inoculation. *Mercure de France*, 173–190 (juin 1760). retronews.fr
2. 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

3. 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
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

Глава 5

Малтус и пречките за геометричния растеж (1798)

> През 1798 г. Малтус публикува „Есе за законите на населението“, в което твърди, че снабдяването с храна за дълъг период от време не може да следва естествената тенденция на човешкото население да расте експоненциално. Ако населението остава относително постоянно, това се дължи на факта, че голяма част от човечеството страда от недостиг на храна. Малтус разглежда „принципа на населението“ като аргумент за несъгласие с трудовете на Годуин и Кондорсе, които наблягат на растежа на човешките общества. Есето на Малтус оказва влияние върху теорията за еволюцията на Дарвин и Уолъс, критикувано е от Маркс, но е приложено на практика с китайската политика „едно семейство - едно дете“.

Томас Робърт Малтус (Malthus) е роден през 1766 г. близо до Лондон като шестото от седем деца в семейството. Баща му, приятел и почитател на Жан-Жак Русо, е първият му учител. През 1784 г. младият Малтус започва да изучава математика в Кеймбриджкия университет. Получава диплома през 1791 г., става член на колежа „Исус“ през 1793 г. и англикански свещеник през 1797 г.

Фигура 5.1: Малтус (1766–1834)

През 1798 г. Малтус публикува анонимно книга, озаглавена „Есе за законите на населението, засягащи бъдещото подобряване на обществото, с бележки за спекулациите на г-н Годуин, г-н Кондорсе и други автори“. Тя е реакция на „Изследване на политическата справедливост“ на Годуин (1793 г.) и „Изложение за прогреса на човешкия ум“ на Кондорсе (1794 г.). Въпреки ужасите, които Френската революция извършва в името на прогреса, двамата автори твърдят, че нарастването на обществото е неизбежно. Малтус не споделя същия оптимизъм. Той твърди, че английските закони за бедните, които помагат на бедните многодетни семейства, благоприятстват нарастването на населението, без да насърчават подобен ръст в производството на храна. Струва му се, че тези закони не облекчават бедните, а точно обратното. В по-общ план, тъй като населението винаги нараства по-бързо от производството на храна, част от обществото изглежда е обречено на мизерия, глад или епидемии: това са бичове, които забавят растежа на населението и които според Малтус са основни пречки за растежа на обществото. Всички теории, обещаващи напредък, биха били просто утопични. Тези идеи подтикват Малтус да публикува книгата си през 1798 г. Ето как той обобщава своята теза:

> [...] „силата на населението е безкрайно по-голяма от силата на земята да произвежда храна за човека. Населението, когато не се контролира, се увеличава в геометрично отношение. Производството на храна се увеличава само в аритметично отношение. Бегло запознаване с числата показва безкрайността на първата сила в сравнение с втората. Според онзи закон на нашата природа, който прави храната необходима за живота на човека, ефектите от тези две неравни сили трябва да се поддържат равни. Това предполага строг и постоянно действащ контрол върху населението от гледна точка на трудностите за изхранване. Тази трудност неминуемо ще се появява някъде и сигурно ще се усеща сериозно от голяма част от човечеството.“

Книгата на Малтус е много успешна, въпреки че съдържа малко данни. Малтус например забелязал, че през XVIII век населението на САЩ се е удвоявало на всеки двадесет и пет години. Той не се опитва да развие тезите си в математически модели, но проправя пътя за по-късната работа на Адолф Кетеле и Пиер-Франсоа Верхулст. Тези теми ще бъдат предмет на следващата глава.

След публикуването на книгата си Малтус пътува с приятели първо до Германия, Скандинавия и Русия, а след това до Франция и Швейцария. Събраната информация по време на пътуванията, той публикува под свое име в значително разширено второ издание през 1803 г. с различно подзаглавие: „Есе за законите на населението или преглед на неговите минали и настоящи последици за човешкото щастие, с изследване на нашите перспективи за бъдещо отстраняване или намаляване на злините, които то поражда“. В това ново издание подробно се разглеждат пречките за нарастване на населението в различни страни: отлагане на бракове, аборти, детеубийства, глад, войни, епидемии, икономически фактори ... За Малтус отлагането на брака е най-добрият вариант за стабилизиране на населението. Следват още четири издания на книгата - през годините 1806, 1807, 1817 и 1826. През 1805 г. Малтус става професор по история и политическа икономия в ново училище, създадено от Западноиндийската компания за нейните служители. Той публикува също така „Изследване на природата и прогреса на рентата“ (1815 г.) и „Принципи на политическата икономия“ (1820 г.). Избран е за член на Кралското дружество (*Royal Society*) (1819 г.). През 1834 г. той е един от основателите на Кралското статистическото дружество. Умира близо до Бат през същата година.

Работата на Малтус оказва силно влияние върху развитието на теорията за еволюцията. Чарлз Дарвин, завърнал се от пътуване на борда на кораба „Бийгъл“, прочита книгата на Малтус за населението през 1838 г. Ето какво пише той в увода към известната си книга „Произходът на видовете“, публикувана през 1859 г:

> „В следващата глава ще бъде разгледана борбата за оцеляване между всички органични същества по света, която неизбежно произтича от високата им геометрична скорост на растене. Това е доктрината на Малтус, приложена към цялото животинско и растително царство.“

Алфред Ръсел Уолъс, който разработва теорията за еволюцията по времето на Дарвин, също казва, че идеите му се появили след като е прочел книгата на Малтус.

За разлика от него, ето гледната точка на Карл Маркс за успеха на книгата на Малтус, която може да се прочете в бележка под линия на неговия труд „Капиталът“:

> „Ако читателят ни напомни за Малтус, чието *Essay on Population* е излязло през 1798 г., аз пък ще припомня,

> че това съчинение в първоначалния си вид е само ученически повърхностен и попски издекламиран плагиат от Дефо, сър Джеймс Стюърт, Таунсенд, Франклин, Уолас и др. и не съдържа даже едно единствено самостоятелно обмислено положение. Сензацията, възбудена от този памфлет, се дължи само на партийни интереси. Френската революция намерила в британското кралство страстни защитници: ‚Принципът за населението‘, разработен постепенно през 18 век и по-нататък, в една голяма социална криза възвестен с тъпани и тромпети като най-сигурна противоотрова против ученията на Кондорсе и др., бил посрещнат с ликуване от английската олигархия като велик изкоренител на всички стремежи към разтеж на човечеството. Малтус, извънредно изумен от своя успех, се заловил да натъпква в старата си схема повърхностно компилиран материал и да добавя и нов, обаче не открито, а само присвоявано от него.“

Със сигурност тезите на Малтус не са били съвсем нови. Например идеята, че населението има тенденция да расте геометрично, често се приписва на него, въпреки че в глава 3 видяхме, че тази идея е била позната на Ойлер половин век по-рано[1]. Малтус обаче ѝ дава гласност, като я свързва по полемичен начин с реални законодателни проблеми. По ирония на съдбата именно в комунистически Китай предложението на Малтус за ограничаване на раждаемостта ще намери най-яркото си приложение (вж. глава 25).

Източници за допълнително четене

1. Condorcet: *Esquisse d'un tableau historique des progrès de l'esprit humain.* Agasse, Paris (1794). gallica.bnf.fr
2. Darwin, C.: *On the Origin of Species by Means of Natural Selection.* John Murray, London (1859). darwin-online.org.uk
3. Godwin, W.: *An Enquiry Concerning Political Justice* (1793). archive.org
4. Malthus, T.R.: *An Essay on the Principle of Population* (1798). econlib.org

[1] Р. А. Фишер (вж. глави 14 и 20) нарича това „Малтусов параметър“ - прираста на населението, въпреки че Малтус споменава трактата на Зюсмилх в собствената си книга.

5. Маркс, К. (преводач: Сабитаев, К.): „Капиталът“, т.1., „К. Маркс, Ф. Енгелс, Съчинения“. Издателство на Българската комунистическа партия, София (1968) marxists.org
6. Simpkins, D.M.: Malthus, Thomas Robert. In: Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 9, 67–71. Scribner, New York (1974)

Глава 6

Верхулст и логистичното уравнение (1838)

През 1838 г. белгийският математик Верхулст въвежда логистичното уравнение, което е своеобразно обобщение на уравнението за експоненциален растеж, но при наложено ограничение за максимален брой на населението. За да оцени неизвестните параметри, той използва данни от няколко държави, поспециално от Белгия. Работата на Верхулст е преоткрита едва през 20-те години на миналия век.

Пиер-Франсоа Верхулст (Verhulst) е роден през 1804 г. в Брюксел. През 1825 г. получава докторска степен по математика от университета в Гент. Интересува се и от политика. Докато е в Италия, за да преодолее туберкулозата си, той пледира без успех в полза на идеята за конституция на папските държави. След революцията от 1830 г. и обявяване на независимостта на Белгия, той публикува историческо есе за един патриот от XVIII век. През 1835 г. става професор по математика в новосъздадения Свободен университет в Брюксел.

Фигура 6.1:
Верхулст (1804–1849)

През същата 1835 г. неговият сънародник Адолф Кетеле, статистик и директор на обсерваторията в Брюксел, публикува „Трактат за човека и развитието на неговите способности“. Кетеле изказва предположение, че населението не може да нараства геометрично за дълъг период от време, тъй като препятствията, споменати от Малтус, образуват един вид „съпротива“, която според него (по аналогия с механиката) е пропорционална на квадрата на скоростта на нарастване на населението. Тази аналогия няма реална основа, но е вдъхновила Верхулст.

Всъщност през 1838 г. Верхулст публикува „Бележка относно закона за нарастване на населението“. Ето няколко откъса:

> „Знаем, че известният Малтус е доказал принцип, че човешкото население има тенденция да нараства в геометрична прогресия, така че да се удвои след определен период от време, например на всеки двадесет и пет години. Това твърдение не подлежи на съмнение, ако се абстрахираме от нарастващите трудности да се намира храна [...]
>
> Следователно виртуалното нарастване на населението е ограничено от размера и плодородието на страната. В резултат на това населението се приближава все повече към стабилно състояние.“

Верхулст вероятно е осъзнал, че механичната аналогия на Кетеле не е разумна, и вместо това е предложил следното (все още донякъде произволно) диференциално уравнение за размера на популацията $P(t)$ в момент t:

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

Когато популацията $P(t)$ е малка в сравнение с параметъра K, получаваме приближеното уравнение

$$\frac{dP}{dt} \approx r\,P\ ,$$

чието решение е $P(t) \approx P(0)\,e^{r\,t}$, т.е. нарастването е експоненциално[1]. Скоростта на растене намалява с приближаването на $P(t)$ към K. Тя дори би станала отрицателна, ако $P(t)$ може да надхвърли K. За да получим точен израз за решението на уравнение (6.1), можем да постъпим както Даниел Бернули за уравнение (4.5).

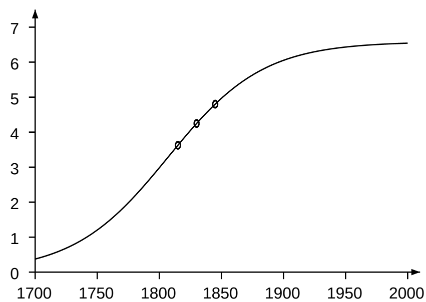
[1] Обикновено се говори за геометричен ръст в модели с дискретно време и за експоненциален растеж в модели с непрекъснато време, но по същество това е едно и също нещо.

Като разделим уравнението (6.1) с P^2 и означим $p = 1/P$, намираме $dp/dt = -r\,p + r/K$. С означението $q = p - 1/K$ получаваме $dq/dt = -r\,q$ и $q(t) = q(0)\,e^{-r\,t} = (1/P(0) - 1/K)\,e^{-r\,t}$. Така можем да изведем $p(t)$ и $P(t)$.

Накрая след пренареждане получаваме

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

Общият брой на населението нараства прогресивно от $P(0)$ при $t = 0$ до границата K, която се достига само при $t \to +\infty$ (фигура 6.2).



Фигура 6.2: Населението на Белгия (в милиони) и логистичната крива. Изобразените точки върху кривата съответстват на данните за годините 1815, 1830 и 1845. Стойностите на параметрите са тези от статията от 1845 г.

Без да посочва стойностите, които използва за неизвестните параметри r и K, Верхулст сравнява резултата си с данни за населението на Франция между 1817 и 1831 г., на Белгия между 1815 и 1833 г., на графство Есекс в Англия между 1811 и 1831 г. и на Русия между 1796 и 1827 г. Съответствието се оказало доста добро.

През 1840 г. Верхулст става професор в Кралското военно училище в Брюксел. През следващата година публикува „Елементарен трактат за елиптичните функции“ и е избран за член на Кралската академия на Белгия. През 1845 г. той продължава изследванията си върху динамика на населението със статия, озаглавена „Математически изследвания върху закона за растене на населението“. Първоначално той се връща към бележката на Малтус, според която населението на САЩ се е удвоявало на всеки 25 години (таблица 6.1).

Таблица 6.1: Официални преброявания на населението на САЩ.

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

Ако изчислим отношението между броя на населението през година $n+10$ и това през година n, ще установим, че то е съответно 1,350, 1,364, 1,331, 1,335 и 1,326, което е сравнително постоянно. Следователно населението се е умножавало средно с 1,34 на всеки 10 години и с $1{,}34^{25/10} \approx 2{,}08$ на всеки 25 години. Така че то е продължило да се удвоява на всеки 25 години след есето на Малтус, почти половин век по-рано. Въпреки това Верхулст добавя:

> „Няма да настояваме за достоверност на хипотезата за геометрично нарастване, като имаме предвид, че тя може да бъде валидна само при много специални обстоятелства; например когато плодородна територия с почти неограничени размери се окаже населена с хора от развита цивилизация, какъвто е случаят с първите американски колонии.“

В статията си Верхулст също се връща към уравнение (6.1), което той нарича „логистика“. Той забелязал, че кривата $P(t)$ нараства с положителна кривина (тя е изпъкнала), ако $P(t) < K/2$, а след това продължава да нараства към K, но с отрицателна кривина (тя е вдлъбната), това е при $P(t) > K/2$. Така кривата има формата на изкривена буква S (фигура 6.2).

Всъщност,

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

Така че $\frac{d^2P}{dt^2} > 0$, ако $P < K/2$, и $\frac{d^2P}{dt^2} < 0$, ако $P > K/2$.

Верхулст обяснява също така как параметрите r и K могат да бъдат оценени от наблюдения върху популацията $P(t)$ в три различни, но равномерно взети години. Ако P_0 е броят на индивидите в популацията в момент $t = 0$, P_1 - в момент $t = T$ и P_2 - в момент $t = 2\,T$, тогава досадно изчисление, започващо от уравнение (6.2), показва, че

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

Използвайки оценки за населението на Белгия през 1815, 1830 и 1845 г. (съответно 3,627, 4,247 и 4,801 млн. души), той получава $K = 6{,}584$ млн. и $r = 2{,}6\,\%$ годишно. След това може да се използва уравнение (6.2), за да се предвиди, че населението на Белгия ще бъде 4,998 милиона в началото на 1851 г. и 6,064 милиона в началото на 1900 г. (фигура 6.2). Подобно проучване Верхулст прави и за Франция. Той получава $K = 39{,}685$ милиона и $r = 3{,}2\,\%$ годишно. Тъй като междувременно населението на Белгия и Франция значително е надхвърлило тези стойности на K, вижда се, че логистичното уравнение може да бъде реалистичен модел само за периоди от няколко десетилетия, както е посочено в статията на Верхулст от 1838 г., но не и за по-дълги периоди.

През 1847 г. се появява „Второ изследване на закона за прираст на населението“, в което Верхулст се отказва от логистичното уравнение и вместо него избира диференциално уравнение, което може да бъде записано във формата

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

Той предполага, че това уравнение ще бъде в сила, когато размерът на популацията $P(t)$ е над определен праг. Решението е

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

Използвайки същите демографски данни за Белгия, Верхулст оценява наново параметрите r и K. Този път той установява, че максималният брой на населението е $K = 9{,}4$ милиона. Вижда се колко много резултатът може да зависи от избора на модела!

През 1848 г. Верхулст става президент на Белгийската кралска академия, но умира на следващата година в Брюксел, вероятно от туберкулоза. Въпреки колебанията на Верхулст свързани с уравненията в различни модели, логистичното уравнение е предлагано отново и независимо няколко десетилетия по-късно от различни хора. Робъртсън го използва през 1908 г., за да моделира индивидуалния растеж на животни, растения, хора и телесни органи. Маккендрик и Кесава Пай го използват през 1911 г. за растежа на популации от микроорганизми. Пърл и Рийд го използват през 1920 г. при изучаване на населението на САЩ, чието нарастване започнало да се забавя. През 1922 г. Пърл най-накрая забелязва работата на Верхулст. От този момент нататък логистичното уравнение стимулира редица изследователи (вж. главите 13, 20 и 24). Максималният брой на населението K в крайна сметка става известен като „поносим капацитет на едно общетсво“.

Източници за допълнително четене

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

Глава 7

Биенайме, Курно и изчезването на фамилни имена (1845–1847)

> През 1845 г. френският статистик Биенайме стига до идеята как да изчисли вероятността едно фамилно име да изчезне, ако всеки мъж има определен брой синове, чието вероятностно разпределение е известно. Ако средният брой на синовете е по-малък или равен на 1, фамилното име ще изчезне. Ако средният брой е по-голям от 1, вероятността за изчезване е строго по-малка от единица. Доказателството на този резултат той публикува две години по-късно в книга, написана от неговия приятел Курно. Тези трудове са преоткрити едва неотдавна.

Ирене Жюл Биенайме (Bienaymé) е роден през 1796 г. в Париж. Учи в Политехническата гимназия и прави кариера в Министерството на финансите, като достига до високото ниво на главен инспектор. Повлиян от книгата на Лаплас „Аналитична теория на вероятностите“, Биенайме намира време да публикува и статии за много приложения на теория на вероятностите в други области като демографска и медицинска статистика (детска смъртност, раждаемост, продължителност на живот), вероятност за грешки в правосъдието, теория на застраховането и представителност в системите за гласуване.

През 1845 г. Биенайме пише кратка бележка „Върху закона за умножение и продължителността на семействата“, която е публикувана в бюлетина на Филоматическото дружество в Париж. Редица автори вече са писали по този въпрос. Във второто издание на „Есе върху законите на населението“ (1803 г.) Малтус включва глава за населението на Швейцария и отбелязва следното:

> „В град Берн, от 1583 до 1654 г, суверенният съвет е приел в буржоазията 487 семейства, от които 379 са изчезнали в рамките на два века, а през 1783 г. са останали само 108 от тях.“

През 1842 г. Томас Дабълдей заявява по-общо, че семействата от

Фигура 7.1:
Биенайме (1796–1878)

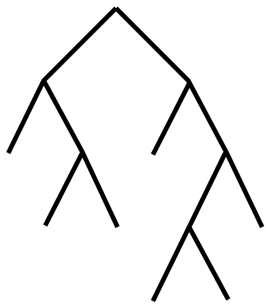
висшата класа, от благороднически произход или от буржоазията, са по-склонни да изчезват, отколкото семействата от низшата класа. Подобни идеи са изказвани във Франция от Емил Литре през 1844 г. в текст, въвеждащ в позитивистката философия на Огюст Конт, и от Беноастон дьо Шатонеф, приятел на Биенайме, който през 1845 г. публикува есе „За продължителността на благородническите семейства във Франция“.

Именно в този контекст Биенайме се опитва да обясни как е възможно населението на една страна да нараства геометрично, докато голям брой семейства изчезват. За да се справи с този проблем, той разглежда опростения случай, когато за всички мъже са еднакви вероятностите да имат 0, 1, 2, 3,... синове, които достигат зряла възраст. По-точно, той се запитал каква е вероятността един мъж да има потомство, носещо неговото име, след n поколения. Ако средният брой на синовете е по-малък от 1, ясно е, че тази вероятност трябва да клони към нула, когато n расте към безкрайност. Биенайме забелязал, че същият извод би останал верен[1], ако средният брой на синовете е точно равен на 1; например, ако с вероятност 1/2 мъжът няма син и с вероятност 1/2 има двама сина (фиг. 7.2). Но в този случай вероятността за мъжа да има потомство в поколение n клони към нула по-бавно: в примера тя все още ще бъде 5 % след 35 поколения, т.е. след единадесет или дванадесет века, ако има три поколения на век[2]. Накрая Биенайме забелязал,

[1] Освен в специалния случай, когато всеки мъж има точно един син.

[2] Както ще видим по-долу, тази вероятност е равна на $1 - x_{35}$ с $x_{n+1} = \frac{1}{2} + \frac{1}{2}(x_n)^2$ и $x_0 = 0$.

че ако средният брой на синовете е по-голям от 1, родът не е заплашен от изчезване: вероятността за това може да се изчисли чрез решаване на подходящо алгебрично уравнение.



Фигура 7.2: Пример за родословно дърво. Родоначалникът е на върха на дървото. Във всяко поколение, всеки мъж с вероятност 1/2 няма син и с вероятност 1/2 има двама сина.

Статията на Bienaymé не съдържа повече обяснения. През 1847 г. неговият приятел Антоан-Огюстен Курно (Cournot), математик и икономист, включва някои подробности в книга, озаглавена „За произхода и границите на съответствие между алгебра и геометрия“. Той представя проблема под формата на игра на късмет, но признава, че това е идентично с изследването на Биенайме за изчезване на фамилни имена. Ако запазим интерпретацията по отношение на фамилните имена, Курно първо разглежда специалния случай, при който мъжете имат най-много по двама сина, а за всеки мъж p_0, p_1 и p_2 са съответно вероятностите да има 0, 1 или 2 сина. Разбира се, $p_0+p_1+p_2=1$. Като се започне от един прародител, вероятността за изчезване само след едно поколение, да я означим с x_1, очевидно е равна на p_0. Вероятността за изчезване в рамките на две поколения е $x_2 = p_0 + p_1\, x_1 + p_2\, {x_1}^2$: или семейството е изчезнало още в първото поколение (вероятността за това е p_0), или в първото поколение е имало само един син, който не е имал мъжко потомство (вероятност $p_1\, x_1$), или в първото поколение е имало двама сина и всеки от тях не е имал мъжко потомство (вероятността за това е $p_2\, x_1^2$). В по-общ план вероятността за изчезване в рамките на n поколения е

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

Наистина, ако например в първото поколение има двама сина (вероятност p_2), семейството ще изчезне $n-1$ поколения по-късно (т.е. в поколение n) с вероятност, равна на x_{n-1}^2. Курно забелязал, че x_n е растяща редица с $x_n \leqslant 1$ за всички n. Така че x_n има граница

$x_\infty \leqslant 1$, която е решение на уравнението

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

Ако използваме факта, че $p_1 = 1 - p_0 - p_2$, това уравнение е еквивалентно на

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

Значи то има два корена: $x = 1$ и $x = p_0/p_2$. Могат да се разграничат три случая в зависимост от средния брой на синовете $p_1 + 2p_2$, който също е равен на $1 - p_0 + p_2$, и който ще означим с $\mathscr{R}_0$. Ако $\mathscr{R}_0 < 1$, тогава $p_0/p_2 > 1$. Следователно $x = 1$ е единствената възможна стойност за границата x_∞. С други думи, сигурно е, че фамилията ще изчезне. Ако $\mathscr{R}_0 = 1$, и двата корена са равни на 1, заключението е същото. Ако $\mathscr{R}_0 > 1$, тогава Курно твърди, че x_∞ трябва да е равно на втория корен p_0/p_2, тъй като вероятността за изчезване очевидно трябва да е равна на 0 в специалния случай, когато $p_0 = 0$.

Курно споменава накратко по-общия случай, при който мъжете могат да имат най-много m синове с вероятности p_0, p_1,..., p_m. Изводът зависи по същия начин от стойността на величината

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

която е средният брой синове, сравнена с числото 1. Уравнението за x_∞, което е

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

винаги има корен $x = 1$. Когато $\mathscr{R}_0 > 1$, уравнението има само един друг положителен корен, който е вероятността за изчезване x_∞.

За съжаление статията на Биенайме и няколкото страници в книгата на Курно остават напълно незабелязани по онова време. Статията е забелязана едва през 70-те години на миналия век, а съответните страници от книгата - още двадесет години по-късно! Междувременно проблемът и неговото решение са били преоткрити и от други учени, така че тази тема е развита значително. Ще се върнем към нея в главите 9, 17 и 18.

След революцията от 1848 г. Биенайме трябва да напусне работата си в Министерството на финансите. Катедрата по теория на вероятностите в Парижкия университет, за която той със сигурност е бил най-добрият кандидат, също е дадена на друг. Въпреки това след 1850 г. Биенайме успява отново да работи в Министерството на финансите, но през 1852 г. подава оставка. По-късно същата година е избран за член на Академията на науките, като специалист в областта на статистиката. През 1853 г. той доказва това, което всички съвременни учебници наричат „неравенство на Биенайме – Чебишов“. През 1875 г. става председател на новосъздаденото Математическо дружество на Франция. Умира в Париж през 1878 г.

Източници за допълнително четене

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.

Глава 8

Мендел и наследственост (1865)

> През 1865 г. Мендел публикува резултатите от пионерските си експерименти върху хибридизацията на граха. Анализът му използва елементарни аспекти от теория на вероятностите. Той разглежда и динамичен модел за популация от самоопложда-щи се растения. Работата му, която е преоткрита едва през 1900 г., е крайъгълен камък в историята на генетиката.

Йохан Мендел (Mendel) е роден през 1822 г. в Моравия, тогава част от Австрийската империя, а сега част от Чешката република. Баща му е бил селянин. С добрите си резултати в гимназията и с влошеното си здраве Мендел предпочита да продължи да учи, вместо да работи в семейната ферма. Но той не може да си позволи да учи в университет. Затова през 1843 г. постъпва в абатството Свети Тома в Брун (сега Бърно), където приема името Грегор. Учи теология, но посещава и някои курсове по селско стопанство. През 1847 г. е ръкоположен за свещеник. Няколко години преподава в гимназия, но не успява да вземе изпита за редовен учител. Между 1851 и 1853 г., благодарение на подкрепата на по-богати роднини, той все пак успява да продължи обучението си във Виенския университет, където посещава курсове по физика, математика и природни науки. След това се завръща в Брун и преподава физика в техническо училище.

Между 1856 и 1863 г. Мендел прави серия от експерименти с голям брой растения в градината на своето абатство. През 1865 г. той представя резултатите си на две сбирки на Природонаучното дружество в Брун, на което е член. Статията му „Опити върху хибридизацията на растения“ е публикувана на немски език през следващата година в сборника на дружеството. Мендел обяснява как е стигнал до изучаването на вариациите на граха - растения, които се размножават по естествен път чрез самооплождане и чиито семена могат да приемат различни лесно разпознаваеми форми: кръгли или набръчкани, жълти или зелени и т.н. Кръстосвайки растение, произхождащо от род с кръгли семена, и растение, произхождащо от род с набръчкани семена, той забелязал, че винаги получава

Фигура 8.1:
Мендел (1822–1884)

хибриди с кръгли семена. Той нарекъл доминантен признака (качеството) „кръгли семена“, и рецесивен - признака „набръчкани семена“. По същия начин показал, че признакът „жълти семена“ е доминантен, а признакът „зелени семена“ е рецесивен.

Мендел забелязва, че при самоопложданeто на растения, отгледани от хибридни семена, в първото поколение се получават нови семена, които имат или доминантен, или рецесивен характер в очевидно случайни пропорции. Освен това той забелязал, че при многократно повтаряне на експеримента се получават средно около три пъти повече семена с доминантен характер, отколкото с рецесивен. Например при първия експеримент той получил общо 5 474 кръгли семена и 1 850 набръчкани семена, което съответства на съотношение 2,96 към 1. При втория експеримент получил общо 6 022 жълти семена и 2 001 зелени семена, което съответства на отношение[1] 3,01 към 1.

Мендел също така забелязал, че сред растенията, отгледани от семена на първото поколение с доминантен характер, тези, които са дали чрез самооплождане семена с доминантен или рецесивен характер, са около два пъти повече от тези, които са дали семена само с доминантен характер. Например сред 565 растения, отгледани от кръгли семена в първото поколение, 372 са дали както кръгли, така и набръчкани семена, докато 193 са дали само кръгли семена;

[1]Както по-късно забелязал Р. А. Фишер (вж. глава 14), вероятността да се стигне до експериментални резултати, толкова близки до теоретичната стойност, е доста малка. Мендел вероятно е подредил данните си. Например при втория експеримент, отнасящ се до $n = 6\,022 + 2\,001 = 8\,023$ семена, вероятността отношението да се различава от 3 с по-малко от 0,01 е само около 10 %.

отношението е равно на 1,93. По същия начин сред 519 растения, отгледани от жълти семена от първо поколение, 353 са дали както жълти, така и зелени семена, докато 166 са дали само жълти семена; отношението е равно на 2,13.

За да обясни тези резултати, Мендел стига до блестящата идея да разглежда видимия характер на едно семе като резултат от връзката на два скрити фактора, като всеки фактор е или доминантен (пишем A), или рецесивен (пишем a). Значи има три възможни комбинации: AA, Aa и aa. Семената с фактори AA или Aa имат един и същи доминантен характер A. Семената с фактор aa имат рецесивен характер a. Освен това Мендел приема, че по време на оплождане поленовите зърна и яйцеклетките (гаметите) предават само един от двата фактора, всеки с вероятност $1/2$.

Следователно кръстосването на чисти линии AA и aa дава хибриди, които имат всички фактори Aa и доминантния характер A. Гаметите на хибрида Aa предават фактор A с вероятност $1/2$, и фактор a - с вероятност $1/2$. Следователно при самооплождане на растение, отгледано от хибридно семе Aa, резултатът е AA с вероятност $1/4$, Aa с вероятност $1/2$ и aa с вероятност $1/4$, както е показано в таблица 8.1.

Таблица 8.1: Възможни резултати от самооплождането на хибрид Aa и техните вероятности като функция на факторите, предавани от мъжките гамети (в редовете) и от женските гамети (в колоните).

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

Мендел забелязал, че пропорциите $AA : Aa : aa$, които очевидно са $1 : 2 : 1$, могат да се получат и чрез формално изчисление, основаващо се на равенството $(A+a)^2 = AA + 2\,Aa + aa$. Тъй като семената AA и Aa имат видим характер A, а само семената aa имат видим характер a, наистина ще се получават три пъти повече семена с характер A, отколкото с характер a. Освен това има средно два пъти повече семена Aa, отколкото AA. Самооплождането на растения, отгледани от първите, дава семена с доминантен характер (AA или Aa) или с рецесивен характер (само aa). Що се отнася до самоoплождането на растения, отгледани от семена AA, те винаги дават семена AA с доминантен характер A. Всички наблюдения са обяснени по този начин.

Мендел разглежда и следващите поколения. Започвайки с N хибридни семена Aa и приемайки за простота, че всяко растение дава чрез самоoплождане само четири нови семена, той изчислява средния брой семена $(AA)_n$, $(Aa)_n$ и $(aa)_n$ в поколение n, дадени в таблица 8.2, където за яснота на представянето резултатите са разделени на общия брой N.

Таблица 8.2: Следващи поколения.

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
общо	1	4	16	64	256	1 024

Тези числа се получават лесно от формулите

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

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

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

които показват, че след самоoплождане, AA дава четири семена AA, aa дава четири семена aa, и Aa дава средно по едно семе AA, две семена Aa и едно семе aa. Мендел забелязва още, че

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

От уравнение (8.2) с начално условие $(Aa)_0 = 1$ следва, че $(Aa)_n = 2^n$, което след заместване в (8.1) води до $(AA)_{n+1} = 4\,(AA)_n + 2^n$. Лесно се вижда, че $(AA)_n = c\,2^n$ е частно решение при $c = -1/2$. Общото решение на „хомогенното“ уравнение $(AA)_{n+1} = 4\,(AA)_n$ е $(AA)_n = C\,4^n$ и $(AA)_n = C\,4^n - 2^{n-1}$ удовлетворява началното условие $(AA)_0 = 0$ при $C = 1/2$. Редицата $(aa)_n$ удовлетворява същите отношение на повторяемост и начално условие както $(AA)_n$. Значи $(aa)_n = (AA)_n$.

В крайна сметка частта на хибридите Aa в общата популация, която е $2^n/4^n = 1/2^n$, се разделя на две във всяко поколение чрез самооплождане.

Работата на Мендел остава напълно незабелязана по време на живота му. Няколко години по-късно Мендел опитва подобни експерименти и с други растителни видове, публикува няколко статии по метеорология и изследва наследствеността на пчелите. След като става абат през 1868 г., той прекарва по-голямата част от времето си в решаване на административни проблеми. Умира през 1884 г.

Едва през 1900 г. работата на Мендел е окончателно преоткрита независимо и почти едновременно от Хуго де Врис в Амстердам, Карл Коренс в Тюбинген и Ерих фон Чермак във Виена. Това поставя началото на нова ера в областта, която днес наричаме генетика.

Източници за допълнително четене

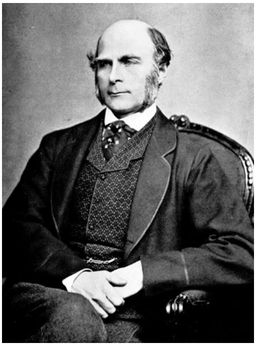
1. Bateson, W.: *Mendel's Principles of Heredity* (1913). archive.org
2. Mendel, J.G.: Versuche über Pflanzenhybriden (1866). www.esp.org
3. Fisher, R.A.: Has Mendel's work been rediscovered? *Ann. Sci.* 1, 115–137 (1936). library.adelaide.edu.au

Глава 9

Галтон, Уотсън и проблемът с изчезване на фамилни имена (1873–1875)

През 1873 г. британският статистик Галтон и неговият сънародник математик Уотсън разглеждат проблема за изчезване на фамилни имена, без да знаели за работата на Биенайме. Уотсън забелязал, че пораждащата функция, свързана с вероятностното разпределение на броя на новородените момчета във всяко поколение, може да се изчисли рекурентно. Но той анализира неправилно вероятността за изчезване.

Франсис Галтон (Galton) е роден през 1822 г., същата година като Мендел, близо до Бирмингам в Англия. Той е най-малкият от седем деца. Баща му е богат банкер. По майчина линия той е братовчед на Чарлз Дарвин. Галтон започва да учи медицина през 1838 г., първо в болница в Бирмингам, а по-късно в Лондон. През лятото на 1840 г. предприема първото си дълго пътуване из Европа до Истанбул. След това учи в колежа „Тринити“ в Кеймбридж в продължение на четири години. Но баща му умира през 1844 г., оставяйки значително състояние. Галтон се отказва от идеята да стане лекар. Той пътува до Египет, Судан и Сирия. През следващите няколко години води охолен начин на живот, като прекарва времето си в лов, пътувания с балони и лодки или в опити да усъвършенства електрическия телеграф. През 1850 г. организира изследователска експедиция в Югозападна Африка (днешна Намибия). При завръщането си в Англия през 1852 г. е избран за член на Кралското географско дружество. Там той може да следи новините от експедициите в Източна Африка, които търсят извора на Нил. Установява се в Лондон и написва пътеводител за пътешественици, който става бестселър. През 1856 г. е избран за член на Кралското дружество. По това време се интересува от метеорология и измисля думата „антициклон“. След публикуването през 1859 г. от братовчед му Дарвин на „Произход на видовете“, Галтон се насочва към изучаване на наследствеността. През 1869 г. той публикува „Гений по наследство“, в която твърди, че интелектуалните способности могат да се предават по наследство.

Фигура 9.1: Галтон (вляво) и Уотсън (вдясно).

През 1873 г. Алфонс дьо Кандол, швейцарски ботаник, публикува книга, озаглавена „История на науката и на учените през последните два века“, която съдържа и есе на тема „Влияние на наследствеността, изменчивостта и подбора върху развитието на човешкия вид и върху вероятното бъдеще на този вид“. Там той прави следните бележки:

> „Сред прецизната информация и многото разумни мнения на г-н Беноастон дьо Шатоньоф, Галтон и други статистици, не видях важния извод, който те е трябвало да направят за неизбежното изчезване на фамилни имена. Разбира се, всяко име трябва да изчезне [...] Един математик би могъл да изчисли как ще се случи намаляването на имената или титлите, ако знае вероятността за раждане на деца от женски или мъжки пол и вероятността за дадена двойка да няма деца.“

Това е същият проблем, който Биенайме е изследвал през 1845 г. Но Кандол, който не е знаел за работата на Биенайме, е смятал, че всички фамилни имена са обречени на изчезване. Галтон забелязал горния параграф в книгата на Кандол. Тъй като и той не знаел за работата на Биенайме, Галтон я поставил като отворен проблем за читателите на изданието *Educational Times*:

> „Задача 4001: Голяма нация, за която ще се интересуваме само от възрастните мъже, които са N на брой и всеки от които носи отделно фамилно име, колонизира даден район. Съставът на населението там се подчинява на правилото: във всяко поколение a_0 процента от възрастните мъже нямат деца от мъжки пол, които да достигнат зряла възраст; a_1 имат едно такова дете от мъжки пол; a_2 имат две; и така нататък до a_5, които имат пет.
>
> Да се намери: (1) каква част от техните фамилни имена ще са изчезнали след r поколения; и (2) колко случая ще има на фамилно име, притежавано от m лица.“

Забележете, че втората част на проблема не е била разгледана от Биенайме. Галтон не е получил задоволителен отговор от читателите на списанието и очевидно не е могъл сам да намери решение на проблема. Затова помолил своя приятел Хенри Уилям Уотсън, математик, да се опита да го реши.

Уотсън е роден в Лондон през 1827 г. Баща му е офицер от британския флот. Първоначално учи в Кралския колеж в Лондон, а след това се насочва към математика в Колежа „Тринити“в университета в Кеймбридж от 1846 до 1850 г., само няколко години след Галтон. Между 1857 и 1865 г. той става последователно член на Колежа „Тринити“, помощник-учител в школата в Лондонското сити, преподавател по математика в Кралския колеж и професор по математика в училището Хароу. Любител на алпинизма, той участва в експедиция, която през 1855 г. достига върха на планината Монте Роза в Швейцария. През 1856 г. е ръкоположен за дякон, а две години по-късно - за англикански свещеник. От 1865 г. до пенсионирането си е ректор на Берксуел с Бартън близо до Ковънтри - длъжност, която му оставя достатъчно време за изследвания.

Галтон и Уотсън пишат заедно статия, озаглавена „За вероятността от изчезване на семейства“, която е публикувана през 1875 г. в *Journal of the Royal Anthropological Institute*. Галтон формулира проблема, а Уотсън обяснява своите изчисления и заключения, до които е достигнал. Те приемат, че мъжете имат най-много q синове, като p_k е вероятността всеки да има k синове $(k = 0, 1, 2, \dots, q)$. С други думи, $p_k = a_k/100$, ако използваме оригиналните означения на Галтон. Така че $p_0 + p_1 + \cdots + p_q = 1$. Да разгледаме ситуация, при която поколение 0 се състои от един човек. Поколение 1 се състои от s мъже с вероятност p_s. Използвайки един добре познат по негово време трик, въведен много преди това от Абрахам дьо Моавър, Уотсън разглежда пораждащата функция

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

свързана с вероятностите $p_0,\ldots,p_q$. Аналогично, нека $f_n(x)$ е полином, за който коефициентът пред x^s е вероятността да има s мъже в поколение n, като се започне от един мъж в поколение 0. Тогава $f_1(x) = f(x)$. Уотсън забелязал, че

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

формула, която позволява да се изчисли $f_n(x)$ рекурсивно.

Ако положим $f_n(x) = p_{0,n} + p_{1,n}\,x + p_{2,n}\,x^2 + \cdots + p_{q^n,n}\,x^{(q^n)}$, ще видим, че в поколение n има най-много q^n мъже. Ако в поколение $n-1$ има s мъже с номера от 1 до s, да означим техните мъжки потомства с $t_1,\ldots,t_s$. В такъв случай в поколение n ще има t мъже с вероятност, равна на

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

Когато $s = 0$, се подразбира, че тази вероятност е равна на 1, ако $t = 0$, и е равна на 0, ако $t \geqslant 1$. Следователно

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

Оттук следва, че

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

В частност, вероятността x_n за изчезване на фамилно име в рамките на n поколения е равна на $p_{0,n}$, което е същото като $f_n(0)$. Като първи пример Уотсън взема

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

т.е. $q = 3$ и $p_0 = p_1 = p_2 = 1/3$. Той изчислява полиномите $f_n(x)$ за $n = 1, \dots, 4$, като използва уравнение (9.2). Например, той получава

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

и $f_2(0) = 13/27 \approx 0{,}481$. Пресмятането на $f_n(x)$ за $n \geqslant 3$ става много досадно, толкова досадно, че Уотсън вече е допуснал грешка даже при $n = 4$. Тъй като $x_5 = f_5(0) = f_4(f(0))$, може да се избегне изчисляването на $f_5(x)$. Така той получава следния списък на вероятностите за изчезване $x_n = f_n(0)$:

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

Правилните стойности са $x_4 \approx 0{,}632$ и $x_5 \approx 0{,}677$, както може да се провери, като се използва простата формула $x_n = f(x_{n-1})$, изведена от Биенайме. Както ще видим в глава 17, последната формула може да се изведе и от уравнение (9.2).

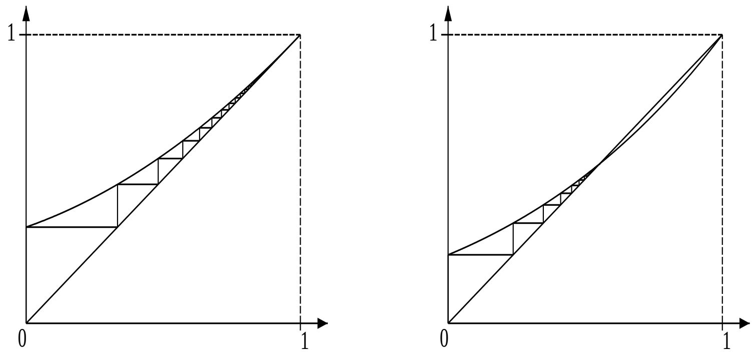
Уотсън забелязал, че всеки мъж има средно

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

синове и че $\mathscr{R}_0 = 1$ в първия му пример. Така може да се мисли, че ако първоначалният брой на мъжките членове в семейството е достатъчно голям, размерът на семейството ще остане приблизително постоянен. Въпреки това Уотсън твърди, че вероятността за изчезване x_n се приближава, макар и доста бавно, към 1, когато $n \to +\infty$. С други думи, цялото семейство ще изчезне, както е предположил Кандол. Фигура 9.2а, която не е включена в оригиналната статия, и резултатите на Биенайме потвърждават, че този извод в първия пример е правилен.

Като втори пример Уотсън разглежда биномното вероятностно разпределение

$$p_k = \binom{q}{k} \frac{a^{q-k}\, b^k}{(a+b)^q}, \quad k = 0, 1, \dots, q, \tag{9.3}$$



Фигура 9.2: Графики на функциите $y = f(x)$ и $y = x$. Вероятността за изграждане $x_n = f(x_{n-1})$ в рамките на n поколения е височината на n-тото „стъпало на стълбата“. Вляво: $f(x) = (1 + x + x^2)/3$. Вдясно: $f(x) = (3 + x)^5/4^5$.

чиято пораждаща функция (9.1) е

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

и намира $f_2(x)$ и $x_2 = f_2(0)$. В този момент той разбрал, че $x_2 = f(x_1)$, и че $x_n = f(x_{n-1})$ за всяко n. Но той е мислел, че тази формула е вярна само за специалния биномен случай (9.3). Прилагайки я към случая, в който $q = 5$, $a = 3$ и $b = 1$, той получава

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

Уотсън разбрал, че при $n \to +\infty$, x_n трябва да клони към граница, x_∞, удовлетворяваща равенството

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

Той забелязал, че $x = 1$ е решение на това уравнение, но не осъзнал, че може да има и други решения, за които $\mathscr{R}_0 > 1$. Така той погрешно направил извод, подведен от Кандол, че във всчики случаи фамилията изчезва (т.е. $x_\infty = 1$), включително и в току-що разгледания числен пример. Фигура 9.2b показва, че случаят не е такъв!

Уотсън забелязал, че средният брой синове в този числен пример е по-голям от 1 (може да се покаже, че $\mathscr{R}_0 = qb/(a+b) = 5/4$), което означава, че популацията има тенденция да нараства експоненциално. Но това не му помогнало да открие грешката си. Той дори предположил, че изчезването на фамилията е сигурно за всяко вероятностно разпределение (p_k), т.е. не само в биномния случай. Ще се върнем към този проблем в главите 17 и 18.

Галтон продължава своите статистически изследвания на динамиката на семействата в книгата „Английските учени, тяхната природа и възпитание“, която се фокусира върху генеалогия на членовете на Кралското дружество. Интересува се и от антропометрия - измерване на човешкото тяло. Той се възползва от международното изложение през 1884 г. в Лондон, за да събере данни за голям брой хора. Резултатите му са публикувани през 1889 г. в книга, озаглавена „Естествено наследство“, в чието приложение е възпроизведена статията, написана в сътрудничество с Уотсън. В тази книга са въведени и някои нови статистически думи като „перцентил“ и „квартил“, както и думата „евгеника“, т.е. усъвършенстване на човешкия вид от гледна точка на наследствените признаци. След 1888 г. Галтон разработва техника за разпознаване на пръстови отпечатъци, която няколко години по-късно започва да се използва от британската полиция. Той също така продължава да изучава каква е ролята на наследствеността (природата) и на околната среда (възпитанието) върху физическите и интелектуални характеристики на близнаци, върху размера на граха, отглеждан в продължение на няколко поколения, или върху цвета на мишките, отглеждани в лаборатория. Това го довежда до понятието „коефициент на корелация“ между две променливи.

През 1904 г. в рамките на Университетския колеж в Лондон е основана Лабораторията „Галтон“. Галтон е посветен в рицарско звание през 1909 г. и умира през 1911 г.

Уотсън публикува няколко книги, по-специално трактат върху кинетичната теория на газовете през 1876 г. и трактат върху математическата теория на електричеството и магнетизма в два тома (1885 и 1889 г.). Избран е за член на Кралското дружество през 1881 г. и умира в Брайтън през 1903 г.

През 1924 г., във втория том на биографията на Галтон, Карл Пирсън обобщава статията за изчезване на фамилни имена, без да забележи грешката. Тази грешка най-накрая ще бъде забелязана през 1930 г. (вж. глава 18).

Източници за допълнително четене

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

Глава 10

Лотка и теорията за стабилно население (1907–1911)

През 1907 г. американският химик Алфред Лотка започва да изследва връзката между раждаемост, специфичната за възрастта смъртност и темпа на нарастване на населението, като използва модел с непрекъснато време. През 1911 г. заедно с Ф. Р. Шарп той публикува друга статия по същата тема, в която включва и специфични за възрастта коефициенти на раждаемост. Уравнението, описващо темпа на нарастване на населението, често се нарича „уравнение на Лотка“.

Алфред Джеймс Лотка (Lotka) е роден в американско семейство през 1880 г. в Лемберг, който е бил част от Австро-Унгарската империя (днес Львов в Украйна). Първоначално учи във Франция и Германия, а през 1901 г. получава бакалавърска степен по физика и химия от Бирмингамския университет в Англия. След това прекарва една година в Лайпциг, където Вилхелм Осталд обосновава особено важната роля на термодинамиката в развитието на области като химия и биология. През 1909 г. Освалд получава Нобелова награда по химия. През 1902 г. Лотка се установява в Ню Йорк и започва работа в *General Chemical Company*.

Фигура 10.1:
Лотка (1880–1949)

През 1907 г. и 1911 г.[1], Лотка започва да изучава динамиката на възрастово структурирани популации, без да знае за работата на Ойлер по същия въпрос (вж. глава 3). За разлика от Ойлер той приема, че времето и възрастта са непрекъснати променливи. Нека в момента t, $B(t)$ е относителния дял на новородените момчета (броят на родените момчета към общия брой раждания за една година), $p(x)$ е вероятността за един мъж да доживее възраст x, а $h(x)$ е репродуктивността на мъж на възраст x: $h(x)\,dx$ е вероятността един мъж на възраст от x до $x+dx$, ако dx е безкрайно малко, да има един новороден син. Тогава числото

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

е очакваната (средна) продължителност на живот, оценена при раждане. Освен това $B(t-x)\,p(x)\,dx$ е броят на мъжете, родени за времето от $t-x$ до $t-x+dx$, които са все още живи в момента t. В този момент тези мъжки индивиди имат $B(t-x)\,p(x)\,h(x)\,dx$ синове за единица време. Така че общо ражданията на момчета в момент t са

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

Търсейки експоненциално решение на това интегрално уравнение относно неизвестното $B(t)$ от вида $B(t) = b\,e^{r\,t}$, Лотка разделя двете страни на уравнението на $B(t)$, и получава

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

което демографите[2] наричат „уравнение на Лотка“. Ойлер е получил в неявен вид аналогично уравнение, (3.1), за скоростта на растеж, когато времето и възрастта са дискретни променливи. Лотка е забелязал, че дясната страна на (10.1) е намаляваща функция на r, която клони към $+\infty$, при $r \to -\infty$, и клони към 0, когато $r \to +\infty$. Значи има единствена стойност на r, да я означим с r^*, такава, че

[1] Втората статия е написана в сътрудничество с Ф. Р. Шарп, математик от Корнелския университет.

[2] Р.А. Фишер стига независимо до същото уравнение през 1927 г. и по-късно интерпретира корена r^* като мярка за „пригодност по Дарвин“ в теорията за еволюция чрез естествен подбор.

уравнението (10.1) е в сила. Освен това $r^* > 0$ тогава и само тогава, когато

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

Параметърът $\mathscr{R}_0$ (означението е въведено от Дъблин и Лотка през 1925 г.) е очакваният среден брой синове, които един мъж може да има през живота си.

Лотка предполага[3], че независимо от първоначалната възрастова структура на населението броят на ражданията на момчета за единица време наистина е такъв, че $B(t) \sim b\, e^{r^* t}$, когато $t \to +\infty$, където b е константа. Тогава общият брой на населението се определя от равенството

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

Оттук следва, че $P(t)$ нараства или намалява по същия начин както на $e^{r^* t}$ при $t \to +\infty$: темпът на растеж е равен на r^*. Нещо повече, възрастовата структура на населението, дадена с израза $B(t-x)\, p(x)/\ P(t)$, се приближава до величината

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

Това е така нареченото от Лотка състояние на „стабилно население“: възрастовата пирамида запазва същата форма във времето, но общият брой на населението се увеличава или намалява експоненциално. Следователно изводът е същият, както в модела на Ойлер за дискретно време. Но в изследването на Лотка се взема предвид и това как раждаемостта зависи от възрастта. Така че в известен смисъл то е по-общо от това на Ойлер.

Лотка продължава да работи по тази тема през целия си живот. През 1908-1909 г. той подновява обучението си в университета „Корнел“, за да получи магистърска степен. От 1909 г. до 1911 г. работи в Националното бюро по стандартизация, а от 1911 г. до 1914 г. е редактор на списанието *Scientific American Supplement*. През 1912 г. получава докторска степен от Бирмингамския университет, след като събира и представя своите статии върху динамика

[3]Това е строго доказано през 1941 г. от Уилям Фелър, който тогава е професор по математика в университета „Браун“в САЩ. Вероятностен подход е разработен през 1968 г. от Крамп, Мод и Ягерс.

на населението и демографията, публикувани за периода от 1907 г. до 1912 г. По време на Първата световна война той отново работи за *General Chemical Company* върху начините за откриване на азот в атмосферата. През 1920 г. една от статиите му за биологичните осцилации (вж. глава 13) прави дълбоко впечатление на Реймънд Пърл, професор по биометрия в университета „Джонс Хопкинс“, който току-що е „преоткрил“ логистичното уравнение (вж. глава 6). Надявайки се да си намери работа в Института за медицински изследвания „Рокфелер“ в Ню Йорк, Лотка работи върху математически модели, разработени от Рос за маларията (вж. Глава 12). Накрая получава двугодишна стипендия от университета „Джонс Хопкинс“, която му позволява да напише книгата „Елементи на физическата биология“, публикувана през 1925 г. След това става ръководител на изследователския отдел в застрахователната компания „Метрополитън Лайф“ в Ню Йорк. Насочва вниманието си към математически анализ на демографски въпроси и публикува няколко книги в сътрудничество със свой колега, статистик и вицепрезидент на компанията „Луис Израел Дъблин“: „Парична стойност на човека“ (1930 г.), „Продължителност на живот“ (1936 г.) и „Двадесет и пет години напредък в здравеопазването“ (1937 г.). За периода 1938-1939 г е избран за президент на Американската асоциация по населението. Сред различните му статистически изследвания „Законът на Лотка“ (от 1926 г.) гласи, че броят на авторите, написали n статии в дадена научна област, намалява повече или по-малко като $1/n^2$ с увеличаването на n.

Лотка публикува и книга на френски език, озаглавена „Аналитична теория на биологични общности“. Първата част, която е по-скоро философска, се появява през 1934 г. Втората, по-техническа част, публикувана през 1939 г., обобщава всички негови изследвания върху човешката демография след 1907 г. В книгата си Лотка представя и своя принос към проблема за изчезване на фамилни имена. След публикуването през 1930 г. на първата статия на Стефенсен по темата (вж. глава 18), той прилага теорията си към данни от преброяването на бялото население на САЩ от 1920 г. Той е забелязал, че наблюдаваното разпределение $(p_k)_{k\geqslant 0}$ на броя на синовете се апроксимира добре с намаляващ геометричен закон за всички $k \geqslant 1$:

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

където $a = 0{,}4825$, $b = 0{,}2126$ и $c = 1 - b/(1-a)$. По такъв начин, както и трябва да бъде, $\sum_{k\geqslant 0} p_k = 1$. Тук пораждащата функция е

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

Двете решения на уравнението $x = f(x)$ са $x = 1$ и $x = a/c$. Вероятността за изчезване x_∞ е по-малкото от тези две решения (вж. глава 7). С числените стойности за САЩ той установява, че $x_\infty \approx 0{,}819$, докато средният брой на синовете е $\mathscr{R}_0 = f'(1) = (1-a)^2/b \approx 1{,}260$. Въпреки, че средният брой деца (включват се синове и дъщери) е близък до 2,5, вероятността за изчезване на фамилно име е над 80 %.

През 1942 г. Лотка е избран за президент на Американската статистическа асоциация. Той се пенсионира през 1947 г. и умира през 1949 г. в Ню Джърси. През 1956 г. се появява ново издание на книгата му от 1925 г. с малко по-различното заглавие „Елементи на математическата биология“.

Източници за допълнително четене

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. Kingsland, S.E.: *Modeling Nature*, 2nd edn. University of Chicago (1995).
7. Lotka, A.J.: Relation between birth rates and death rates. *Science* 26, 21–22 (1907) → Smith & Keyfitz (1977).
8. Lotka, A.J.: *Théorie analytique des associations biologiques*, 2e partie. Hermann, Paris (1939) gallica.bnf.fr
9. Sharpe, F.R., Lotka, A.J.: A problem in age-distribution. *Philos. Mag. Ser.* 6, 21, 435–438 (1911) → Smith & Keyfitz (1977).
10. Smith, D.P., Keyfitz, N.: *Mathematical Demography.* Springer (1977)
11. Tanner, A.: *Von Molekülen, Parasiten und Menschen – A. J. Lotka und die Mathematisierung des Lebens.* ETH Zürich (2014) doi:10.3929/ethz-a-010209129

Глава 11

Закон на Харди-Вайнберг (1908)

През 1908 г. британският математик Харди и немският лекар Вайнберг независимо един от друг откриват, че в безкрайно голяма популация, в която чифтосването става по случаен начин съгласно законите на Мендел, честотите на генотиповете, получени от два алела, остават постоянни за поколенията. Техният математически модел е една от отправните точки на популационната генетика.

Годфри Харолд Харди (Hardy) е роден през 1877 г. в Сърей, Англия, в семейство на учители. От 1896 г. учи математика в колежа „Тринити“, Кеймбриджски университет, през 1900 г. става член на колежа, а през 1906 г. - преподавател по математика. След първата си книга на тема „Интегриране на функции с една променлива“ (1905 г.), през 1908 г. публикува „Курс по чиста математика“, който е преиздаван многократно и преведен на много чужди езици.

Фигура 11.1: Харди (1877–1947)

По онова време преоткриването на работата на Мендел поражда и известни съмнения. Някои биолози изказвали учудване защо доминантните признаци не стават все по-чести от поколение на поколение. Реджиналд Пунет, който през 1905 г. написва книга, озаглавена „Менделизмът“, задава този въпрос на Харди, с когото играели крикет в Кеймбридж. Харди представя решението си в статия на тема „Менделови пропорции в смесена популация“, която е публикувана през 1908 г. За да опрости анализа, той предлага да разгледаме ситуация с голяма на брой популация, в която изборът на сексуален партньор е случаен. Освен това той ограничава вниманието си само до два фактора (или „алели“), A и a, като A е доминантен, а a рецесивен. За поколение номер n, нека p_n е честотата на „генотипа“ AA, $2\,q_n$ - честотата на Aa, а r_n - честотата на aa. Разбира се, $p_n + 2\,q_n + r_n = 1$. Харди приема също, че нито един от тези генотипове не води до увеличаване на смъртността или до намаляване на плодовитостта в сравнение с другите два генотипа. Честотите в поколение $n+1$ могат лесно да се изчислят, като се отбележи, че един случайно избран индивид в поколение n предава алела A с вероятност $p_n + q_n$: или генотипът е AA и признак A се предава със сигурност, или генотипът е Aa и признак A се предава с шанс 50 %. По същия начин признак a се предава с вероятност q_n+r_n. Следователно може да се конструира таблица 11.1 по същия начин както таблица 8.1.

Таблица 11.1: Изчислени честоти на генотиповете в поколение $n+1$ от честотите на признаците на родителите (редовете са за майката, а колоните - за бащата).

Фактор Честота	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 $(q_n + r_n)^2$

Честотите на генотиповете AA, Aa и aa в поколение $n+1$ са съответно p_{n+1}, $2q_{n+1}$ и r_{n+1}. Така Харди установява, че

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

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

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

По-нататък той изследва при какви условия честотите на генотиповете могат да останат постоянни през поколенията, като са равни съответно на p, $2q$ и r. Тъй като по дефиниция $p + 2q + r = 1$, се вижда, че всички уравнения (11.1)-(11.3) водят до едно и също условие, именно $q^2 = p\,r$.

Например, първото уравнение дава $p = (p+q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$, което е еквивалентно на $p(1-p-2q) = q^2$, и накрая на $p\,r = q^2$.

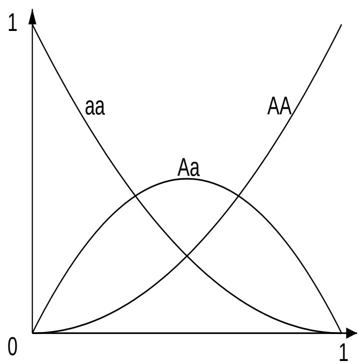
Започвайки от произволни начални условия $(p_0, 2q_0, r_0)$ с $p_0 + 2q_0 + r_0 = 1$, Харди забелязва, че

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

Следователно състоянието $(p_1, 2q_1, r_1)$ вече е равновесно. Така заключаваме, че $(p_n, 2q_n, r_n)$ остава равно на $(p_1, 2q_1, r_1)$ за всички $n \geqslant 1$. Ако зададем $x = p_0 + q_0$ за честотата на признак A в поколение 0, тогава $1 - x = q_0 + r_0$ е честотата на признак a. Като използваме системата (11.1)–(11.3) още веднъж, получаваме

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

за всички $n \geqslant 1$ (фиг. 11.2).



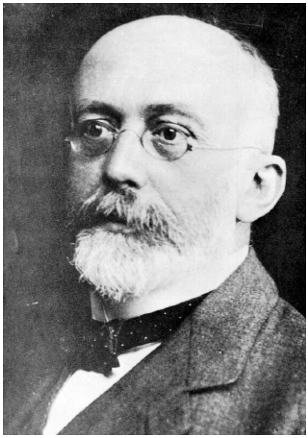
Фигура 11.2: Графики на функциите x^2, $2\,x\,(1-x)$ и $(1-x)^2$, съответстващи на равновесните честоти на генотиповете AA, Aa и aa.

В заключение, горните хипотези водят до закон, според който честотите на генотипите AA, Aa и aa остават непроменени за поколенията. Теорията на Мендел не води до прогресивно нарастване на честотата на доминантния признак, както се е смятало първоначално.

Няколко години по-късно Фишер ще настоява за важно следствие от този закон: в първо приближение (т.е. ако приемем, че хипотезите на модела са реалистични) популацията поддържа постоянна генетична дисперсия. Това наблюдение решава един от проблемите, повдигнати от Дарвиновата теория за еволюцията чрез естествен подбор. Всъщност, подобно на свои съвременници, Дарвин е смятал, че във всяко поколение физиологичните характеристики на децата са един вид средноаритметична величина от характеристиките на двамата родители, като всеки родител допринася с една втора. По-късно тази идея е задълбочено изследвана с помощта на статистиката от Франсис Галтон и неговия наследник в лабораторията по биометрия Карл Пирсън. Ако тя беше вярна, дисперсията на тези характеристики в популацията би трябвало да се дели на две при всяко поколение и скоро щеше да има такава хомогенност, че естественият подбор, за който се предполага, че обяснява еволюцията, щеше да бъде невъзможен. Въпреки това, необходими са били няколко години, за да бъде отхвърлен този механизъм на усредняване, като биометриците защитават гледната точка на Дарвин и не желаят да признаят, че законите на Мендел са неизбежни за разбиране на еволюцията.

След тази работа през 1908 г. Харди се връща към чистата математика. В автобиографията си „Апология на един математик“ той дори с гордост твърди, че е избягвал открития, от които има практическа полза. През 1910 г. е избран за член на Кралското дружество. През 1913 г. открива индийския вундеркинд Рамануджан и го кани да работи в Кеймбридж. След Първата световна война Харди става професор в Оксфордския университет и продължава плодотворното си сътрудничество със своя сънародник Литълвуд. Между 1931 и 1942 г. отново е професор в Кеймбридж. Публикува много книги, често в сътрудничество: „Безкрайни редове“ (1910), „Обща теория на редовете на Дирихле“ с Марсел Рийс (1915), „Неравенства“ с Литълвуд и Полиа (1934), „Увод в теория на числата“ с Райт (1938 г.), „Рамануджан“ (1940), „Редове на Фурие“ с Рогозински (1944 г.) и „Разходящи редове“ (1949 г.). Умира в Кеймбридж през 1947 г.

Няколко десетилетия по-късно хората забелязват, че законът на Харди за генните честоти е бил открит през същата 1908 г. и от немския лекар Вилхелм Вайнберг. Вайнберг е роден в Щутгарт през 1862 г. След като е учил в Тюбинген и Мюнхен до защитата на докторска степен по медицина, той е работил няколко години в



Фигура 11.3:
Вайнберг (1862–1937)

болници в Берлин, Виена и Франкфурт. През 1889 г. се установява в Щутгарт като общо-практикуващ лекар и акушер-гинеколог. Въпреки че е много зает с работата си, той намира време да напише много статии в немски научни списания. През 1901 г. той изследва от статистическа гледна точка честотата на близнаците от един и същи пол. Статията от 1908 г., в която обяснява същия закон, който е открил Харди, е публикувана в местно научно списание и не е забелязана. Но за разлика от Харди, той е продължил това изследване през следващите години, откривайки например обобщение за случаи, когато се разглеждат повече от два наследствени алела. Той също така е допринесъл за развитието на медицинската статистика. Вайнберг умира през 1937 г. След преоткриването на статията му от 1908 г., генетиците наричат закона за стабилност на генотипните честоти „закон на Харди-Вайнберг“.

В днешно време този закон често се използва по следния начин. Ако един рядък рецесивен признак a не оказва влияние върху оцеляването или плодовитостта, и ако знаем честотата x^2 на генотипа aa, като помним, че aa произвежда определен фенотип, тогава можем да изчислим x и да оценим честотата $2x(1-x) \approx 2x$ на генотипа Aa. Като пример, ако честотата на aa е $1/20\,000$, тогава получаваме $x \approx 1/140$. Така че $2x \approx 1/70$ е честотата на генотипа Aa. Рецесивният признак a, който може да изглежда много рядък при разглеждане на фенотипите, всъщност не е толкова рядък.

Източници за допълнително четене

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

Глава 12

Рос и болестта малария (1911)

През 1911 г. британският лекар Роналд Рос, който вече е получил Нобелова награда през 1902 г. за работата си върху маларията, изследва система от диференциални уравнения, моделиращи разпространението на тази болест. Той показва, че маларията може да продължи да се разпространява само ако броят на комарите е над определен праг (ниво). Следователно не е необходимо да се убиват всички комари, за да се изкорени маларията - достатъчно е да се убие само определена част от тях. По-късно подобни епидемични модели са разработени от Кермак и Маккендрик.

Роналд Рос (Ross) е роден през 1857 г. в Северна Индия, където баща му е офицер в британската армия. Учи медицина в Лондон, но предпочита да пише стихове и драми. След като работи една година на кораб като хирург, през 1881 г. успява да постъпи в индийската медицинска служба. Медицинската работа в Индия му оставя много свободно време, през което пише литературни произведения и изучава математика. По време на отпуск в Англия през 1888 г. получава диплома по обществено здраве и изучава бактериология - нова наука, създадена няколко години по-рано от Пастьор и Кох. В Индия Рос започва да изучава маларията. По време на втория си отпуск през 1894 г. той се запознава в Лондон с Патрик Менсън, специалист по тропическа медицина, който му показва под микроскоп това, което френският военен лекар Алфонс Лаверан е забелязал през 1880 г.: кръвта на болните от малария съдържа паразити. Мансън предполага, че паразитите могат да произхождат от комари, тъй като самият той е открил в Китай паразити на друга тропическа болест (филариоза) в тези насекоми. Той обаче смята, че хората се заразяват с паразита, когато пият вода, замърсена от комарите. От 1895 до 1898 г. Рос продължава изследванията си в Индия и проверява идеята на Менсън. През 1897 г. той открива, че в стомаха на определен вид комари, които не е изследвал преди това (анофели), има паразити, подобни на наблюдаваните от Лаверан. След като началниците му го изпращат в Калкута през сезон, в който случаите на малария са редки, той решава да изследва маларията при птици, държани в клетки. Той открива паразита в слюнчените жлези на комарите от род Анофелес и успява да зарази експериментално здрави птици, като ги оставя да ги ухапят комари: това доказва, че маларията се предава чрез ухапване от комар, а не чрез пиене на заразена вода. През 1899 г. Рос напуска индийската медицинска служба, за да преподава в създаденото една година по-рано Училище по тропическа медицина в Ливърпул. През 1901 г. е избран за член на Кралското дружество, а през 1902 г. получава Нобелова награда по физиология и медицина за своите работи върху маларията. Пътува до Африка о остров Мавриций, а също в Средиземноморския район, за да популяризира борбата с комарите. Неговите усилия са успешни в Египет, около Суецкия канал, а също покрай строящия се Панамски канал, и в страни като Куба и Малайзия. В някои други страни той е по-малко успешен. През 1908 г. Рос публикува „Доклад за превенция от малария на остров Мавриций“, а през 1910 г. - „Превенция от малария“.

Фигура 12.1:
Рос (1857–1932)

Въпреки че доказва ролята на някои комари за пренасянето на маларията, Рос се сблъсква със скептицизъм, когато твърди, че маларията може да бъде изкоренена просто чрез намаляване броя на комарите. Във второто издание на книгата си „Предотвратяване на маларията“, публикувано през 1911 г., той се опитва да създаде математически модели за предаване на маларията, за да подкрепи твърденията си. Един от моделите му се основава на система от две диференциални уравнения. Първо, да въведем следните означения:

- N: общ брой на човешкото население в даден район;

- $I(t)$: брой на хората, заразени с малария в момент t;
- n: общ брой на комарите (приета за постоянна);
- $i(t)$: брой на комарите, заразени с малария;
- b: честота на ухапване от комари;
- p (съответно p'): вероятност за предаване на малария от човек на комар (съответно от комар на човек) при едно ухапване;
- a: скорост, с която хората се възстановяват от малария;
- m: смъртност на комарите.

През малък интервал от време dt всеки заразен комар ухапва $b\,dt$ хора, сред които една част, равна на $\frac{N-I}{N}$, все още не е заразена. Като се вземе предвид вероятността за предаване p', ot има $b\,p'\,i\,\frac{N-I}{N}\,dt$ новозаразени хора. През същия интервал от време броят на хората, които се възстановяват, е $a\,I\,dt$. Следователно,

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

По същия начин всеки незаразен комар ухапва $b\,dt$ хора, сред които част, равна на I/N, вече е заразена. Като се вземе предвид вероятността за предаване на инфекцията p, ще има $b\,p\,(n-i)\,\frac{I}{N}\,dt$ новозаразени комари. В същото време, ако приемем, че инфекцията не влияе на смъртността, броят на умрелите комари е $m\,i\,dt$. Така че

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

Тъй като маларията съществува постоянно в повечето засегнати от нея страни, Рос разглежда само устойчивите (стабилни) състояния на своята система от две уравнения: броят на заразените хора $I(t)$ и броят на заразените комари $i(t)$ остават постоянни във времето ($dI/dt = 0$ и $di/dt = 0$). Първо, винаги съществува стабилно състояние с $I = 0$ и $i = 0$, което съответства на отсъствието на малария. Второ, Рос търси устойчиво състояние, при което $I > 0$ и $i > 0$, и установява, че

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

Ако разделим уравненията за стабилно състояние с произведението $I \times i$, моделът се свежда до линейна система от две уравнения с две неизвестни, $1/I$ и $1/i$, именно:

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

Решението му се получава лесно.

Може да се забележи, че $I > 0$ и $i > 0$ са валидни, ако броят на комарите е над критичен праг (ниво):

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

В този случай устойчивото състояние съответства на ситуацията, при която болестта е ендемична, т.е. постоянно присъстваща. Рос стига до извода, че ако броят на комарите n се намали под критичния праг n^*, то единственото оставащо устойчиво състояние е $I = 0$ и $i = 0$, така че маларията трябва да изчезне. В частност, не е необходимо да се изтребят всички комари, за да се изкорени маларията. Точно това е смисълът, който Рос е искал да подчертае със своя модел.

За да илюстрира теорията си, Рос търси разумни числени стойности за параметрите в своя модел. Той приема следното:

- смъртността на комарите е такава, че само една трета от тях са все още живи след десет дни; така $e^{-10\,m} = \frac{1}{3}$ и $m = (\log 3)/10$ на ден;

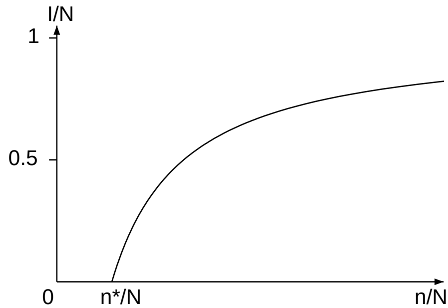
- половината от хората все още са заразени след три месеца; значи $e^{-90\,a} = 1/2$ и $a = (\log 2)/90$ на ден;

- един от осем комара хапе всеки ден; това означава, че $e^{-b} = 1 - 1/8$ и $b = \log(8/7)$ на ден;

- заразените комари обикновено не са инфекциозни през първите десет дни след заразяването им, тъй като паразитите трябва да преминат през няколко етапа на трансформация. Тъй като една трета от комарите могат да преживеят десет дни, Рос приема, че има и около една трета от всички заразени комари, които са инфекциозни: $p' = 1/3$;

- $p = 1/4$.

След това като използва формула (12.1), Рос може да пресметне заразената част I/N в човешката популация като функция на отношението n/N, т.е. комари-човешка популация. Той показва резултатите си в таблица, която е еквивалентна на Фигура 12.2.



Фигура 12.2: Частта I/N на заразените хора като функция на отношението n/N, комари-човешка популация.

Формата на кривата показва, че частта на заразените хора е по-висока от 50 %, ако отношението n/N е малко над критичната стойност n^*/N. Но тази част не се променя много, когато отношението n/N се увеличи още повече. Това обяснява защо никога преди това не е била забелязвана корелация между броя на комарите и наличието на малария. Рос обаче забелязал, че числената стойност на прага n^*/N е много чувствителна към малки промени в броя на ухапванията b, но това не променя общата форма на кривата на фиг. 12.2. Неговото качествено обяснение е по-важно от количествените резултати, които са чувствителни в зависимост от числените стойности на параметрите.

За да се интерпретира критичният праг n^*, открит от Рос[1], нека разгледаме един заразен човек, който е присъединен към група от хора и комари, които са свободни от малария. Този човек остава заразен средно за период от време, равен на $1/a$. Той/тя получава $b \cdot n/N$ ухапвания за единица време, значи имаме средно $b \cdot n/(a\,N)$ ухапвания общо, докато човекът е заразен. Така че той/тя заразява средно $b\,p\,n/(a\,N)$ комари. Всеки от тези заразени комари живее средно за период от време, равен на $1/m$, ухапва b/m хора и заразява $b\,p'/m$ хора. Общо взето, след предаването на инфекцията

[1] Тази интерпретация е била предложена доста време след работата на Рос.

от първия заразен човек към комарите и от тези комари на други хора, средният брой на новозаразените хора е произведението от предишните два резултата, т.е.

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

Това число $\mathscr{R}_0$ е броят на вторичните случаи на заразени хора, дължащи се на един първично заразен човек. Нещо повече, процесът на инфектиране, който протича непрекъснато във времето, може да се разглежда и нататък, в следващите поколения. Маларията може да „завладее“ населението само ако $\mathscr{R}_0 > 1$. Това условие е точно еквивалентно на $n > n^*$.

В заключение Рос се обявява в полза на математическото моделиране в епидемиологията:

> „Всъщност цялата епидемиология, която се занимава с вариациите на болестта от време на време или от място на място, трябва да се разглежда математически, независимо от броя на променливите, ако изобщо се поставя цел тя да бъде разглеждана научно. Например, да кажем, че дадена болест зависи от определени фактори, не означава, че сме казали много, докато не определим до каква степен всеки фактор влияе върху цялостния резултат. А математическият метод и правените изводи, които се използват при лечение, всъщност не е нищо друго освен прилагане на внимателни разсъждения към разглежданите проблеми.“

Рос е посветен в рицарство през 1911 г. Той се премества в Лондон и става консултант на британската армия по време на Първата световна война. През 1923 г. публикува автобиографията си „Мемоари с пълен разказ за големия проблем с маларията и неговото решение“. През 1926 г. е открит Институт по тропически болести „Рос “(сега част от Лондонското училище по хигиена и тропическа медицина), на който става директор. Рос умира в Лондон през 1932 г.

Източници за допълнително четене

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)

Глава 13

Лотка, Волтера и модела хищник-жертва (1920–1926)

През 1920 г. Алфред Лотка изследва динамичен модел на поведението на хищник и плячка и показва, че популациите могат да се колебаят постоянно. Той излага това изследване в книгата си „Елементи на физическата биология“ от 1925 г. През 1926 г. италианският математик Вито Волтера случайно се заинтересува от същия модел, за да отговори на въпрос, повдигнат от биолога Умберто д'Анкона: защо по време на Първата световна война, когато риболовната активност е била слаба, рибарите в Адриатическо море са улавяли повече хищници?

През 1920 г. Лотка публикува статия, озаглавена „Аналитична бележка за някои ритмични отношения в органични системи“. В продължение на няколко години той се интересува от химически реакции, които показват странни преходни колебания в лабораторни експерименти. Целта на статията му е да обоснове предположението, че система от два биологични вида може да има дори постоянни колебания. Примерът, който той разглежда, е популация от тревопасни животни, хранещи се с растения. По аналогия с уравненията, използвани в химическата кинетика, нека $x(t)$ е общата маса на растенията, а $y(t)$ - общият брой на тревопасните в момент t. Лотка използва като модел следната система от диференциални уравнения:

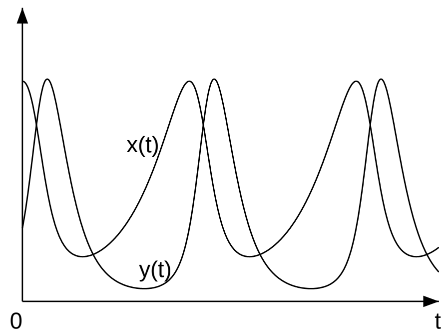
$$\frac{dx}{dt} = a\,x - b\,x\,y\,, \tag{13.1}$$

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

където всички параметри a, b, c и d са положителни. Параметърът a е скоростта на растеж на растенията, когато няма тревопасни животни, а c е скоростта на намаляване на популацията на тревопасните животни, когато няма растения. Смисълът на параметрите $-b\,x\,y$ и $d\,x\,y$ е, че колкото повече животни и растения има, толкова по-голям е преносът на маса от растения към животните (преносът включва известна загуба на маса, така че $d \leqslant b$). Като задава $dx/dt = 0$ и $dy/dt = 0$, Лотка забелязва, че има две устойчиви състояния:

- $(x = 0,\ y = 0)$, популацията от тревопасни животни е изчезнала и вече няма растения;
- $(x = c/d,\ y = a/b)$, тревопасните животни и растенията съжителстват.

Той също така пише без доказателство, че ако в момента $t = 0$, $(x(0), y(0))$ не е едно от тези две устойчиви състояния, тогава функциите $x(t)$ и $y(t)$ периодично осцилират: има число $T > 0$ такова, че $x(t+T) = x(t)$ и $y(t+T) = y(t)$ за всички $t > 0$ (фигура 13.1)[1]. Ако например растенията са в голямо изобилие, популацията на тревопасните ще се увеличи, което ще доведе до намаляване на общата маса на растенията. Когато тази маса стане недостатъчна за изхранване на тревопасните животни, някои животни ще умрат от глад и общата маса на растенията ще започне отново да нараства, докато достигне ниво, равно на първоначалната си стойност. Явлението ще се повтаря.



Фигура 13.1: Осцилации на общата маса на растенията $x(t)$ и на общия брой на тревопасните животни $y(t)$ като функции на времето.

Лотка изследва модела малко по-подробно във втора статия, публикувана през 1920 г., озаглавена „Неутрализирани трептения,

[1] Периодът T зависи от началните условия, но Лотка забелязва този факт едва през 1925 г.

получени от закона за действие на масите“. Той обяснява защо системата може да се колебае периодично. Това следва от факта, че точката $(x(t), y(t))$ трябва да остане на затворена траектория в равнината с x по хоризонталната ос и y по вертикалната ос; по-точно в квадранта, където $x \geqslant 0$ и $y \geqslant 0$ (фигура 13.2).

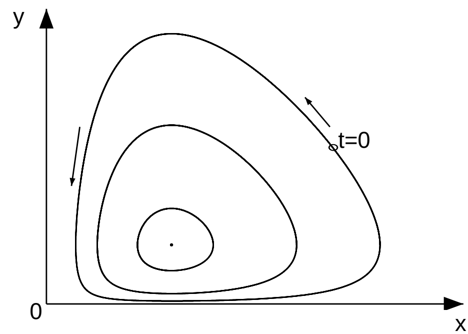
Всъщност, като разделим почленно уравнение (13.1) с уравнение (13.2), след известно пренареждане получаваме

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

След интегриране намираме

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

където K е константа, която зависи само от началното състояние. Следователно точката $(x(t), y(t))$ остава върху кривата $d\,x - c\,\log x = a\,\log y - b\,y + K$, която е затворена крива (фигура 13.2).



Фигура 13.2: Диаграма с общата маса на растенията $x(t)$ по оста Ox и общия брой на тревопасните животни $y(t)$ по оста Oy. Трите затворени криви около устойчивото състояние съответстват на различни начални условия.

Траекторията на $(x(t), y(t))$ се завърта около устойчивото състояние $(c/d, a/b)$ в посока обратна на часовниковата стрелка, както може лесно да се види, като се изследва знакът на dx/dt и на dy/dt. В близост до устойчивото състояние системата показва малки колебания с период, равен на $2\pi/\sqrt{a\,c}$.

Действително, ако означим $x = \frac{c}{d} + x^*$, $y = \frac{a}{b} + y^*$, където $|x^*| \ll \frac{c}{d}$ и $|y^*| \ll \frac{a}{b}$, тогава

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

От тези две уравнения получаваме

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

Тези уравнения са същите като тези за трептенията на обикновено махало във физиката. Периодът е $2\pi/\sqrt{a\,c}$.

Реймънд Пърл, който през 1920 г. публикува статията на Лотка в „Сборник на Националната академия на науките“, помага на Лотка да получи двугодишна стипендия от университета „Джонс Хопкинс“, за да напише книга, озаглавена „Елементи на физическата биология“. Книгата е публикувана през 1925 г. В частта, обобщаваща работата му от 1920 г., се споменава също, че системите, състоящи се от два вида - един вид доброжелател и един вид паразит, или един вид плячка и един вид хищник, могат да бъдат описани със същия модел (13.1)–(13.2). За съжаление след публикуването, книгата на Лотка не е привлякла голямо внимание. Скоро след това обаче известният математик Волтера самостоятелно преоткрива същия модел, докато изучава проблем, свързан с риболова.

Вито Волтера (Volterra) е роден в еврейското гето на Анкона през 1860 г., малко преди обединението на Италия, когато градът все още принадлежи на Папската държава. Той е самотно дете. Баща му, търговец на платове, умира, когато Вито е на две години, и оставя семейството без пари. Добър ученик в гимназията, Волтера успява да продължи обучението си въпреки бедността, първо в университета във Флоренция, а по-късно в *Scuola Normale Superiore* в Пиза. През 1882 г. получава докторска степен по физика и на следващата година става професор по механика в университета в Пиза. През 1892 г. постъпва на работа в университета в Торино, а през 1900 г. се премества в катедрата по математическа физика в университета *La Sapienza* в Рим. През 1905 г. става сенатор. Много от лекциите, които изнася в Рим или в чуждестранни университети, са публикувани под формата на книги: „Три лекции за някои неотдавнашни постижения в математическата физика“ (Университет „Кларк“, 1909 г.), „Лекции по интегрални и интегро-диференциални уравнения“ (Рим, 1910 г.), „Лекции по линейни функции“ (Париж, 1912 г.), „Теория на пермутативните функции“ (Принстън, 1912 г.). Служи като офицер в италианската армия по време на Първата световна война и ръководи Бюрото за военни изобретения. След войната участва активно в създаването на Италианския математически съюз (1922 г.) и на Италианския национален съвет за научни изследвания (1923 г.), като става първият председател на последния. Става също така председател на Международната комисия за научно изследване на Средиземно море (1923 г.) и председател на *Accademia dei Lincei* (1924 г.). Друга монография, написана в сътрудничество с Ж. Перес, „Лекции по композиция и пермутативни функции“, е публикувана през 1924 г.

Фигура 13.3: Волтера (1860-1940), който през 1900 г. получава почетна докторска титла от университета в Кеймбридж.

През 1925 г., на 65-годишна възраст, Волтера се заинтересува от проучване на зоолога Умберто Д’Анкона, който по-късно става негов доведен син, относно дела на хрущялните риби (хищници, подобни на акули и скатове), разтоварвани при риболов през периода 1905-1923 г. в три пристанища на Адриатическо море: Триест, Фиуме[2] и Венеция. Д’Анкона забелязал, че делът на тези риби-хищници се е увеличил по време на Първата световна война, когато риболовната активност е намаляла (таблица 13.1).

[2]Сега Риека в Хърватия.

Таблица 13.1: Процентен дял на хрущялните риби от общия риболов в Триест, Фиуме и Венеция преди, по време, и след Първата световна война.

година	1910	1911	1912	1913	1914	1915	1916
Триест	5,7	8,8	9,5	15,7	14,6	7,6	16,2
Фиуме	-	-	-	-	11,9	21,4	22,1
Венеция	21,8	-	-	-	-	-	-

година	1917	1918	1919	1920	1921	1922	1923
Триест	15,4	-	19,9	15,8	13,3	10,7	10,2
Фиуме	21,2	36,4	27,3	16,0	15,9	14,8	10,7
Венеция	-	-	30,9	25,3	25,9	25,8	26,6

Тъй като хрущялните риби са хищници за по-малките риби, изглежда, че намаляването на риболовната активност е в полза на хищните видове. Волтера, който не е знаел за работата на Лотка, обяснява това наблюдение, като използва същия модел

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

където $x(t)$ означава броя на жертвите, а $y(t)$ - броя на хищниците. Подобно на Лотка, той стига до извода, че тази система може да осцилира периодично с период T, който зависи от началното условие (x_0, y_0). Той забелязал също, че

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

Интегрирайки за един период T (така че $x(0) = x(T)$ и $y(0) = y(T)$), той получава

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

Това означава, че средната стойност за един период на броя на жертвите и на броя на хищниците не зависи от началните условия. Освен това, ако риболовната активност намалее, темпът на нарастване a на плячката се увеличава, докато темпът на изчезване c на хищниците намалява. Следователно средната стойност на $x(t)$

намалява, а средната стойност на $y(t)$ се увеличава: делът на хищниците се увеличава. Точно това е наблюдавано при статистиката на риболова в Адриатическо море.

Волтера публикува статията си за първи път на италиански език през 1926 г. Резюме на английски език се появява няколко месеца по-късно в *Nature*. Лотка информира Волтера и други учени за приоритета на своето изследване на модела хищник-жертва. Но статията му от 1920 г. и книгата му от 1925 г. не винаги са споменавани. По това време Лотка вече работи за застрахователна компания, така че работата му е съсредоточена върху човешката демография. Волтера продължава да работи върху варианти на модела хищник-жертва в продължение на десетилетие. През 1928-1929 г. той изнася поредица от лекции в новосъздадения Институт „Анри Поанкаре“ в Париж. Записките от тези лекции са публикувани през 1931 г. под заглавие „Лекции по математическа теория на борбата за живот“. През 1935 г. Волтера публикува в сътрудничество с Умберто Д'Анкона друга книга на тема „Биологичните общности от математическа гледна точка“.

Въпреки че моделът хищник-жертва изглежда обяснява правилно данните за риболова, дебатът относно реализма на опростените модели в екологията едва започва и все още е предмет на научни спорове. В днешно време моделът хищник-жертва е известен и като модел на Лотка-Волтера и е един от най-често цитираните в екологията.

През 1931 г. Волтера отказва да се подчини на Мусолини. Той губи професорското си място в университета в Рим и е изключен от италианските научни академии, в които е един от най-известните членове. От този момент нататък той остава предимно извън Италия, пътува из Европа и изнася лекции. Публикува заедно с Ж. Перес първия том на „Обща теория на функционалите“ (1936 г.) и книга с Б. Хостински на тема „Безкрайно малки линейни операции“ (1938 г.). Умира в Рим през 1940 г.

Източници за допълнително четене

1. Goodstein, J.R.: *The Volterra Chronicles, The Life and Times of an Extraordinary Mathematician 1860-1940.* American Mathematical Society (2007)
2. Guerraggio, A., Nastasi, P.: *Italian Mathematics between the Two World Wars.* Birkhäuser, Basel (2005)

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

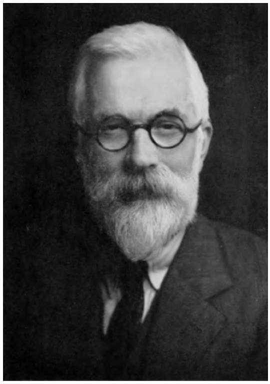
Глава 14

Фишер и естественият подбор (1922)

> През 1922 г. британският математически биолог Роналд Фишер публикува много влиятелна статия за популационната генетика. В тази глава се разглежда само един раздел от статията, който е посветен на вариант на модела на Харди-Вайнберг, включващ естествения подбор. Фишер показва, че ако хетерозиготът е облагодетелстван, тогава и двата алела могат да съществуват едновременно. Ако един от двата хомозигота е облагодетелстван, тогава другият алел изчезва. Основният проблем е да се обясни защо някои гени могат да имат няколко алела.

Роналд Ейлмър Фишер (Fisher) е роден в Лондон през 1890 г. като последното от шест деца. Баща му е аукционер, но по-късно обявява банкрут. Между 1909 и 1913 г. Фишер учи математика и физика в колежа Гонвил и Кайус към университета в Кеймбридж. По това време генетиката се развива бързо. От 1911 г. Фишер участва в срещите на Дружеството по евгеника, инициирани от Галтон. Започва да се занимава със статистически проблеми, свързани с работите на Галтон и Мендел. След завършване на университетското си образование, прекарва едно лято като работи във ферма в Канада, а след това работи за „Меркантилна и инвестиционна компания“в Лондонското сити. Поради крайно късогледство не може да участва в Първата световна война, въпреки че е доброволец. Прекарва тези години като преподавател в гимназии. През свободното си време се грижи за ферма и продължава научните си изследвания. Получава нови важни резултати, свързващи корелационните коефициенти с генетиката на Мендел. През 1919 г. започва работа като статистик в експерименталната станция „Ротамстед“, която се занимава със селско стопанство.

През 1922 г. Фишер публикува статия, озаглавена „За отношението на доминиране“. Наред с няколко други важни нови идеи, в тази статия се разглежда математически модел, съчетаващ законите на Мендел и идеята за естествения подбор, лансрана от Дарвин като теорията за еволюцията. Фишер разглежда същата ситуация



Фигура 14.1:
Фишер (1890–1962)

като Харди с два алела A и a и с хипотезата за случайно чифтосване. Но той приема, че индивидите с генотипове AA, Aa и aa имат различна смъртност преди достигане на зряла възраст, като по този начин имитира естествения подбор. Ако честотите на трите генотипа сред възрастните индивиди в поколение n се означат с p_n, $2q_n$ и r_n, то в поколение $n+1$ има съответно $(p_n + q_n)^2$, $2(p_n + q_n)(q_n + r_n)$ и $(q_n + r_n)^2$ новородени с тези генотипове. Нека u, v и w са съответните вероятности за оцеляване6 от раждане до зряла възраст. Тогава честотите на генотиповете сред възрастните индивиди в поколение $n+1$ са p_{n+1}, $2q_{n+1}$ и r_{n+1}, като

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

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

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

където за удобство сме означили

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

Като припомним, че $p_n + 2q_n + r_n = 1$, виждаме, че когато $u = v = w$ (т.е. когато няма естествен подбор), системата (14.1)-(14.3) се свежда до системата (11.1)-(11.3), разглеждана от Харди.

Нека $x_n = p_n + q_n$ е честотата на алела A сред възрастните индивиди в поколение n. Тогава $q_n + r_n = 1 - x_n$ е честотата на алела a. Като съберем (14.1) и (14.2), получаваме

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

Това равенство може да се запише и във вида

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

Винаги има поне две устойчиви състояния, при които честотата x_n остава постоянна през поколенията: $x = 0$ (популацията се състои изцяло от хомозиготни aa) и $x = 1$ (популацията се състои изцяло от хомозиготни AA).

Като се използва уравнение (14.4), може да се покаже, че ако хомозиготният AA има по-голям шанс за оцеляване от другите два генотипа ($u > v$ и $u > w$), то алелът a постепенно ще изчезне от популацията. Този случай не би трябвало да е много често срещан в природата, ако знаем, че двата алела съществуват едновременно. Ако обаче хетерозиготният Aa има селективно предимство пред хомозиготните AA и aa ($v > u$ и $v > w$), тогава и трите генотипа могат да съществуват едновременно в популацията. Това е най-често срещаният случай и той може да обясни „жизнеността“ на хибридите, забелязана от земеделските производители.

Наистина, устойчивото състояние $x = 1$ е стабилно, когато $u > v$, защото $x_{n+1} - x_n \approx (1 - x_n)\,(u - v)/u$, при x_n близо до 1. Популацията се стреми към това устойчиво състояние. Когато $u < v$, устойчивото състояние $x = 1$ е нестабилно, в който случай има трето устойчиво състояние, именно

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

като $0 < x^* < 1$. Освен това може да се провери, че това устойчиво състояние е стабилно. Устойчивото състояние x^* съответства на смес между трите генотипа.

Следователно, комбинирайки просто законите на Мендел и хипотезата за естествения подбор (при различни вероятности за оцеляване на трите генотипа), можем да обясним двете ситуации на съвместно съществуване или изчезване на генотипове. След Фишер този модел е разработван и от Дж. Б. С. Холдейн (вж. глава 17) и от Сиуъл Райт (вж. глава 19).

Повече подробности ще дадем в очакваната глава 20, но тук ще отбележим, че ако A е напълно доминантен и хомозиготът aa има недостатък в сравнение с другите два генотипа, като числата $u : v : w$ са в отношение $1 : 1 : (1-\varepsilon)$, тогава равенството (14.4), при $\varepsilon \ll 1$, се свежда до следното:

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

Ако преживяемостта на хетерозигота Aa е по средата между тази на двата хомозиготи, тогава отношението на числата $u : v : w$ е $1 : (1-\varepsilon/2) : (1-\varepsilon)$ и при $\varepsilon \ll 1$, имаме

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

В „Ротамстед“ Фишер анализира многогодишни данни за реколтата и метеорологични данни. Но той има голям принос и към статистическата методология. През 1925 г. публикува книгата „Статистически методи за изследователи“, която има голям успех и е преиздавана многократно. През 1929 г. става член на Кралското дружество. През 1930 г. Фишер публикува книгата „Генетична теория на естествения подбор“, която е крайъгълен камък в историята на популационната генетика. През 1933 г. става професор по евгеника в Университетския колеж в Лондон, наследявайки Карл Пирсън в лабораторията „Галтон“. През 1943 г. се премества в катедрата по генетика в Кеймбриджския университет, като този път наследява Р. К. Пунет (вж. глава 11). Публикува и няколко книги: „Планиране на експерименти“ (1935), „Теория на инбридинга“ (1949) и „Статистически методи и научни изводи“ (1956). Посветен в рицарско звание през 1952 г., той се установява в Австралия след пенсионирането си през 1959 г. и умира в Аделаида през 1962 г. Ще се върнем към друга част от работата му в глава 20.

Източници за допълнително четене

1. Fisher Box, J.: R.A. Fisher, *The Life of a Scientist.* Wiley (1978)
2. Fisher, R.A.: On the dominance ratio. *Proc. R. Soc. Edinb.* 42, 321–341 (1922) library.adelaide.edu.au

3. Fisher, R.A.: *The Genetical Theory of Natural Selection.* Clarendon Press, Oxford (1930) archive.org
4. Yates, F., Mather, K.: *Ronald Aylmer Fisher 1890–1962. Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 9, 91–120 (1963)

Глава 15

Юл и еволюция (1924)

През 1924 г. британският статистик Юл изследва модел на еволюцията, при който видовете могат да създават нови видове чрез малки мутации. В същото време родовете могат да създават нови родове чрез големи мутации. Целта му е била да обясни разпределението на броя на видовете в рамките на родовете, като повечето родове съдържат само един вид, а няколко рода съдържат голям брой видове. Стохастичният „процес на раждане“, въведен от Юл в неговия модел, все още е основен инструмент за изучаване на филогенетични дървета и в много други области.

Джордж Удни Юл (Yule) е роден в Шотландия през 1871 г. Баща му е заемал висок пост в британската администрация в Индия. На 16-годишна възраст Юл започва да учи в Университетския колеж в Лондон, за да стане инженер. През 1892 г. той променя ориентацията си и прекарва една година в изследвания по физика в Бон под ръководството на Хайнрих Херц, който няколко години по-рано доказва съществуването на електромагнитни вълни. Когато Юл се завръща в Англия, Карл Пирсън му предлага да заеме длъжността асистент по приложна математика в Университетския колеж. Следвайки съвета на Пирсън, Юл започва да се занимава със статистика. През 1911 г. той публикува „Увод в теория на статистиката“, който е преиздаван 14 пъти. През следващата година се премества в университета в Кеймбридж. Изследователската му работа включва теоретични аспекти на статистиката, а също приложения в селското стопанство и епидемиологията. През 1922 г. става член на Кралското дружество.

През 1924 г. Юл публикува статия, озаглавена „Математическа теория на еволюцията, базирана на заключенията на д-р Дж. К. Уилис“. Уилис е негов колега от Кралското дружество, който през 1922 г. публикува книга, озаглавена „Възраст и площ, изследване на географското разпространение и произхода на видовете“. Той е изследвал разпределението на видовете сред различните родове

Фигура 15.1:
Юл (1871-1951)

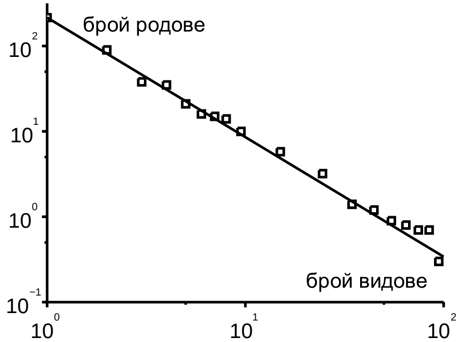
в класификацията на растенията и животните. Данните, които е събрал, показват, че повечето родове съдържат само един вид, че все по-малко родове съдържат по-голям брой видове, и че все още има няколко рода, които съдържат голям брой видове. В таблица 15.1 са показани данните за змии, гущери и две семейства бръмбари (*Chrysomelidae* и *Cerambycinae*). Известните по това време 1580 вида гущери са класифицирани в 259 рода, като 105 рода съдържат само един вид, 44 - само два вида, 23 - само три вида и т.н., а два рода съдържат повече от сто вида. При други семейства животни и растения разпределението на родовете според броя на съдържащите се в тях видове имало много сходна форма. Юл предложил на Уилис да се опита да нанесе данните си във вид на графика с логаритмични скали. Това дава поразителен резултат (Фигура 15.2): логаритъмът на броя Q_n на родовете, съдържащи n вида, намалява повече или по-малко линейно с $\log(n)$. С други думи, съществуват константи $\alpha > 0$ и $\beta > 0$, такива че $Q_n \approx \alpha\, n^{-\beta}$: разпределението следва „закон на силата“. В статията си от 1924 г. Юл търси математически модел на еволюцията, който може да обясни такова статистическо разпределение.

За тази цел той първо си представя стохастичен модел с непрекъснато време[1] за нарастването на броя на видовете в рамките на един род (фигура 15.3). Започвайки само с един вид в момент $t = 0$, той приема, че вероятността този вид да даде начало на нов вид от същия род чрез мутация през един „малък“ интервал от време dt

[1]Маккендрик (вж. глава 16) вече е започнал да изучава такива модели от популационната динамика в статия, публикувана през 1914 г.

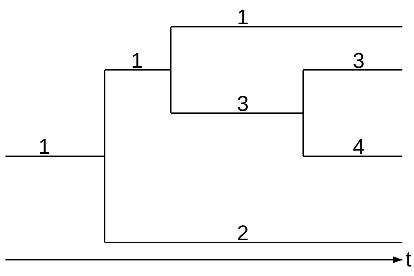
Таблица 15.1: Данните, събрани от Уилис.

Брой видове	*Chrysomelidae*	Брой родове *Cerambycinae*	Змии	Гущери
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
общо	627	1024	293	259



Фигура 15.2: Броят на родовете като функция на броя на съдържащите се в тях видове, представени в десетична логаритмична скала. Данни за Chrysomelidae. За да се изгладят колебанията, когато n (броят на видовете) е голям, родовете са преброени за диапазони от стойности на n, както е посочено в Таблица 15.1. По този начин средният брой родове за една стойност на n може да бъде по-малък от 1.

(по времевата скала на еволюцията) е равна на $r\,dt$, като $r > 0$.



Фигура 15.3: Симулация на еволюцията на броя на видовете в рамките на един род. Вид 1 поражда видове 2 и 3. Вид 3 поражда вид 4.

Нека $p_n(t)$ е вероятността да има n вида в момент t (n е цяло число, а t е реално число). За да изчисли $p_n(t + dt)$, Юл разглежда няколко случая:

- ако в момент t има $n - 1$ вида, всеки вид има вероятност $r\,dt$ да създаде един нов вид за времето от t до $t + dt$; ако $dt \to 0$, то в момента $t + dt$ ще има n вида с вероятност $(n - 1)\,r\,dt$;

- ако в момент t има n вида, то в момент $t + dt$ ще има $n + 1$ вида с вероятност $n\,r\,dt$.

Така $p_n(t)$ се определя от следната система диференциални уравнения, валидна за всички $n \geqslant 2$:

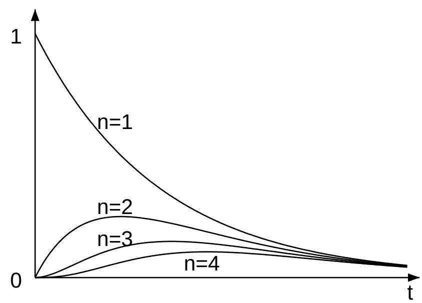
$$\frac{dp_1}{dt} = -r\,p_1\,, \tag{15.1}$$

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

От първото уравнение получаваме $p_1(t) = e^{-r\,t}$, защото $p_1(0) = 1$. Може лесно да се покаже, че решението на второто уравнение, което удовлетворява началното условие $p_n(0) = 0$, е

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

за всички $n \geqslant 2$ (Фигура 15.4). Следователно в някакъв фиксиран момент t разпределението на вероятностите $(p_n(t))_{n\geqslant 1}$ е „геометрично“ с отношение между два последователни члена, равно на $1 - e^{-r\,t}$.



Фигура 15.4: Вероятността $p_n(t)$ да има n вида от един и същи род в момент t, за $1 \leqslant n \leqslant 4$.

Наистина, първо трябва да отбележим, че уравнение (15.2) е еквивалентно на

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

от което можем да изчислим последователно $p_2(t)$, $p_3(t)$.... Намираме $p_2(t) = e^{-r\,t}\,(1-e^{-r\,t})$, след това $p_3(t) = e^{-r\,t}\,(1-e^{-r\,t})^2$, които изглеждат като формула (15.3). Накрая може да се провери, че с тази формула се дава решението на уравнение (15.4).

Юл също така извежда от формула (15.3), че очакваният брой видове нараства експоненциално с времето:

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

Всъщност, първо трябва да се отбележи, че за $|x| < 1$,

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

След това, че

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

Например, ако T е времето за удвояване, което се определя от равенството $e^{rT} = 2$, тогава вероятностното разпределение $(p_n(t))_{n\geqslant 1}$ на броя на видовете в момент $t = T$ е геометрично с частно, равно на $1/2$:

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

В момент $t = kT$ разпределението е геометрично с параметър $1 - 1/2^k$ и $p_1(kT) = 1/2^k$.

По-нататък, успоредно с нарастването на броя на видовете от един и същи род, Юл разглежда подобен процес, дължащ се на по-големи мутации, водещи до създаването на нови родове. Нека $s\,dt$ е вероятността за съществуващ род да създаде нов род през малък интервал от време dt. Както и преди, ако приемем, че в момент $t = 0$ има само един род, то очакваният брой родове в момента t е $e^{s\,t}$. Средният брой родове в момент t , създадени за единица време, е равен на производната $s\,e^{s\,t}$. В граница[2], когато $t \to +\infty$,

[2]Юл разглежда и случая, при който не може да се приеме, че t е много голямо в сравнение с времето за удвояване на $e^{s\,t}$. Изчисленията са малко по-сложни, но крайните резултати не се различават особено.

средният брой родове, които в момент t са съществували между x и $x+dx$, е равен на $s\,e^{s\,(t-x)}\,dx$. Вероятността в момент t произволно избран род да е съществувал от x до $x+dx$, е равна на $s\,e^{-s\,x}\,dx$.

Ако случайно избран род в момент t е съществувал от x до $x+dx$ единици време, съгласно формула (15.3), вероятността този род да съдържа n вида е равна на $e^{-r\,x}\,(1-e^{-r\,x})^{n-1}$ за всички $n \geqslant 1$. Така че вероятността q_n за случайно избран род в момент t да съдържа n вида е

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

Да означим $u = r/s$. Елементарно пресмятане показва, че $q_1 = 1/(1+u)$, и че за всички $n \geqslant 2$,

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

Действително, имаме $(1-e^{-r\,x})^{n-1} = (1-e^{-r\,x})^{n-2}\,(1-e^{-r\,x})$. Така че

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

Интегрирайки по части, получаваме

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

Формула (15.5) показва, че редицата от вероятности $(q_n)_{n\geqslant 1}$ е намаляваща. Това означава, че максимумът се достига за $n=1$: повечето родове съдържат само един вид. Точно това показват данните. Освен това намаляването на q_n към 0, когато n клони към безкрайност, е сравнително бавно, защото $q_n/q_{n-1} \to 1$. Това може да обясни защо някои родове съдържат голям брой видове. По-точно, Юл показва, че величината $\log q_n$ намалява линейно с $\log(n)$.

Да напомним Гама-функцията на Ойлер:

$$\Gamma(z) = \int_0^{+\infty} t^{z-1}\,e^{-t}\,dt,$$

$z > 0$. Тогава $\Gamma(n+1) = n! = n \times (n-1) \times \cdots \times 2 \times 1$, когато n е цяло число, и $\Gamma(z+1) = z\,\Gamma(z)$ за реално $z > 0$.. Значи (15.5) приема формата

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

Апроксимацията на Стърлинг дава

$$\log\Gamma(n) \approx n\log n - n - \frac{1}{2}\log n + \mathrm{C},$$

където C е константа. По същия начин,

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

И накрая,

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

Като пример, да разгледаме случая с гущерите. Параметърът u може да бъде оценен от дела $q_1 = 1/(1+u)$ на родовете, които съдържат само един вид. Според таблица 15.1 имаме $q_1 = 105/259$, така че $u \approx 1{,}467$. След това можем да изчислим теоретичната вероятност q_n и очаквания среден брой Q_n на родовете, съдържащи n вида, като умножим q_n по общия брой видове, който е 259 (таблица 15.2). Юл забелязал, че съответствието между наблюденията и изчисленията е сравнително добро[3], но това е така поради простотата на модела, който не отчита например катаклизмите, които видовете са преминали през милиони години еволюция.

След 1931 г. Юл постепенно се оттегля от университета в Кеймбридж. Започва да се интересува от статистическото разпределение на дължината на изреченията, за да идентифицира авторството на книги. Прилага това по-специално към книгата, публикувана от Джон Граунт (вж. глава 2), но вероятно е вдъхновен от Уилям Пети. През 1944 г. той публикува книга на тема „Статистическо изследване на литературния речник“. Умира през 1951 г.

[3]За броя на родовете, съдържащи повече от 100 вида, Юл получил по-добро съвпадение, отколкото в Таблица 15.2, като взел предвид, че t не е голямо в сравнение с времето за удвояване e^{st}.

Таблица 15.2: Сравнение между данните и теорията при гущерите (1 580 вида, класифицирани в 259 рода).

Брой видове в род	Наблюдаван брой родове	Изчислен брой родове
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
общо	259	259

В днешно време моделът на Юл все още се използва за анализ на „филогенетични дървета“ (генеалогичните дървета на видовете). Тези дървета, подобни на това на фигура 15.3, са по-добре познати благодарение на новите данни, получени от молекулярната биология. Но приложенията на стохастичния процес, определен от уравненията (15.1)-(15.2), не се ограничават само до теорията за еволюцията. Този процес е градивен елемент на много модели в областта на популационната динамика, от микроскопично ниво (за моделиране например на колонии от бактерии) до макроскопично ниво (за моделиране на началото на епидемия). Нарича се „чист процес на раждане“ или „процес на Юл“. Един прост вариант включва вероятност $m\,dt$ за умиране през всеки малък интервал от време dt: тогава очакваният среден размер на популацията в момент t за този „процес на раждане и умиране“ е $e^{(r-m)t}$. Що се отнася до разпределението на вероятностите (15.5), понякога то се нарича „разпределение на Юл“. Разпределенията с опашки, отговарящи на степенни закони, привличат голямо внимание в различни области на науката. Изследването на епидемии в случайни мрежи, описвани с помощта на степенни закони на разпределение, е само един пример.

Източници за допълнително четене

1. Aldous, D.J.: Stochastic models and descriptive statistics for phylogenetic trees, from Yule to today. *Stat. Sci.* 16, 23–34 (2001) project-euclid.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

Глава 16

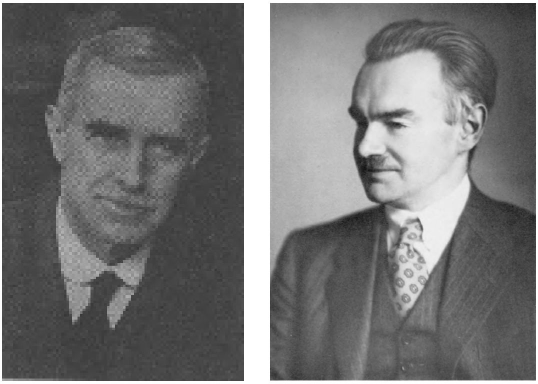
Маккендрик и Кермак за моделирането на епидемии (1926–1927)

През 1926 г. Маккендрик изучава стохастичен модел на епидемия и открива метод за изчисляване на вероятността епидемията да достигне определен краен размер. Той също така открива частно диференциално уравнение, описващо възрастово структурирани популации в рамките на непрекъснато време. През 1927 г. Кермак и Маккендрик изследват детерминиран модел на епидемия и получават уравнение за крайния размер на епидемията, което се основава на определен праг за гъстота на населението. Големи епидемии могат да възникнат над, но не и под този праг. Тези трудове все още се използват широко в съвременната епидемиология.

Андерсън Грей Маккендрик (McKendrick) е роден през 1876 г. в Единбург като последното от пет деца. Учи медицина в университета в Глазгоу, където баща му е професор по физиология. През 1900 г. постъпва на работа в индийската медицинска служба. Преди да замине за Индия, той придружава Роналд Рос в мисия за борба с маларията в Сиера Леоне. След това служи в армията в продължение на 18 месеца в Судан. При пристигането си в Индия е назначен за лекар в затвор в Бенгал, където се опитва да се справи с дизентерията. През 1905 г. се присъединява към новия Централен институт за медицински изследвания в Касаули (в Северна Индия). Работи върху беса, но също така изучава математика. През 1920 г., след като е заразен от тропическа болест, се завръща в Единбург и става управител на лабораторията на Кралския лекарски колеж.

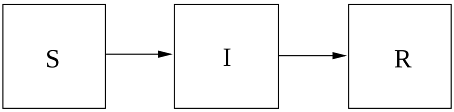
През 1926 г. Маккендрик публикува статия на тема „Приложения на математиката към медицински проблеми“, която съдържа няколко нови идеи. По-специално той въвежда математически модел на епидемии с непрекъснато време, който отчита случайния характер на инфекцията и на възстановяването.

Да разгледаме човешка популация с размер N, в която първоначално има само един заразен човек. Хората могат да преми-



Фигура 16.1: Маккендрик (1876-1943) и Кермак (1898-1970)

нат последователно през три състояния: състояние на податливост (възприемчивост) S, състояние на зараженост I, и състояние на възстановеност (оздравяване) R (Фигура 16.2)[1].



Фигура 16.2: Възможни състояния: податлив (възприемчив) (S), заразен (I), възстановен (оздравял) (R).

Нека $p_{i,r}(t)$ е вероятността в момент t популацията да съдържа точно i индивида в състояние I и r индивида в състояние R, където i и r са цели числа, така че $1 \leqslant i + r \leqslant N$. В този случай се казва, че популацията е в състояние (i, r). Броят на податливите хора е $s = N - i - r$. Следвайки работата на Рос върху маларията (вж. глава 12), Маккендрик приема, че за малък интервал от време dt вероятността за поява на една нова инфекция е равна на $a\,s\,i\,dt$ (т.е. пропорционална както на броя на податливите хора, така и на броя на заразените хора). Вероятността за едно ново оздравяване е равна на $b\,i\,dt$. Тук a и b са положителни параметри. За да се изчисли вероятността $p_{i,r}(t+dt)$, трябва да се разграничат няколко

[1] Моделът на Даниел Бернули (вж. глава 4) включва състоянията S и R, но не и I, като продължителността на инфекцията е много по-кратка от средната продължителност на живота.

случая:

- популацията е в състояние $(i-1, r)$ в момент t и при една нова инфекция за времето от t до $t + dt$, тя преминава в състояние (i, r) ; вероятността на това събитие е $a\, s\, (i-1)\, dt$, където $s = N - (i-1) - r$;

- популацията е в състояние (i, r) в момент t и при една нова инфекция за времето от t до $t + dt$, тя преминава в състояние $(i+1, r)$; вероятността на това събитие е $a\, s\, i\, dt$, където $s = N - i - r$;

- популацията е в състояние $(i+1, r-1)$ в момент t и при едно ново оздравяване от t и $t+dt$, тя преминава в състояние (i, r); вероятността на това събитие е $b\, (i+1)\, dt$;

- популацията е в състояние (i, r) в момент t и при едно ново оздравяване между t и $t+dt$, тя преминава в новото състояние $(i-1, r+1)$; вероятността на това събитие е $b\, i\, dt$.

Оттук Маккендрик получава уравненията

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

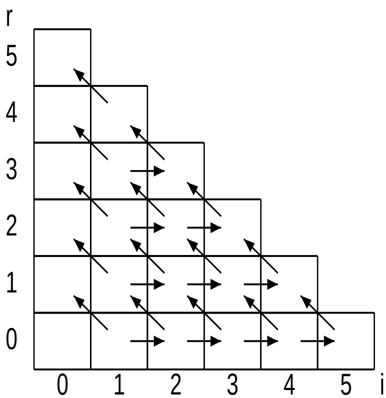
за $1 \leqslant i+r \leqslant N$. Ако $i = 0$, то първият член в дясната страна липсва (равен е на нула), а третият член липсва, когато $r = 0$. Началните условия са: $p_{1,0}(0) = 1$, а за всички други (i, r), различни от $(1, 0)$, имаме $p_{i,r}(0) = 0$.

С помощта на този модел Маккендрик успява да изчисли вероятността епидемията да завърши с n заразени индивида, което е границата на $p_{0,n}(t)$, когато $t \to +\infty$. Всъщност не е необходимо да се решава системата (16.1). Достатъчно е да се отбележи, че докато има i заразени и r възстановени индивида, вероятността за ново заразяване за малък интервал от време dt е $a\,(N-i-r)\,i\,dt$, а вероятността за ново оздравяване е $b\,i\,dt$. Следователно вероятностите за преход (както обикновено се наричат в теорията на веригите на Марков) от състояние (i, r) в състояние $(i+1, r)$, или в състояние $(i-1, r+1)$, са съответно

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

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

за всички $i \geqslant 1$ (Фигура 16.3).



Фигура 16.3: Диаграма, показваща възможните състояния на популация с $N = 5$ (i по хоризонталната ос, r по вертикалната ос) и възможните преходи, дължащи се на заразяване (хоризонталните стрелки) или възстановяване (наклонените стрелки).

Нека $q_{i,r}$ е вероятността популацията да бъде в състояние (i, r) в някакъв момент по време на епидемията. Тъй като $i = 1$ и $r = 0$, когато $t = 0$, имаме $q_{1,0} = 1$. Останалите състояния се достигат или след заразяване, или след оздравяване:

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

Първият член в дясната страна липсва, когато $i = 0$ или $i = 1$. Вторият член липсва, когато $r = 0$. От тази формула можем първо да изчислим $(q_{i,0})_{2\leqslant i\leqslant N}$, след това $(q_{i,1})_{0\leqslant i\leqslant N-1}$, след това $(q_{i,2})_{0\leqslant i\leqslant N-2}$, и т.н. Вероятността епидемията в крайна сметка да зарази n индивида е $q_{0,n}$. През 1926 г. подобни изчисления са били доста досадни. Затова Маккендрик се ограничава до примери, отнасящи се до сравнително малки популации, например едно семейство. При $N = 5$ и $b/a = 2$ той получава таблица 16.1. Най-големите вероятности съответстват на случая, в който само един човек в семейството е заразен, и на случая, в който цялото семейство е заразено.

Таблица 16.1: Вероятност в петчленно семейство да бъдат заразени n човека, когато $b/a = 2$.

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

В същата статия от 1926 г. се съдържа и нова формулировка на демографски проблеми, в които параметърът време се разглежда като непрекъсната променлива. За безкрайно малко dx, нека $P(x,t)\,dx$ е броят на хората на възраст от x до $x + dx$ в момент t. Нека $m(x)$ е броят на починалите хора на възраст x. Тогава

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

за безкрайно малко h . Да въведем частните производни на функцията $P(x,t)$:

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

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

При тези означения, и тъй като

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

Маккендрик получава следното частно диференциално уравнение:

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

Такова уравнение възниква по естествен начин в популационни проблеми, в които участващите променливи са непрекъснати, като например възрастта в демографията (вж. глава 25) или времето за заразяване в епидемиологията.

През 1921 г. Уилям Огилви Кермак (Kermack) е назначен за ръководител на химическата секция в лабораторията на Кралския лекарски колеж в Единбург. Кермак е роден през 1898 г. в малко градче в Шотландия. Учи в университета в Абърдийн и започва да се занимава с изследвания в областта на органична химия в промишлена лаборатория в Оксфорд. Въпреки че ослепява напълно след експлозия в лабораторията си в Единбург през 1924 г., той продължава работата си по химия с помощта на колеги и студенти. Кермак започва да си сътрудничи и с Маккендрик в областта на математическо моделиране на епидемиите. От 1927 г. двамата публикуват заедно поредица „Приноси към математическата теория на епидемиите“, в която изучават детерминирани модели на епидемии. Нека N е размерът на популацията, като N е достатъчно голямо. Да приемем, както в статията от 1926 г., че хората могат да бъдат или възприемчиви, или заразени, или оздравели. Ако болестта е смъртоносна, тогава третото състояние е всъщност смърт. Нека $S(t)$, $I(t)$ и $R(t)$ са съответно броят на хората във всяко от трите състояния. Моделът представлява (в опростен вид) система от три диференциални уравнения:

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

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

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

Следователно броят на новите инфекции за единица време, подобно на стохастичния модел от 1926 г., е пропорционален както на броя на възприемчивите хора, така и на броя на заразените хора. В началото на епидемията, в момент $t = 0$, определен брой хора са заразени: $S(0) = N - I_0$, $I(0) = I_0$ и $R(0) = 0$, като се приема, че $0 < I_0 < N$.

Въпреки, че системата (16.2)-(16.4) няма кратко и явно решение, няколко нейни свойства могат да бъдат доказани:

- общият брой на населението $S(t)+I(t)+R(t)$ остава постоянен и е равен на N;
- $S(t)$, $I(t)$ и $R(t)$ остават неотрицателни (както и трябва да бъде, тъй като това са брой на индивиди в популация);
- когато $t \to +\infty$, $S(t)$ намалява, следователно клони към граница $S_\infty > 0$; също така $I(t)$ клони към 0, а $R(t)$ е растяща и клони към граница $R_\infty < N$;
- освен това формулата

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

дава неявно стойността на S_∞, а следователно и на крайния размер на епидемията $R_\infty = N - S_\infty$.

Наистина, първо виждаме, че $\frac{d}{dt}(S + I + R) = 0$. Така че

$$S(t) + I(t) + R(t) = S(0) + I(0) + R(0) = N.$$

Уравнения (16.2) и (16.3) могат да бъдат записани така:

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

От една страна, това означава, че

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

а от другата страна, че

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

Уравненията (16.2) и (16.4) показват, че функцията $S(t)$ е намаляваща, а функцията $R(t)$ е растяща (помним, че $R(t) \geqslant 0$). Тъй като $S(t) \geqslant 0$ и $R(t) \leqslant N$, функциите $S(t)$ и $R(t)$ имат граници, когато $t \to +\infty$. Нещо повече, $I(t) = N - S(t) - R(t)$, функцията $I(t)$ също има граница при $t \to +\infty$, която може да бъде само нула, както може да се види след интегриране на (16.4). Уравнение (16.2) показва също, че

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

Интегрирайки от $t = 0$ до $t = +\infty$, намираме

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

Уравнение (16.3) може да се запише като

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

Интегрирайки от $t = 0$ до $t = +\infty$, получаваме

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

Комбинирайки двата резултата стигаме до формула (16.5), която показва, че $S_\infty > 0$.

Когато първоначалният брой на заразените хора I_0 е малък в сравнение с числеността на населението N, какъвто често е случаят в началото на епидемията в даден град, като се използва фактът, че $S_\infty = N - R_\infty$, формула (16.5) може да се запише така:

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

където по дефиниция

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

Уравнение (16.6) има положително решение само ако $\mathscr{R}_0 > 1$. Така Кермак и Маккендрик стигат до следното заключение: епидемията заразява незабележима част от населението само ако $\mathscr{R}_0 > 1$. Съществува праг за гъстотата на населението $N^* = b/a$, под който не могат да възникнат епидемии.

Когато размерът на популацията N е малко по-голям от този праг, т.е. $N = N^* + \varepsilon$, възниква епидемия с малка амплитуда. От (16.6) следва, че $R_\infty \approx 2\,\varepsilon$. Така че $S_\infty \approx N^* - \varepsilon$: епидемията протича така, че податливата част от популацията е толкова под прага N^*, колкото първоначално е била над него.

Всъщност, като се използва, че при малки x е в сила приближението $-\log(1-x) \approx x + \frac{x^2}{2}$, уравнение (16.6) става

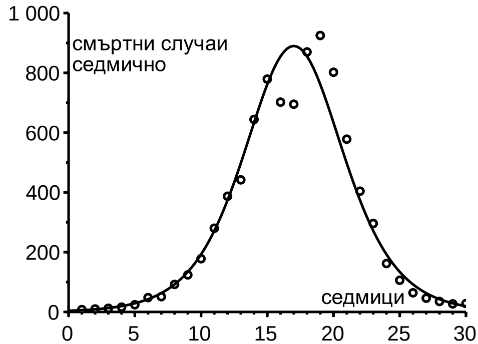
$$\frac{R_\infty}{N} + \frac{1}{2}\left(\frac{R_\infty}{N}\right)^2 \approx \mathscr{R}_0\, \frac{R_\infty}{N}\, .$$

Така намираме, че

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

Както вече видяхме в модела на малария на Рос (глава 12), условието $\mathscr{R}_0 > 1$ има просто тълкуване. Тъй като aN е броят на хората, които едно заразено лице заразява други за единица време в началото на епидемията, и тъй като $1/b$ е средният инфекциозен период, то $\mathscr{R}_0 = aN/b$ е средният брой вторични случаи, дължащи се на едно заразено лице в началото на епидемията.

За смъртоносни болести $R(t)$ е кумулативният брой смъртни случаи от началото на епидемията, а dR/dt е броят на смъртните случаи за единица време. Кермак и Маккендрик забелязват, че графиката на функцията dR/dt в техния математически модел наистина има формата на камбана, както се очаква от кривата на епидемията (фигура 16.4).



Фигура 16.4: Кривата dR/dt като функция на времето и данни за броя на смъртните случаи на седмица по време на чумната епидемия в Бомбай през 1905-1906 г.

За да намерят dR/dt, те разделят почленно уравнение (16.2) с уравнение (16.4), и получават $dS/dR = -a\,S/b$. Следователно

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

Замествайки това в уравнение (16.4) и използвайки факта, че $S(t) + I(t) + R(t) = N$, те получават уравнението

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

което все още не може да бъде решено явно. Въпреки това, ако величината $\frac{a}{b} R(t)$ остане малка по време на цялата епидемия, апроксимацията $\exp(-u) \approx 1 - u + u^2/2$, за малки u, дава

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

Това е така нареченото уравнение на Рикати, което има две решения, едно положително, R_+, и едно отрицателно, R_-, съответстващи на полинома от втори ред в дясната страна на (16.8). Нека $\tilde{R}(t)$ е точното решение на (16.8) и нека дефинираме $Q(t) = \tilde{R}(t) - R_+$. Тогава $Q(t)$ удовлетворява диференциално уравнение на Бернули, подобно на тези, с които са се сблъскали Даниел Бернули и Верхулст (вж. (4.5) и (6.1). Така формулата (6.2) може директно да се адаптира, за да се получи $Q(t)$. Лесно, но досадно изчисление показва, че dQ/dt е от вида

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

където α, β и γ са константи, които зависят по сложен начин от параметрите на модела. Тъй като $dR/dt \approx d\tilde{R}/dt = dQ/dt$, Кермак и Маккендрик са могли да изберат (α, β, γ), за да пригодят данните си. Разбира се, съвременните компютри и софтуер могат лесно да решат числено диференциалното уравнение (16.7), без да преминават през тези приближения.

Получената по този начин крива за dR/dt пасва добре на данните за броя на смъртните случаи на седмица по време на чумната епидемия в Бомбай от декември 1905 г. до юли 1906 г. (фигура 16.4).

Кермак и Маккендрик разглеждат и по-общ модел, при който инфекциозността $a(x)$ зависи от времето x, изминало от заразяването, а също и степента на възстановяване $b(x)$ да зависи от x. Уравнението, описващо крайния размер на епидемията (когато първоначалният брой на заразените случаи е малък), все още е (16.6), но с константа

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

Параметърът $\mathscr{R}_0$ има същото тълкуване като в предишния случай: това е средният брой вторични случаи, дължащи се на едно зарасено лице в началото на епидемията. Обърнете внимание на приликата между (16.9) и формулата на Лотка (10.2) за $\mathscr{R}_0$ в демографията: възрастта на индивида е заменена с времето на заразяване; времето на живот - с вероятността $e^{-\int_0^x b(y)\,dy}$ все още да сте заразени; раждаемостта - с честотата на контактите $Na(t)$.

През 30-те години на XX век Кермак и Маккендрик разработват няколко други математически модели на епидемии. Те все още са градивни елементи на повечето по-сложни модели, използвани в днешно време в епидемиологията. Параметърът $\mathscr{R}_0$ все още играе централна роля в анализа на модела.

Маккендрик се пенсионира през 1941 г. и умира през 1943 г. Между 1930 и 1933 г. Кермак е съавтор на няколко статии по математическа физика заедно с Уилям Маккреа и Едмънд Уитакър, и двамата от катедрата по математика в Единбургския университет. През 30-те и 40-те години на XX век екипът от химици на Кермак се опитва да синтезира нови молекули с антималарийна активност, но с ограничен успех. През 1938 г. Кермак написва в съавторство с Филип Егълтън популярна книга по елементарна биохимия, „Нещата, от които сме направени“. През 1944 г. е избран за член на Кралското дружество, а през 1949 г. поема катедрата по биохимия в университета в Абърдийн. По-късно е декан на Факултета по естествени науки. Пенсионира се през 1968 г. и умира през 1970 г.

Източници за допълнително четене

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

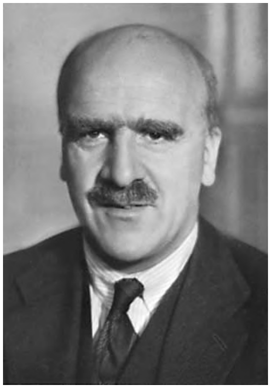
Глава 17

Холдейн и мутации (1927)

В своя статия от 1922 г. Фишер разглежда проблема за мутирал ген, който може да се предаде на произволен брой потомци с дадено вероятностно разпределение. Формално, проблемът е същият като този за изчезване на фамилни имена, но в генетичен контекст. Фишер показва, че ако разпределението е Поасоново, и ако мутиралият ген няма селективно предимство, то мутиралият ген може да изчезне от популацията много бавно. През 1927 г. британският биолог Холдейн задълбочава изследването на този модел и показва, че вероятността за мутирал ген с предимство да се запази е два пъти по-голяма от селективното му предимство. Той също така разглежда по-строго проблема за изчезването.

Джон Бърдън Сандерсън Холдейн (Haldane) е роден през 1892 г. в Оксфорд, където баща му е професор по физиология в университета. Холдейн учи в колежа „Итън“, а след 1911 г. - в Новия колеж на Оксфордския университет. След като през първата си година се съсредоточава върху математика, той се насочва към хуманитарни науки. Обучението му е прекъснато от Първата световна война, по време на която служи във Франция и Ирак. След като е ранен, той е изпратен като военен инструктор в Индия. През 1915 г. публикува първата си статия, в която обсъжда генетични експерименти с мишки, които е започнал преди войната. През 1919 г. става член на Новия колеж, където, подобно на своя баща, преподава физиология и изучава дишането. През 1923 г. се присъединява към биохимичната лаборатория на Ф. Г. Хопкинс[1] в Кеймбриджския университет, където се фокусира върху кинетиката на ензимите. Публикува научнофантастичен роман, „Даедал или науката и бъдещето“ (1923 г.), и есе, озаглавено „Калиник, защита от химическа война“ (1925 г.). Между 1924 и 1934 г. пише серия от десет статии, озаглавени „Математическа теория на естествения и изкуствения подбор“.

[1]Фредерик Гоуланд Хопкинс, който получава Нобелова награда за физиология и медицина през 1929 г. за работата си върху витамините.



Фигура 17.1:
Холдейн (1892–1964)

В петата статия от поредицата, публикувана през 1927 г., Холдейн преразглежда друг генетичен модел, който Фишер е изследвал през 1922 г. - модел, фокусиран върху мутациите. Фишер се е интересувал от вероятността за мутирал ген да навлезе в популацията или да изчезне. Проблемът формално е като този на Биенайме, Галтон и Уотсън относно изчезването на фамилни имена. Но Фишер не се е позовал на тези трудове, въпреки че може би е прочел статията на Галтон и Уотсън, възпроизведена в приложението към книгата на Галтон от 1889 г. „Естествено наследяване". Както и в глава 9, да означим с p_k вероятността даден ген да се предаде на k потомци в първото поколение ($k \geqslant 0$). Фишер разглежда също така пораждащата функция

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

Единствената разлика е в това, че той не задава горна граница за k: тук сумата може да включва безкраен брой членове. Той осъзнава, че ако се започне от един индивид с мутирал ген в поколение 0, вероятността този ген да е предаден на k индивида е равна на коефициента пред x^k в $f_1(x) = f(x)$ за поколение 1, в $f_2(x) = f(f(x))$ за поколение 2, в $f_3(x) = f(f(f(x)))$ за поколение 3 и т.н. По този начин става ясно, че е в сила следното уравнение:

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

Това уравнение е по-практично от уравнението $f_n(x) = f_{n-1}(f(x))$, изведено от Уотсън. Например, от (17.1) следва, че вероятността за изчезване в рамките на n поколения $x_n = f_n(0)$ удовлетворява итеративната формула $x_n = f(x_{n-1})$, което вече е било забелязано от Биенайме.

Като пример Фишер разглежда случая на растение с мутирал ген, което може да произведе N семена, като всяко семе има вероятност q да оцелее и да създаде ново растение. Вероятността p_k да се получат k потомци с мутиралия ген е биномна:

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

за $k = 0, 1, \dots, N$ и $p_k = 0$ за $k > N$. Тогава пораждащата функция е

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

Нека $\mathscr{R}_0 = Nq$ е средният брой семена, които оцеляват, за да произведат ново растение. Когато N е голямо, а q е малко, тогава

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

При $N \to \infty$, вероятностното разпределение (p_k) има грагица, като p_k клони към

$$e^{-\mathscr{R}_0} \frac{(\mathscr{R}_0)^k}{k!} \; ,$$

а $\{e^{-\mathscr{R}_0} (\mathscr{R}_0)^k / k!, \; k = 0, 1, \dots\}$ се нарича „разпределение на Поасон“. След това Фишер изчислява вероятността за изчезване в рамките на n поколения, като използва $x_0 = 0$,

$$x_n \approx e^{\mathscr{R}_0 (x_{n-1} - 1)}$$

и числените стойности $N = 80$ и $q = 1/80$. В този случай $\mathscr{R}_0 = Nq = 1$. Досадно изчисление показва, че $x_{100} \approx 0{,}98$: мутирал ген без селективно предимство ($\mathscr{R}_0 = 1$) изчезва много бавно. Все още има $2\,\%$ шанс генът да присъства в популацията след 100 поколения. През 1922 г. Фишер престава да изследва този модел.

Продължавайки работата на Фишер, Холдейн за първи път отбелязва в статията си от 1927 г., че за всяко вероятностно разпределение (p_k) с $p_0 > 0$, уравнението $x = f(x)$ има точно два корена в интервала $(0, 1]$, когато средният брой на потомството, носещо мутиралия ген $\mathscr{R}_0$, е строго по-голям от 1, т.е. когато мутиралият ген има селективно предимство. Освен това вероятността за изчезване

x_∞, която е границата на x_n при $n \to +\infty$, е по-малкият от двата корена на $x = f(x)$: генът има ненулева вероятност да се засели в популацията. За разлика от Биенайме и Курно, Холдейн представя доказателство на това твърдение.

Всъщност $f'(x) \geqslant 0$ и $f''(x) \geqslant 0$ в интервала $[0, 1]$. С други думи, функцията $f(x)$ е растяща и изпъкнала. Предположенията $f(0) = p_0 > 0$ и

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

гарантират, че уравнението $f(x) = x$ има точно две решения в интервала $(0, 1]$: $x = 1$ и x^*, такова, че $0 < x^* < 1$. Тогава Холдейн се позовава на статия на Габриел Кьонигс от 1883 г., в която е показано, че ако $x_n = f(x_{n-1})$ и $x_n \to x_\infty$, то $x_\infty = f(x_\infty)$ и $|f'(x_\infty)| \leqslant 1$. При $f'(1) > 1$, единствената възможност е да имаме $x_\infty = x^*$.

За случая на Поасоново разпределение с $f(x) = e^{\mathscr{R}_0(x-1)}$ и $\mathscr{R}_0$ малко по-голямо от 1, вероятността за изчезване x_∞ е много близка до 1. Тогава уравнението $f(x_\infty) = x_\infty$ е еквивалентно на

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

Оттук следва, че

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

Холдейн заключава, че вероятността мутиралият ген да не изчезне е два пъти по-голяма от селективното му предимство $\mathscr{R}_0 - 1$. Без да се позовава на Холдейн, Фишер разглежда пример в книгата си от 1930 г., в който $\mathscr{R}_0 = 1{,}01$, което дава 2 % вероятност мутиралият ген да не изчезне.

През 1932 г. Холдейн става член на Кралското дружество. Той напуска Кеймбридж и става професор по генетика, а по-късно и по биометрия в Университетския колеж в Лондон. Тогава той се интересува особено от човешка генетика: оценка на честотата на мутациите, генетични карти на хромозомите и др. Освен научните си книги („Биология на животните“ през 1927 г. заедно с Джулиан Хъксли, „Ензими“ през 1930 г. и „Причини за еволюцията“ през 1932 г., „Биохимия на генетиката“ през 1954 г.), той публикува голям брой статии на научна тематика в пресата (например, за произхода на живота) и някои есета („Неравенството на човека“ през 1932 г., „Философията на един биолог“ през 1935 г., „Марксистката философия и науките“ през 1938 г., „Наследственост и политика“ през 1938 г. и „Напредъкът на науката“ през 1947 г.). След няколко посещения в Испания по време на гражданската война той се опитва да убеди собствената си страна да изгради убежища срещу въздушни бомбардировки. По време на Втората световна война работи по проблеми на дишането в подводниците. Член на комунистическата партия от 1942 г., той подава оставка през 1950 г. поради официалното отхвърляне в СССР на генетиката на Мендел, дължащо се на влиянието на Лисенко. През 1957 г. се установява в Индия, където продължава изследванията си, първо в Индийския статистически институт в Калкута, а по-късно в Бхубанесвар. Става индийски гражданин. Умира през 1964 г.

Източници за допълнително четене

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)

Глава 18

Ерланг и Стефенсен върху проблема за израждане (1929–1933)

През 1929 г. датският телефонен инженер Ерланг отново разглежда проблема за изчезване на фамилни имена. Неговият сънародник, статистикът Стефенсен, разработва и дава цялостно решение на проблема. Той показа например, че очакването (средната стойност) на броя на потомците във всяко поколение расте експоненциално, и по този начин прави мост между стохастичните и детерминираните модели на населението.

Агнер Краруп Ерланг (Erlang) е роден през 1878 г. в Ленборг, Дания. Баща му е учител. Между 1896 и 1901 г. младият Ерланг учи математика, физика и химия в Копенхагенския университет. След това няколко години преподава в гимназии, като същевременно запазва интереса си към математика, особено към теория на вероятностите. Запознава се с Йенсен, главен инженер в Копенхагенската телефонна компания и математик-любител, който го убеждава през 1908 г. да се присъедини към новата изследователска лаборатория на компанията. Ерланг започва да публикува статии за приложения на теория на вероятностите в управлението на телефонните разговори. През 1917 г. той открива формула за времето за чакане, която скоро започва да се използва от телефонните компании по целия свят. Статиите му, публикувани за първи път на датски език, след това са преведени на няколко други езика.

През 1929 г. Ерланг започва да се интересува от същия проблем на изчезването. Преди него Биенайме, Галтон и Уотсън са изследвали изчезването а фамилни имена, а Фишер и Холдейн са изучавали проблема за мутирали гени. Подобно на своите предшественици, той не е запознат с всички публикувани трудове. Ако отново p_k е вероятността за един индивид да има k потомци, той забелязва, че вероятността x_n за изчезване в рамките на n поколения има следното свойство:

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

Фигура 18.1:
Ерланг (1878–1929)

с $x_0 = 0$. Той забелязва също, че общата вероятност за изчезване x_∞, която е границата на x_n при $n \to +\infty$, е решение на уравнението $x_\infty = f(x_\infty)$. Той разбира, че $x = 1$ винаги е решение, и че съществува друго решение между 0 и 1, когато средният брой на потомството $\mathscr{R}_0 = f'(1)$ е по-голям от 1. Но изглежда, че не е могъл да разбере кое от тези две решения е правилното. Подобно на Галтон, той изпраща през 1929 г. своето решение на проблема в датското математическо списание *Matematisk Tidsskrift*:

> „Въпрос 15. Когато вероятността даден индивид да има k потомци е p_k, където $p_0 + p_1 + p_2 + \cdots = 1$, намерете вероятността семейството му да изчезне.“

За съжаление Ерланг умира през същата 1929 г. на 51-годишна възраст. Той умира бездетен[1].

Професорът по застрахователна математика в Копенхагенския университет Йохан Фредерик Стефенсен (Steffensen) се заема с въпроса на Ерланг. През 1930 г. той публикува свое решение в същото датско списание: вероятността за изчезване x_∞ винаги е по-малкият корен на уравнението $x = f(x)$ в затворения интервал $[0, 1]$, както вече са забелязали Биенайме и Холдейн. Доказателството на Стефенсен е това, което може да се намери в съвременните учебници.

[1] В негова памет Международният консултативен комитет по телефония решава през 1946 г. да нарече „ерланг“ единицата за измерване на интензивността на телефонния трафик. „Ерланг“ е и името, дадено на езика за програмиране на компанията Ericsson.

Всъщност видяхме, че вероятността за изчезване x_∞ е решение на $x = f(x)$ в затворения интервал $[0, 1]$. Нека x^* е по-малкото такова решение. По дефиниция $x^* \leqslant x_\infty$. Стефенсен забелязал, че $x^* = f(x^*) \geqslant p_0 = x_1$. Ако се приеме по индукция, че $x^* \geqslant x_n$, тогава $x^* = f(x^*) \geqslant f(x_n) = x_{n+1}$, тъй като функцията $f(x)$ е растяща. Така че $x^* \geqslant x_n$ за всички n. След граничен преход намираме $x^* \geqslant x_\infty$, и значи наистина $x_\infty = x^*$.

Стефенсен дава и по-формално обяснение защо $x = 1$ е единственият корен на $x = f(x)$, когато средният брой на потомството $\mathscr{R}_0 = f'(1)$ е по-малък или равен на 1 (фигура 18.2a) и защо има само един друг корен, различен от $x = 1$, в случая, когато $\mathscr{R}_0 > 1$ (фигура 18.2b). Да отбележим, че $\mathscr{R}_0 = f'(1)$ е наклонът на допирателната към графиката на функцията $f(x)$ в точка $x = 1$.

Той отбелязва, че за всеки корен на $x = f(x)$ имаме

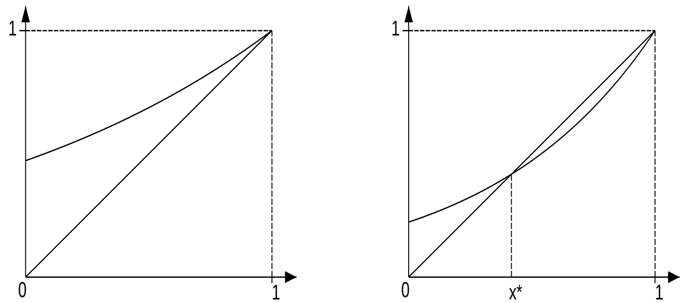
$$1 - x = 1 - f(x) = 1 - p_0 - \sum_{k=1}^{+\infty} p_k\, x^k = \sum_{k=1}^{+\infty} p_k (1 - x^k)\ .$$

Ако допуснем, че $x \in (0, 1)$ и разделим на $1 - x$, получаваме

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

Когато x нараства от 0 до 1, дясната страна на уравнение (18.1) се увеличава от $1 - p_0$ до $\mathscr{R}_0 = f'(1)$. Ако $\mathscr{R}_0 < 1$, тогава уравнение (18.1) няма решение. Ако $\mathscr{R}_0 \geqslant 1$ и ако изключим тривиалния случай, когато $p_1 = 1$, то дясната страна на уравнение (18.1) е строго растяща функция на x. В противен случай не би имало $k \geqslant 2$, така че $p_k \neq 0$ и $\mathscr{R}_0$ би било равно на $p_1 < 1$. В заключение, когато $\mathscr{R}_0 \geqslant 1$, уравнение (18.1) има едно единствено решение в интервала $[0, 1]$.

Стефенсен, който е и председател на Датското застрахователно дружество и на Датското математическо дружество, е поканен в Лондонския университет през 1930 г. Неговият британски колега У. П. Елдертън му разказва за работата на Галтон и Уотсън. През 1933 г. Стефенсен публикува нова статия в летописа на Института „Анри Поанкаре“, където през 1931 г. е изнесъл доклад. Той обобщава резултатите от своята статия на датски език и ги сравнява с тези



Фигура 18.2: Графики на функциите $y = x$ и $y = f(x)$ в примера от глава 17, $f(x) = e^{\mathscr{R}_0(x-1)}$, с $\mathscr{R}_0 = 0{,}75 < 1$ (вляво) или $\mathscr{R}_0 = 1{,}5 > 1$ (вдясно).

на Галтон и Уотсън. Той също така показва, че математическото очакване на броя на потомството в поколение n е равно на $(\mathscr{R}_0)^n$.

Наистина, нека $p_{k,n}$ е вероятността да има k потомци в поколение n, като се започне от един индивид в поколение 0. Както и негови предшественици, в статията си от 1930 г. Стефенсен отбелязва, че пораждащата функция

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

спрямо поколение n притежава свойствата $f_1(x) = f(x)$ и

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

Ако означим с M_n очакването на броя на потомците в поколение n, тогава

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

От формула (18.2) намираме, че

$$f_n'(x) = f'(f_{n-1}(x)) \times f_{n-1}'(x).$$

Следователно

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

Тъй като $M_1 = f_1'(1) = f'(1) = \mathscr{R}_0$, лесно стигаме до равенството $M_n = (\mathscr{R}_0)^n$, валидно за всяко n.

Следователно очакваният брой на потомството се увеличава или намалява геометрично в зависимост от това дали числото $\mathscr{R}_0$ е по-голямо или по-малко от 1. Очакваният брой на потомството има същото поведение както в детерминирани модели за растеж на населението, разглеждани от Ойлер, Малтус и др. Въпреки това, дори когато $\mathscr{R}_0 > 1$, съществува ненулева вероятност x_∞ семейството да изчезне. В детерминираните модели такава възможност няма.

Стохастичният процес, изучаван от Стефенсен и неговите предшественици, все още е основен елемент в много реални модели в популационната динамика. Към този проблем ще се върнем още веднъж в глава 20. Що се отнася до Стефенсен, той си остава професор в Копенхагенския университет до 1943 г. и умира през 1961 г.

Източници за допълнително четене

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

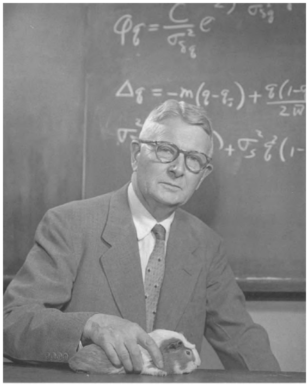
Глава 19

Райт и случайният генетичен дрейф (1931)

През 1931 г. американският биолог Сюъл Райт разработва стохастичен модел в популационната генетика, който се основава на същите предположения, както в закона на Харди-Вайнберг, с изключение на това, че популацията не се приема за безкрайно голяма. Честотите на генотиповете вече не са постоянни. Един от двата алела всъщност ще изчезне, но може би след много дълго време. Тълкуването на този модел става предмет на спор между Райт и Фишер, като последният смята, че естественият подбор играе по-важна роля в еволюцията отколкото случайността.

Сюъл Райт (Wright) е роден в Масачузетс през 1889 г. Завършва бакалавърска степен в малък колеж в Илинойс, където баща му преподава икономика. След магистърска степен по биология от Университета на Илинойс в Урбана и лятна школа в лабораторията „Колд Спринг Харбър“, Райт защитава докторат в Харвардския университет върху наследяването на цвета на козината при морското свинче. Между 1915 г. и 1925 г. продължава да работи по експерименти за инбридинг (кръвосмешение) с морски свинчета в отдела по животновъдство на Министерството на земеделието на САЩ във Вашингтон. Той разработва „метода на променящите се коефициенти“ при анализа на тези експерименти. След това се присъединява към катедрата по зоология в Чикагския университет.

Повлиян от статията на Фишер от 1922 г. за популационната генетика (вж. глава 14), Райт пише през 1925 г. дълга статия, озаглавена „Еволюция в популациите на Мендел“, която е публикувана през 1931 г. Той изучава по-специално математически модел, който се появява косвено и в книгата на Фишер от 1930 г. „Генетичната теория на естествения подбор“. Както и в закона на Харди-Вайнберг, този модел разглежда случая, в който има само два възможни алела A и a за един локус, но не се предполага, че популацията е безкрайно голяма. Смисълът е да се види дали премахването на това допускане има някакво влияние върху генетичния състав на популацията. И така, нека N е общият брой на индивидите, за който се



Фигура 19.1:
Райт (1889–1988)

приема, че е един и същ във всички поколения. Всеки индивид има два алела. Така че във всяко поколение в популацията има общо $2N$ алели. Моделът предполага също, че чифтосването се извършва на случаен начин. Ако в поколение n има i алели A и $2N - i$ алели a, и се избира алел по случаен начин, този алел сред индивидите в поколение $n + 1$, ще бъде A с вероятност $\frac{i}{2N}$ и a с вероятност $1 - \frac{i}{2N}$. Следователно броят на алелите A в поколението $n + 1$ ще бъде равен на j с вероятност[1]

$$p_{i,j} = \binom{2N}{j} \left(\frac{i}{2N}\right)^j \left(1 - \frac{i}{2N}\right)^{2N-j}, \ j = 0, 1, \ldots, 2N, \tag{19.1}$$

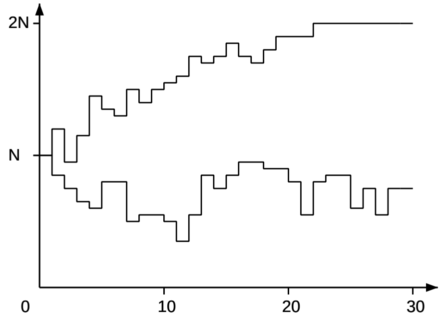
където $\binom{2N}{j}$ е биномният коефициент, равен на $\frac{(2N)!}{j!(2N-j)!}$. Нека X_n е броят на алелите A в поколение n: той е случайна величина (фиг. 19.2).

Може да се покаже, че ако $X_n = i$, то очакването (средната стойност) на X_{n+1} е равно на i: това напомня на закона на Харди-Вайнберг, при който честотата на алела A остава постоянна през поколенията.

Всъщност, нека запишем пораждащата функция

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

[1] Тази формулировка на езика на Марковски вериги се дължи на Малеко (1944).



Фигура 19.2: Две симулации, показващи промените в броя X_n на алелите A в продължение на 30 поколения, ако $N = 20$ и $X_0 = 10$.

Тогава очакването на X_{n+1}, като се знае, че $X_n = i$, е

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

Въпреки това в този модел е възможно, започвайки от начално състояние $X_0 = i$ за $i = 1, 2, \ldots, 2N - 1$, събитието $X_n = 0$ да настъпи случайно след няколко поколения. В такъв случай всички алели ще бъдат от тип a и X_n ще стане равно на 0 във всички бъдещи поколения. Същото фиксиране (поглъщане) би се случило с алел A, ако $X_n = 2N$ след няколко поколения. В обобщение, когато се приеме, че популацията е безкрайно голяма, както в модела на Харди-Вайнберг, двата алела не могат да изчезнат, защото честотите им остават постоянни. Когато се вземе предвид ограниченият размер на популацията, както е в модела на Фишер-Райт, честотите на двата алела се колебаят и единият от алелите може да изчезне (и ще изчезне).

Ако се започне от $X_0 = i$, лесно може да се изчисли вероятността Q_i популацията да бъде фиксирана в състояние $X = 0$. Всъщност, Q_i трябва да удовлетворява „граничните условия“

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

Освен това,

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

тъй като $p_{i,j}\,Q_j$ е вероятността популацията да бъде фиксирана в състояние $X = 0$, започвайки от $X_0 = i$ и преминавайки през $X_1 = j$. Тъй като

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

позоваваме се на (19.2) и виждаме, че числата

$$Q_i = 1 - \frac{i}{2N},\ i = 0, 1, \dots, 2N$$

са решение на системата (19.3)-(19.4). Следователно, ако първоначално популация с размер N има i алели от тип A и $N - i$ алели от тип a, тя може да се развие до популация, съдържаща само алела a и вероятността за това е равна на $1 - \frac{i}{2N}$. Аналогично, вероятността тя да еволюира до популация, съдържаща само алел A, е равна на $\frac{i}{2N}$.

Райт успява да покаже, че броят на поколенията, през които популацията преминава преди фиксиране в едно от двете крайни състояния, е от порядъка на $2N$ поколения (фиг. 19.3). За популации от няколко милиона индивида това време би било толкова дълго, че честотите на алелите биха могли да се считат за почти постоянни, както в закона на Харди-Вайнберг.

Наистина, да приемем, че в поколение 0 популация има i_0 алели от тип A. Нека $u_i^{(n)}$ е вероятността в популацията да има i алели от тип A в поколението n. Имаме

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

за всички $j = 0, 1, \dots, 2N$. Вече видяхме, че при $n \to +\infty$,

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

за всички $0 < i < 2N$. Райт забелязал, че ако $u_i^{(n)} = v$ за всички $i = 1, \dots, 2N - 1$, то

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

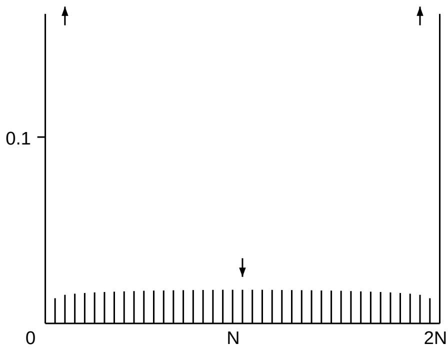
за всички $1 < j < 2N$, защото $p_{0,j} = p_{2N,j} = 0$. Когато N е достатъчно голямо,

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

Стойността на горния интеграл се получава чрез последователни интегрирания по части. Комбинирайки (19.5) и (19.6), накрая за $0 < j < 2N$ получаваме, че

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

Така за всяко j, $0 < j < 2N$, вероятностите $u_j^{(n)}$ намаляват относно n със скорост около $1/2N$ на поколение. Тази скорост е много бавна, ако N е голямо. Почти няма намаление, ако например N е от порядъка на милиони.



Фигура 19.3: Вероятност в популацията да има i алели A ($i = 0, \ldots, 2N$ по хоризонталната ос) след 30 поколения, ако $N = 20$ и $X_0 = 10$.

През 1922 г. Фишер вече се е опитал да оцени скоростта $1/(2N)$, с която популацията клони към фиксирано състояние, но е пропуснал множителя 2. Във всеки случай двамата учени не са постигнали съгласие относно типичния размер N на размножаващите се популации. В своята работа върху теория за еволюцията, Райт предполага, че случайният генетичен дрейф в малка популация може да бъде механизъм за възникване на видовете. Биолозите, работещи върху класификацията на видовете, наистина са забелязали, че различията между видовете или подвидовете често нямат очевидно обяснение от гледна точка на естествения подбор. През 40-те и 50-те години на XX век тази идея е силно оспорвана от Фишер и неговия колега Е. Б. Форд, които смятат, че случайният генетичен дрейф е незначителен в сравнение с естествения подбор. Те се позовават конкретно на свое изследване на колебанията на генните честоти в малка изолирана популация от молци (*Panaxia dominula*), проведено близо до Оксфорд, при което трите генотипа за определен ген (обикновен хомозигот, хетерозигот и рядък хомозигот) са могли да бъдат разграничени с просто око. Друг известен спор за влиянието на естествения подбор и на случайния дрейф се отнася до охлювите от рода *Cepaea*. По-реалистичните съвременни модели за еволюция съчетават случаен дрейф, подбор, мутация, миграция, неслучайно чифтосване и др. Ролята на случайния дрейф по-късно е изучавана отново от японския учен Мотоо Кимура с неговата „неутрална теория за молекулярната еволюция“. Друго оригинално развитие е теорията за „коалесценция“(въведена от Джон Кингман през 1982 г.), която, забележете, проследява произхода на гените назад във времето до момента, в който те са имали един общ прародител.

През 1934 г. Райт става член на Националната академия на науките. В продължение на много години той работи с Теодосий Добжански върху генетика на естествените популации на мухите (*Drosophila pseudoobscura*) в района на Долината на смъртта. Пенсионира се от Чикагския университет през 1955 г., но продължава да работи още пет години като професор в Университета на Уисконсин-Медисън. Между 1968 и 1978 г. публикува четиритомник, в който обобщава работата си по „Еволюция и генетика на популациите“. През 1984 г. получава наградата *Balzan*, а през 1988 г. умира на 98-годишна възраст.

Източници за допълнително четене

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)

Глава 20

Дифузионно разпространение на гени (1937)

През 1937 г. Роналд Фишер и трима руски математици - Колмогоров, Петровски и Пискунов, независимо един от друг изследват частно диференциално уравнение за пространственото разпространение на благоприятен ген. Те показват, че честотата на гена има поведение на вълна, която се движи с точно определена скорост в зависимост от предимството на гена и от коефициента на дифузия. Трудове на тези учени са отправна точка за нововъзникналата „теория на уравненията за дифузионна реакция“.

През 1937 г. са публикувани две статии, които въвеждат нов подход към изучаването на пространствената хетерогенност в динамиката на популации. Фишер е автор на първата статия, озаглавена „Вълната на настъпление на благоприятните гени“, която се появява в *Annals of Eugenics*. Той изследва пространственото разпространение на благоприятен ген в популацията. За опростяване той разглежда пространство с едно измерение, и се интересува от $u(x,t)$ - частта от популацията, намираща се в точка x в момент t, притежаваща благоприятния ген. Така $0 \leqslant u(x,t) \leqslant 1$. За да включи естествения подбор, той използва уравнение (14.6) с непрекъсната променлива за времето t,

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

където a е положителен параметър. За дадена стойност на x разпознаваме логистичното уравнение на Верхулст (вж. глава 6), чието решение $u(x,t)$ клони към 1 при $t \to +\infty$. Освен това Фишер приема, че потомството на индивид, намиращ се в точка x с благоприятен ген, не остава в същата точка, а се разпръсква случайно в околност на x. По аналогия с физиката той твърди, че към уравнението за $u(x,t)$ трябва да се добави дифузионен член, което води до частно диференциално уравнение

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

Когато коефициентът на селекция a е нула, това уравнение се свежда до уравнение на дифузията, въведено от Фурие в неговата теория за топлината и по-късно е използвано от Фик при изучаване на дифузия на физически частици. През 1904 г. Роналд Рос започва да разглежда случайното разсейване в динамиката на популации. Тогава той се е интересувал как плътността на комарите намалява с увеличаване на разстоянието от мястото на размножаване. Проблемът е попаднал в полезрението на Карл Пирсън и лорд Рейли. До 1937 г. обемът на научната литература върху уравненията на дифузията се е увеличил значително, по-специално след работата на Айнщайн върху Брауновото движение.

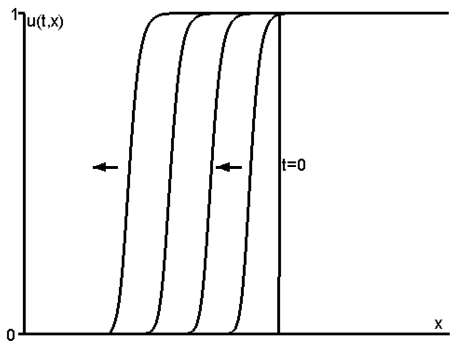
Фишер показа, че съществуват решения на уравнението (20.1) от вида $u(x,t) = U(x + v\,t)$, удовлетворяващи трите условия

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

за стойности на $v \geqslant v^*$, където

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

Тези решения свързват устойчивото състояние $u = 1$, съдържащо благоприятния ген и устойчивото състояние $u = 0$ без такъв ген. Решенията представляват вълни, разпространяващи се със скорост v в посока на намаляване на стойностите на x. Всъщност $u(x - v\,T, t + T) = u(x,t)$: частта от вълната, която е била в позиция x в момент t, се премества в позиция $x - v\,T$ в момент $t + T$.



Фигура 20.1: Разпространение в посока отдясно наляво на благоприятен ген със скорост v^*. Честотата на гена $u(t,x)$ при $t = 0$ е стъпаловидна функция.

Наистина, с означението $z = x + v\,t$, Фишер забелязва, че ако $u(x,t) = U(z)$, то $\frac{\partial u}{\partial t} = v\,U'(z)$, $\frac{\partial u}{\partial x} = U'(z)$ и $\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = U''(z)$. Ако u е решение на уравнение (20.1), тогава

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

Когато u е близко до 0, т.е. когато $z \to -\infty$, Фишер очаква, че $U(z) \to 0$ и $U'(z) \to 0$. Означавайки с k границата на частното $U'(z)/U(z)$ при $z \to -\infty$, ние знаем от правилото на Лопитал, че $U''(z)/U'(z)$ също клони към k. Следователно

$$U''(z)/U(z) = [U''(z)/U'(z)] \times [U'(z)/U(z)]$$

клони към k^2. Като разделим двете страни на уравнение (20.2) с $U(z)$ и оставим z да клони към $-\infty$, получаваме уравнение от втори ред

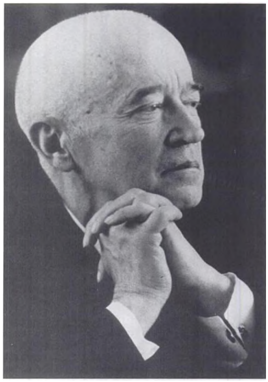
$$D\,k^2 - v\,k + a = 0.$$

Понеже k трябва да бъде реално число, това е възможно само ако дискриминантата му е положителна: $v^2 - 4\,a\,D \geqslant 0$, или $v \geqslant 2\sqrt{a\,D} = v^*$. Следователно $v \geqslant v^*$ е необходимо условие за съществуването на вълна, разпространяваща се със скорост v. То е и достатъчно условие, както е обяснено по-долу.

Фишер забелязал, че само вълната, която се разпространява точно със скорост v^*, е избрана за голям клас начални условия, например за стъпаловидната функция: $u(x,0) = 0$, ако $x < 0$, и $u(x,0) = 1$, ако $x \geqslant 0$. Фигура 20.1 показва как това прекъснато начално условие постепенно се превръща в гладка вълна, разпространяваща се в посока на намаляване на x и това става със скорост v^*.

През същата 1937 г., независимо от работата на Фишер, Андрей Николаевич Колмогоров, Иван Георгиевич Петровски и Николай Семьонович Пискунов изследват същия проблем за разпространение на благоприятен ген.

Колмогоров е роден през 1903 г. в Тамбов, Русия. По време на следването си по математика в Московския държавен университет той пише и публикува важна работа върху тригонометрични редове. През 1929 г. става научен сътрудник в Института по математика и механика, а през 1931 г. - университетски професор. Работи върху стохастични процеси и връзката им с диференциални и частни диференциални уравнения. През 1933 г. публикува монография, в която поставя основите на съвременната „Теория на вероятностите“. Научните му интереси включват топология, теория на апроксимациите, вериги на Марков, математичсека логика, брауново движение, сложност на алгоритми, както и приложения към биологични проблеми. През 1935 г. публикува статия по генетика, в която обсъжда резултатите на Харди, Фишер и Райт. През 1936 г. публикува статия, обобщаваща модела на Лотка-Волтера.

Фигура 20.2: Колмогоров (1903 -1987) и Петровски (1901-1973)

Петровски е роден през 1901 г. в Севск. Учи математика в Московския държавен университет, където през 1933 г. става професор. Работи основно върху теорията на частните диференциални уравнения и топология на реалните алгебрични криви, но пише и статии по обикновени диференциални уравнения и теория на вероятностите.

Пискунов, роден през 1908 г., е друг бивш възпитаник на Механо-математическия факултет в Московския държавен университет.

През 30-те години на XX век Колмогоров поддържа контакти с А. С. Серебровски, пионер на популационната генетика в Москва. По това време да се защитава генетиката на Мендел в СССР става все по-опасно поради възхода на Лисенко - агроном, който успява да убеди Сталин, че генетиката на Мендел е просто „буржоазна псевдонаука“. Седмият международен конгрес по генетика, първоначално насрочен да се проведе през 1937 г. в Москва, е отменен. Много съветски генетици са екзекутирани или изпратени в трудови лагери.

В статия от 1937 г., озаглавена „Изследване на уравнението на дифузия с увеличаване на количеството вещество и прилагането му към биологичен проблем“, публикувана в *Бюлетин Московского Госсударственного Университета*, Колмогоров, Петровски и Пискунов все пак използват математически модел, основан на генетиката на Мендел. Моделът им представлява частно диференциално уравнение от вида

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

където $u(x,t)$ отново е честотата на благоприятния ген в точка x в момент t. Приема се, че функцията $f(u)$ удовлетворява няколко условия: $f(0) = f(1) = 0$, $f(u) > 0$ за $0 < u < 1$, $f'(0) > 0$ и $f'(u) < f'(0)$ при $0 < u \leqslant 1$. Авторите доказват резултат, който е аналогичен на този на Фишер, но излагат строго доказателство: ако началното условие е такова, че $0 \leqslant u(x,0) \leqslant 1$, $u(x,0) = 0$ за всички $x < x_1$ и $u(x,0) = 1$ за всички $x > x_2 \geqslant x_1$, то генът се разпространява със скорост

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

Търсенето на решение $u(x,t) = U(z)$, където $z = x + vt$, води до очевидно обобщение на уравнение (20.2),

$$vU'(z) = f(U(z)) + D\,U''(z).$$

Това диференциално уравнение от втори ред може да се запише като система от диференциални уравнения от първи ред:

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

Да си спомним, че $U(z)$ трябва да е такова, че $U(z) \to 0$ при $z \to -\infty$ и $U(z) \to 1$ за $z \to +\infty$. Близо до устойчивото състояние $(U = 0, p = 0)$ на системата (20.4) имаме $f(U) \approx f'(0)\,U$. Така че (20.4) може да се апроксимира с линейна система:

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

При търсене на експоненциални решения от вида $U(z) = U_0\,e^{kz}$

и $p(z) = p_0\, e^{kz}$ се стига до характеристичното уравнение

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

както е в статията на Фишер. Отново k трябва да е реално (в противен случай u би се колебало и би приемало отрицателни стойности). Така условието е $v \geqslant 2\sqrt{f'(0)D} = v^*$, и тогава двата корена за k са реални и положителни. Ако $v > v^*$, двата корена са различни и устойчивото състояние $(U = 0, p = 0)$ е нестабилен възел. Ако $v = v^*$, двата корена са идентични и $(U = 0, p = 0)$ е нестабилен дегенериращ възел, както е показано на фиг. 20.3. По подобен начин системата (20.4) в близост до устойчивото състояние $(U = 1, p = 0)$ води до линейна система

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

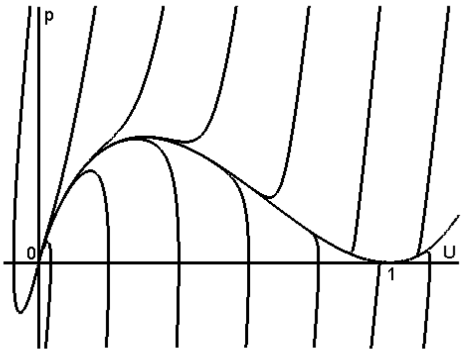
чието характеристично уравнение е

$$Dk^2 - vk + f'(1) = 0.$$

За неговата дискриминанта имаме $v^2 - 4Df'(1) \geqslant 0$, тъй като $f'(1) \leqslant 0$. Ако $f'(1) < 0$, уравнението има два реални корена с противоположен знак и $(U = 1, p = 0)$ е седлова точка. Ако $f'(1) = 0$, единият корен е нулев, а другият е положителен (вж. фиг. 20.3). Подробният анализ показва, че за всички $v \geqslant 2\sqrt{f'(0)D}$ съществува единствена интегрална крива, която свързва двете устойчиви състояния $(U = 0, p = 0)$ и $(U = 1, p = 0)$, както в специалния случай на фиг. 20.3.

По-нататък Колмогоров, Петровски и Пискунов доказват строго, че частното диференциално уравнение (20.3) има единствено решение $u(x,t)$, удовлетворяващо началното условие. Решението е такова, че $0 < u(x,t) \leqslant 1$ за всички x и $t > 0$, $u(x,t)$ остава нарастваща функция по x, ако е такава при $t = 0$, и накрая, $u(x,t)$ наистина клони към профил на вълна, разпространяваща се със скорост v^*. Доказателствата са твърде дълги, за да бъдат коментирани тук.

Да отбележим, че функцията $f(u) = a\,u\,(1-u)$, използвана от Фишер, отговаря на всички тези условия с $f'(0) = a$. Подтикнати от уравнение (14.5), Колмогоров, Петровски и Пискунов разглеждат функцията $f(u) = a\,u\,(1-u)^2$, която удовлетворява същите условия и дава същата скорост на разпространение.



Фигура 20.3: Диаграма (U, p), показваща някои интегрални криви на системата (20.5) и по-специално единствената крива, свързваща точките $(U = 1, p = 0)$ и $(U = 0, p = 0)$, която е тъкмо кривата, даваща формата на разпространяваща се вълна. Тук $f(u) = au(1-u)^2$, $a = 1$, $D = 1$ и $v = v^* = 2$.

Статиите на Фишер и на Колмогоров, Петровски и Пискунов са отправна точка при създаване на математически модели с пространсвена дифузия в областите генетика, екология и епидемиология. Тези модели са известни като „системи за дифузионна реакция“.

Колкото до Колмогоров, през 1938 г. той изучава и проблема за изчезването на фамилни имена, разглеждан от Биенайме, Галтон, Уотсън, Фишер, Холдейн, Ерланг и Стефенсен: за общия във всички тези работи стохастичен процес, Колмогоров предлага термина „разклоняващ се процес“. През 1939 г. той става член на Академията на науките на СССР. По-късно прави важни приноси към следните области: проблеми за турбулентност в механика на флуидите (1941 г.); теория на динамичните системи, свързана с небесната механика (1953 г.); теория на информацията (от 1956 г.). Освен това допринася за написването и редактирането на енциклопедии, а също на гимназиални и университетски учебници. Колмогоров ръководи и преподава в създадената по негова идея физико-математическа школа, главен редактор е на научнопопулярното списание *Квант*. Чуждестранен член е на Националната академия на науките на САЩ, Парижката академия на науките, Индийската академия на науките, и на др. Почетен доктор е на много университети. Получава множество национални и международни награди (включително наградата „Balzan“ през 1963 г. и наградата „Wolf“ през 1980 г.). Умира в Москва през 1987 г.

През 1940 г. Петровски става декан на Механо-математическия факултет на Московския държавен университет. От 1951 г. до смъртта си през 1973 г. той е ректор на университета. От 1946 г. е действителен член на Академията на науките на СССР. Президент е на Международния конгрес на математиците, проведен в Москва през 1966 г. Написал е учебници по обикновени диференциални уравнения, частни диференциални уравнения и интегрални уравнения. Умира през 1973 г.

Пискунов става професор във военна академия. Неговият учебник по диференциално и интегрално смятане се използва в много технически университети. Умира през 1977 г.

Източници за допълнително четене

1. Fisher, R.A.: The wave of advance of advantageous genes. *Ann. Eugen.* 7, 355–369 (1937) digital.library.adelaide.edu.au
2. Kolmogorov, A.N., Petrovskii, I.G., Piskunov, N.S.: Étude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique. *Bull. Univ. État Moscou Math. Mec.* 1, 1–26 (1937) → V.M. Tikhomirov (ed.) *Selected Works of A. N. Kolmogorov*, vol. 1, 242–270. Kluwer (1991).
3. Oleinik, O.A.: I.G. Petrovsky and modern mathematics. In: *I. G. Petrovsky 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)

Глава 21

Матрицата на Лесли (1945)

През 1945 г. британският еколог П. Х. Лесли анализира матричен модел за възрастово структурирана популация от гризачи, като по този начин адаптира работата на Лотка към модели с дискретно време. Той подчертава, че темпът на растеж съответства на собствена стойност, а стабилната възрастова структура - на собствен вектор. Той също така оценява числено нетния коефициент на възпроизводство $\mathscr{R}_0$ за сивия плъх.

Патрик Холт Лесли (Leslie) е роден през 1900 г. близо до Единбург в Шотландия. Учи в *Christ Church College* на Оксфордския университет и през 1921 г. получава бакалавърска степен по физиология. Но не успява да завърши обучението си по медицина поради здравословни проблеми. След като няколко години работи като асистент по бактериология в катедрата по патология, той се насочва към статистика и през 1935 г. постъпва на работа в Бюрото за изучаване на популации от животни - нов изследователски център, създаден от Чарлз Елтън. Целта на този център е да изследва колебанията на животинските популации чрез полеви проучвания и лабораторни експерименти. Повечето изследвания са свързани с гризачи: анализ на циклите на заека и неговия хищник риса, като се използват архивите на компанията „Хъдсънов залив“в Канада, проследяване на териториалното разширяване на сивата катерица за сметка на обикновената катерица в Англия, събиране на данни за полевките в околностите на Оксфорд и т.н. Към данните за полевките Лесли прилага методи, разработени от Лотка за демография на хората. По време на Втората световна война изследванията на центъра са насочени към методи за борба с плъхове и мишки в силозите.

През 1945 г. Лесли публикува най-известната си статия в списание *Biometrika*, основано от Галтон, Пирсън и Уелдън през 1901 г. Статията е озаглавена „За използването на матрици в някои математически популационни модели“. Лесли разглежда модел за нарастване на броя на женските индивиди в популация от животни,

Фигура 21.1:
П. Х. Лесли (1900–1972)

например популация от плъхове (но може да става въпрос и за хора). Популацията е разделена на $K+1$ възрастови групи: $P_{k,n}$ е броят на женските индивиди на възраст k в момент n ($k = 0, 1, \ldots, K$; $n = 0, 1, \ldots$). Да означим с f_k плодовитостта сред жените на възраст k, или по-точно на броя на дъщерите, родени от една жена за времето от n до $n+1$. Тогава K е максималната възраст с ненулева плодовитост ($f_K > 0$). Да означим с s_k вероятността за един жив индивид на възраст k да оцелее поне до възраст $k+1$. Тогава възрастовата структура на популацията се определя от следния набор уравнения:

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

Всички числа f_k са положителни, а за s_k е в сила свойството $0 < s_k < 1$. В края на XIX и началото на XX век математиците са имали навика да записват такива системи уравнения в съкратен вид[1]

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

където P_n е векторът на стълбовете $(P_{0,n}, \ldots, P_{K,n})$, а M е квадратната матрица (т.е. таблицата на числата с $K+1$ редове и $K+1$

[1] Смята се, че $P_{k,n+1} = M_{k,0}\,P_{0,n} + M_{k,1}\,P_{1,n} + \cdots + M_{k,K}\,P_{K,n}$ за всички k.

стълбове)

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

За да разбере поведението на системата (21.1) като функция на времето, Лесли търси геометрично растящо или намаляващо решение $P_n = r^n V$. Числото r и векторът V трябва да отговарят на следните условия:

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

В този случай r се нарича собствена стойност, а V - собствен вектор на матрицата M. С други думи, задачата е да се намери разпределението на възрастта V, което на всяка стъпка във времето се умножава с константата r. Следвайки терминологията на Лотка, такива разпределения се наричат стабилни. Връщайки се към по-обичайни означения, уравнение (21.2) може да се запише така:

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

От последните K уравнения следва, че

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

Лесли замества V_j в първото уравнение, съкращава на V_0, умножава на r^K, и получава „характеристичното уравнение“

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

Това е полиномно уравнение относно r от степен $K+1$. Следователно то има $K+1$ реални или комплексни корени $r_1, \dots, r_{K+1}$. Освен това Лесли забеляза (използвайки правилото на Декарт за знаците на полиномите), че има само един реален положителен корен. Да го означим с r_1.

Лесли предполага също така, че от биологична гледна точка, при най-реалистичните условия (които могат да бъдат уточнени с помощта на теорията на Перон и Фробениус за положителни матрици), собствената стойност r_1 е строго по-голяма от модула на всички останали реални или комплексни собствени стойности (да ги означим с $r_2, \ldots, r_{K+1}$). Освен това всички корени на (21.3) обикновено са различни. За всяка собствена стойност r_i може да се намери свързан с нея собствен вектор. Нека Q е квадратна матрица с размер $K+1$, чиито $K+1$ стълбове съдържат собствените вектори, свързани съответно с $r_1, \ldots, r_{K+1}$. Тогава $M\,Q = Q\,D$, където D е диагоналната матрица $[r_1, \ldots, r_{K+1}]$. Така че $M = Q\,D\,Q^{-1}$ и

$$P_n = M^n\,P_0 = Q\,D^n\,Q^{-1}\,P_0\,.$$

Да отбележим, че D^n е диагоналната матрица $[r_1^n, \ldots, r_{K+1}^n]$ и тъй като $r_1 > |r_i|$ за $i \neq 1$, намираме, че

$$D^n/r_1^n \underset{n\to+\infty}{\longrightarrow} \mathscr{D} = [1, 0, \ldots, 0].$$

Следователно $P_n/(r_1^n)$ клони към $Q\,\mathscr{D}\,Q^{-1}\,P_0$.

Всеки компонент на вектора на възрастовата структура P_n се увеличава или намалява като $(r_1)^n$. Ако $r_1 > 1$, населението нараства експоненциално. Ако $r_1 < 1$, то намалява експоненциално. От уравнение (21.3) лесно може да се покаже, че условието $r_1 > 1$ е изпълнено тогава и само тогава, когато параметърът $\mathscr{R}_0$, зададен чрез равенството

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

е строго по-голям от 1. Да отбележим, че роизведението $s_0\,s_1 \cdots s_{k-1}$ е вероятността за оцеляване поне до възраст k. Така че параметърът $\mathscr{R}_0$ е средният брой дъщери, родени от една жена през целия ѝ живот, и е аналогичен на формули (10.2), (12.2) и (16.9). Настоящият модел е своеобразен аналог за дискретно време на модела на Лотка (вж. глава 10) и обобщение, включващо възрастово зависима плодовитост, на работата на Ойлер (вж. глава 3).

Лесли илюстрира метода си, като използва данни, публикувани от негов американски колега, за коефициентите на плодовитост и преживяемост f_k и s_k на сивия плъх. След няколко статистически операции, за да попълни данните по разумен начин, той получил $\mathscr{R}_0 \approx 26$.

Матричната формулировка на Лесли на проблеми от популационна динамика се използва понастоящем от много биолози. Изчисленията са значително опростени от съвременните компютри и научен софтуер, които могат да изчисляват собствените стойности и собствените вектори на всяка матрица. Лесно може да се изчисли както параметърът $\mathscr{R}_0$, така и скоростта на растеж r_1.

След Втората световна война Лесли използва метода си, за да изчисли темпа на растеж на други животински видове: птици, бръмбари и др. Работи и върху стохастични модели, модели на конкуренция между видовете и върху анализа на данни от преследването на улавяне и повторно улавяне. Той се пенсионира през 1967 г. Същата година, след като Чарлз Елтън също се пенсионира, Бюрото за изучаване на животински популации престава да съществува като независим изследователски център и става част от катедрата по зоология в Оксфордския университет. Лесли умира през 1972 г.

Източници за допълнително четене

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)

Глава 22

Перколация и епидемии (1957)

През 1957 г. Хамърсли и Броудбент разглеждат разпространението на „флуид“ в безкрайна квадратна мрежа, в която два съседни възела са свързани, т.е. взаимно достижими един от друг с определена вероятност. Сред възможните примери те посочват разпространението на епидемия, например зараза сред дърветата в овощна градина. Те показват, че има критична вероятност, под която не може да възникне голяма епидемия, и над която големи епидемии възникват с положителна вероятност. Тяхната статия е отправна точка в теорията на перколацията.

Джон Майкъл Хамърсли (Hammersley) е роден през 1920 г. в Шотландия, където баща му работи в американска компания за износ на стомана. Започва да учи в колежа „Емануел“на университета в Кеймбридж, но през 1940 г. се налага да постъпи в армията. Работи по усъвършенстване на изчисления за артилерията. След като завършва следването си през 1948 г., става асистент в Оксфордския университет в групата, работеща по проектиране и анализ на експерименти. През 1955 г. постъпва на работа в Изследователския институт за атомна енергия в Харуел, близо до Оксфорд.

Фигура 22.1: Хамърсли (1920–2004)

Саймън Ралф Броудбент (Broadbent) е роден през 1928 г. Учи инженерство в Кеймбридж, математика в колежа „Магдален“в Оксфорд (където пише и поезия) и защитава докторат по статистика в Имперския колеж в Лондон на тема „Някои тестове за отклонение от равномерна дисперсия“. По време на докторантурата си получава известна подкрепа от Британската асоциация за изучаване на ползата от въглищата. Целта му е била да се задълбочи в статистически проблеми, резултатите от които биха могли да се свържат с производството на въглища.

През 1954 г. Кралското статистическо дружество в Лондон организира симпозиум върху методите Монте Карло, спонсориран от Изследователската организация за атомна енергия. Тези методи, инициирани през 40-те години на XX век от Джон фон Нойман, Станислав Улам и Николас Метрополис в лабораторията в Лос Аламос, използват стохастични компютърни симулации, за да оценят неизвестни параметри в математически модели. На симпозиума в Лондон Хамърсли представя доклад, който е подготвил в сътрудничество с Мортън, колега от Харуел. Статията е публикувана в *Journal of the Royal Statistical Society*. По време на дискусията, последвала представения доклад на симпозиума, Броудбент споменава за интересен проблем, който би могъл да се изследва с помощта на подходящ метод Монте Карло: при дадена правилна мрежа от пори в две или три измерения, така че две съседни пори са свързани с вероятност p, каква част от мрежата ще бъде запълнена от газ, ако той бъде въведен през една от тези пори? Всъщност Броудбент се е замислял за конструкцията на противогазите за миньори и по-специално за размера на порите, необходим за функционирането им.

По-нататък Хамърсли започва да работи с Броудбент по проблема с газовите маски. Те осъзнават, че това е само прототип на семейство проблеми, които все още не са изследвани: детерминираното разпространение на „течност“ (значението зависи от контекста) в случайна среда. Хамърсли го нарекъл „перколация“ по аналогия с това, което се случва в кана за кафе. В Изследователския институт за атомна енергия Хамърсли има достъп до някои от най-мощните компютри по онова време, за да тества методите Монте Карло в проблеми на перколацията.

През 1957 г. Броудбент и Хамърсли най-накрая публикуват първата статия върху математическата теория на перколацията. Единият от разгледаните от тях примери е модел на динамиката на популация, а именно разпространението на епидемия, заразяване на дърветата в овощна градина. Предполага се, че дърветата в една много голяма овощна градина са разположени във възлите на квадратна мрежа. Всяко от четирите най-близки дървета до дадено заразено дърво има вероятност p също да бъде заразено. Въпросът е дали голям брой дървета ще бъдат заразени или епидемията ще остане локализирана. Това, разбира се, зависи от вероятността p, която от своя страна е свързана с разстоянието, разделящо дърветата едно от друго, т.е. със стъпката на мрежата.

Броудбент и Хамърсли разглеждат конкретен модел, в който овощната градина е безкрайна и обхваща цялата равнина, като в началото има само едно заразено дърво. Нека $f(p)$ е вероятността безкраен брой дървета да се заразят от този източник. Очаква се $f(p)$ да бъде нарастваща функция на p с $f(0) = 0$ и $f(1) = 1$. Основният им резултат е, че съществува критична вероятност p^*, $0 < p^* < 1$, такава, че:

- ако $p < p^*$, то $f(p) = 0$, и само краен брой дървета са заразени;
- Ако $p > p^*$, тогава $f(p) > 0$ и могат да бъдат заразени безбройно много дървета.

Доказателството включва сравнение с броя на различните „самоизбягващи се разходки“ (пътища, траектории) в равнината, започващи от източника на инфекция. Тези разходки преминават през определен брой съседни дървета (помним, че всяко дърво има четири съседа), без да посещават някое дърво повече от веднъж. Самоизбягваща се разходка с n стъпки е път, който има вероятност за инфектиране p^n, тъй като инфекцията се предава от всяко посетено дърво на следващото по независим начин и с вероятност p. Нека сега $q(j,n)$ е вероятността, че сред всички самоизбягващи се разходки с n стъпки има точно j разходки, които са пътища на инфекция. Ако има безкраен брой заразени дървета, то за всяко цяло число n съществува поне една самоизбягваща се разходка с n стъпки, която е път на заразяване. Следователно за всяко n имаме

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

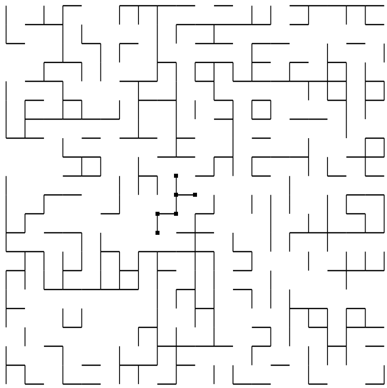
Обаче числото $\sum_{j=1}^{+\infty} j \ q(j,n)$ е очакваният (среден) брой самоизбягващи се разходки с n стъпки, които са пътища на заразяване. Този брой е равен на $p^n \, s(n)$, където $s(n)$ е общият брой на самоизбягващи се разходки с n стъпки. Хамърсли показва в друга, съпътстваща статия, че $s(n)$ расте като $e^{\kappa n}$ при $n \to +\infty$, където κ се нарича „константа на свързаност". Ако $p < e^{-\kappa}$, тогава $p^n s(n)$ клони към 0, тъй като $n \to +\infty$ и $f(p) = 0$. Следователно $p^* \geqslant e^{-\kappa} > 0$.

Затова на практика е по-добре дърветата да не са твърде близо едно до друго, за да може да се поддържа p под нивото p^* в случай на епидемия. Обаче, някой би могъл да помисли, колкото по-близо са дърветата, те ще бъдат голям брой, и толкова по-висока ще бъде продукцията на хектар. Ясно е, че трябва да се намери компромис.

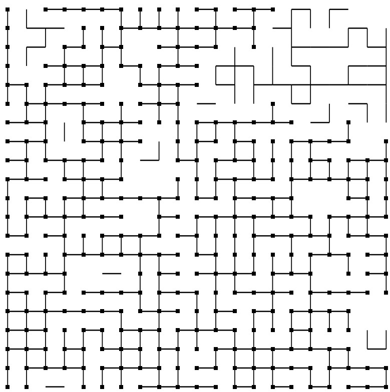
Както отбелязват Broadbent и Hammersley, съществува известна прилика между съществуването на критична вероятност при процесите на перколация и съществуването на праг при процесите на разклоняване (вж. глава 7).

Може да се опитаме да оценим числено критичната вероятност p^*. За тази цел се определя стойност за p и се апроксимира безкрайната мрежа с крайна квадратна мрежа с размер $N \times N$, като N е достатъчно голямо. Да предположим например, че заразено е дървото в средата на мрежата. С помощта на компютър може да се избере на случаен принцип кои дървета могат да заразяват други дървета. Фигура 22.2 и фигура 22.3 показват произволно избрани пътища на заразяване с помощта на ребра, както в теорията на графите. На фигура 22.2, числото p е по-малко от p^*. На фигура 22.3, p е по-голямо от p^*. Лесно може да се определи кои дървета могат да бъдат заразени, а именно тези, до които може да се стигне по път от ребра, започващ от зараженото дърво в центъра. На фигурите те са отбелязани с малки черни квадратчета.

След това може да се провери дали епидемията е достигнала поне до границата на мрежата $N \times N$. Ако това е така, и ако N е достатъчно голямо, може да се счита, че броят на заразените дървета е „почти безкраен". Ако този вид симулация се повтори многократно, може да се намери приблизителна стойност на вероятността $f(p)$ броят на заразените дървета да е безкраен (това е методът Монте Карло). И накрая, като се остави p да варира между 0 и 1, може да се получи приблизителна стойност на прага p^*, който е най-малката стойност, такава че $f(p) > 0$, при $p > p^*$.

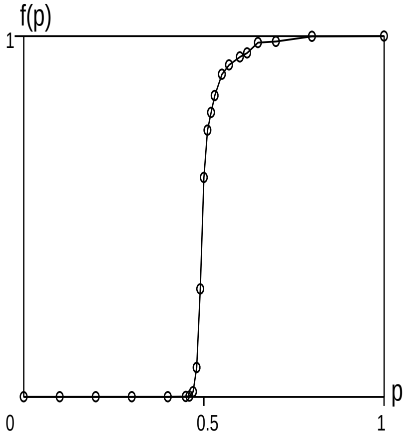


Фигура 22.2: Перколация с $p = 0{,}4$.



Фигура 22.3: Перколация с $p = 0{,}55$.

Статията на Броудбент и Хамърсли съдържа само доказателство за съществуването на прага p^*. През следващите години Хамърсли продължава да развива математическата теория на перколацията, докато Броудбент се насочва към други теми. С развитието на компютрите през 70-те години на XX век става по-лесно да се провеждат описаните по-горе симулации (фигура 22.4). Тогава е изказано предположението, че $p^* = 1/2$. Този резултат е окончателно доказан през 1980 г. от Хари Кестен (1931 - 2019) от Корнелския университет.



Фигура 22.4: Вероятност $f(p)$, като функция на p, безкрайно много дървета да се заразят . Кривата е получена чрез провеждане на 1000 симулации на мрежа с размер 200×200.

Между 1959 и 1969 г. Хамърсли работи в Института по икономика и статистика към Оксфордския университет. Става член на колежа „Тринити“. През 1964 г. публикува в сътрудничество с Дейвид Хандскомб книга, озаглавена „Методи Монте Карло“. През 1976 г. е избран за член на Кралското дружество. Пенсионира се през 1987 г., но продължава да посещава Оксфордския център по индустриална и приложна математика. Умира през 2004 г.

Броудбент защитава докторска дисертация в Имперския колеж в Лондон през 1957 г. Намира си работа в индустриална компания - *United Glass Bottle Manufacturers*. След десет години в промишлеността започва работа в информационна агенция, *London Press Exchange*, която прави научни изследвания на читателската аудитория. През 1969 г. агенцията е купена от *Leo Burnett*, американска рекламна компания. Броудбент работи върху начини за измерване ефективността на рекламата и публикува няколко книги по този въпрос: „Изразходване на пари за реклама“ (1975 г.), „Бюджет на рекламата“ (1989 г.), „Отговорна реклама“ (1997 г.) и „Кога да рекламираме“ (1999 г.). През 1980 г. помага за учредяването на награди за ефективност на рекламата. Прекарва няколко години в централния офис на *Leo Burnett* в Чикаго като директор по икономика на запазените марки. Ръководи и собствена консултантска фирма *BrandCon Limited.* Умира през 2002 г.

Източницм за допълнително четене

1. Grimmett, G., Welsh, D.: John Michael Hammersley. *Biogr. Mem. Fellows R. Soc.* 53, 163–183 (2007)
2. Broadbent, S.R.: Discussion on symposium on Monte Carlo methods. *J. R. Stat. Soc. B* 16, 68 (1954)
3. Broadbent, S.R., Hammersley, J.M.: Percolation processes I: Crystals and mazes. *Proc. Camb. Philos. Soc.* 53, 629–641 (1957)
4. Broadbent, T.: Simon Broadbent – The man with a sense of fun who gave advertising a value. *Campaign*, 26 April 2002. www.campaignlive.co.uk/news/143366/
5. Hammersley, J.M.: Percolation processes II: The connective constant. *Proc. Camb. Philos. Soc.* 53, 642–645 (1957)
6. Hammersley, J.M.: Percolation processes: lower bounds for the critical probability. *Ann. Math. Stat.* 28, 790–795 (1957)
7. Hammersley, J.M.: Origins of percolation theory. In: Deutscher, G. Zallen, R., Adler, J. (eds.) *Percolation Structures and Processes*, 47–57. Israel Physical Society (1983)
8. Hammersley, J.M., Morton, K.W.: Poor man's Monte Carlo. *J. R. Stat. Soc. B* 16, 23–38 (1954)
9. Hammersley, J.M., Handscomb, D.C.: *Monte Carlo Methods.* Fletcher & Son, Norwich (1964)
10. Kesten, H.: The critical probability of bond percolation on the square lattice equals 1/2. *Comm. Math. Phys.* 74, 41–59 (1980)
11. Metropolis, N., Ulam, S.: The Monte Carlo method. *J. Amer. Stat. Assoc.* 44, 335–341 (1949)

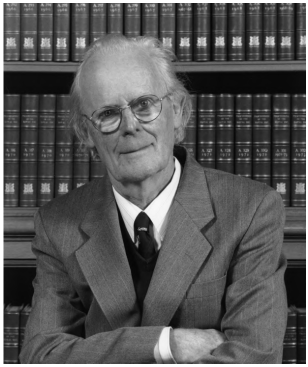
Глава 23

Теория на игрите и еволюция (1973)

През 1973 г. Мейнард Смит и Джордж Прайс публикуват статия, в която се разглежда модел и анализира въпросът - защо животни от един и същи вид избягват да използват найопасните си оръжия при конфликти помежду си. Моделът използва идеи и резултати от теория на игрите и е един от тези, които поставят начало на прилагане на тази математическа теория към еволюционни проблеми.

Джон Мейнард Смит (Maynard Smith) е роден в Лондон през 1920 г. Баща му, който е хирург, умира, когато той е на осем години. Мейнард Смит учи в колежа „Итън“ и се насочва към инженерни науки в колежа „Тринити“ в университета в Кеймбридж. След това става член на Комунистическата партия на Великобритания. През 1939 г., когато избухва войната, той се опитва да постъпи доброволец в армията, но е отхвърлен заради лошото си зрение. Завършва инженерното си образование и няколко години работи върху проектиране на военни самолети. Накрая решава да се насочи към биология и изучава генетика в Университетския колеж в Лондон с научен ръководител Холдейн. През 1952 г. става лектор по зоология. Напуска комунистическата партия след събитията в Унгария през 1956 г. Първата му книга, озаглавена „Теория на еволюцията“, е публикувана през 1958 г. През 1965 г. става професор по биология в новооснования университет в Съсекс. След това публикува още две книги: „Математически идеи в биологията“ (1968 г.) и „За еволюцията“. (1972).

Джордж Р. Прайс е роден през 1922 г. в САЩ. Учи химия в Чикагския университет и защитава докторска степен през 1946 г., след като работи по проекта „Манхатън“за създаване на атомна бомба. През 1950 г. става асоцииран изследовател по медицина в Университета в Минесота. По-късно работи като независим журналист за различни списания, преди да се върне към научни изследвания в IBM. През 1967 г., след като се лекува от рак на щитовидната жлеза, се установява в Англия и се насочва към изучаване на съвсем различен предмет: еволюционна биология. От 1968 г. работи



Фигура 23.1:
Мейнард Смит (1920–2004)

в Лондон в Лабораторията „Галтон“ към Университетския колеж. Първата му статия в тази нова област, „Селекция и ковариация“, е публикувана с помощта на У. Д. Хамилтън в издание на *Nature* от 1970 г. и съдържа това, което сега се нарича „уравнение на Прайс“.

Прайс представя и друга статия в *Nature*, този път за конфликти между животни. Но тя не е в подходящия формат за това списание. Затова Мейнард Смит, който бил рецензент, предложил да се подготви по-кратка версия. Прайс започнал да работи върху нещо друго, докато Мейнард Смит започнал да развива идеята на Прайс самостоятелно. Накрая Мейнард Смит и Прайс публикуват съвместна статия, озаглавена „Логика на конфликта между животни“, която *Nature* публикува през 1973 г. Статията представлява интересен принос към използване на теория на игрите в еволюционната биология. Преди това теория на игрите е била разработвана главно за икономика и политика, особено след книгата на Джон фон Нойман и Оскар Моргенщерн от 1944 г., озаглавена „Теория на игрите и икономическо поведение“. Отправна точка на Мейнард Смит и Прайс е следният въпрос: как става така, че при конфликти между животни от един и същи вид, „оръжията“, с които разполагат (рога, нокти, отрова и др.), рядко се използват за убиване? Следвайки идеите на Дарвин в борбата за живот, по-агресивните животни би трябвало да печелят повече битки и да имат по-голям брой потомство, което води до ескалация на употребата на „оръжия“. Да споменем, че това е периода на студената война, така че темата има и политически привкус.

Мейнард Смит и Прайс си представят поредица от игри, в които две животни могат да се конкурират за ресурс, например за територия в благоприятно място за обитание. В опростен вид, както Мейнард Смит използва в книгата си „Еволюция и теория на игрите“ от 1982 г., всяко животно приема или стратегията „ястреб“, или стратегията „гълъб“. По-нататък ще говорим просто за ястреби и гълъби, но това са само стратегии, възприети от животни от един и същи вид. Нека $V > 0$ е стойността на ресурса, което означава, че ако $\mathscr{R}_0$ е нормалният среден брой потомство на едно животно, то победителят в състезанието ще има средно $\mathscr{R}_0 + V$ потомци.

Ако един ястреб срещне друг ястреб, те се борят за ресурса: победителят получава ресурс на стойност V, а загубилият понася „разход“ (загуба) $C > 0$. Всеки от двата ястреба има вероятност, равна на $1/2$, да спечели състезанието и същата вероятност да загуби. Следователно очакваната печалба от борба между два ястреба е $\frac{1}{2}(V - C)$ за двамата участници. Ако обаче ястребът срещне гълъб, тогава ястребът получава ресурса V, гълъбът избягва, без да се бие, и цената е 0. И накрая, ако се срещнат два гълъба, единият от тях получава ресурса V, а другият избягва без борба и без разходи. Всеки от двата гълъба има еднаква вероятност $1/2$ да спечели, следователно очакваната печалба при среща на два гълъба е $V/2$. Печалбите могат да се представят, както е показано в таблица 23.1.

Таблица 23.1: Очаквани печалби в играта „ястреб - гълъб“.

	ястреб	гълъб
печалба на ястреб срещу ...	$\frac{1}{2}(V-C)$	V
печалба на гълъб срещу ...	0	$V/2$

В по-общ план можем да си представим битка между индивиди, които могат да приемат една от две възможни стратегии, да ги наречем 1 и 2, с матрица на очакваните печалби $(G_{i,j})_{1\leqslant i,j\leqslant 2}$. В горния пример ястребите следват стратегия 1, гълъбите следват стратегия 2, $G_{1,1} = \frac{1}{2}(V - C)$, $G_{1,2} = V$, $G_{2,1} = 0$ и $G_{2,2} = V/2$. В оригиналната статия от 1973 г. Мейнард Смит и Прайс всъщност вече са използвали компютърни симулации, за да тестват и повече от две възможни стратегии (те са наречени „ястреб“, „мишка“, „побойник“, „отмъстител“ и „разбойник-отмъстител“).

Представете си сега голяма популация от животни от един и същи вид с дял x_n (след нормировка) на ястребите и дял $1 - x_n$

на гълъбите в поколение n. Ястребите в поколение n имат среден брой потомство, равен на

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

По същия начин гълъбите имат среден брой потомство, равен на

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

Следователно средният брой на потомството в цялата популация е

$$R(n) = x_n\, R_1(n) + (1 - x_n)\, R_2(n)\,.$$

Ако оставим встрани възможните тънкости, дължащи се на половото размножаване, виждаме, че делът на ястребите в следващото поколение е

$$x_{n+1} = x_n\, R_1(n)/R(n)\,. \tag{23.3}$$

Следователно $x_{n+1} > x_n$, ако $R_1(n) > R(n)$ и $x_{n+1} < x_n$, ако $R_1(n) < R(n)$. Съществуват три възможни устойчиви състояния: $x = 0$, $x = 1$ и x^*, където

$$x^* = \frac{G_{1,2} - G_{2,2}}{G_{2,1} - G_{1,1} + G_{1,2} - G_{2,2}},$$

при условие, че $0 < x^* < 1$. В играта ястреб-гълъб свойството $x^* = V/C < 1$ е налице, ако $V < C$.

> Всъщност, $x = 0$ е очевидно устойчиво състояние на (23.3). Ако $x \neq 0$ е друго стабилно състояние, то
>
> $$R_1 = R = x\, R_1 + (1 - x) R_2.$$
>
> Така че или $x = 1$, или $R_1 = R_2$. Последната възможност е еквивалентна на
>
> $$x\, G_{1,1} + (1 - x)\, G_{1,2} = x\, G_{2,1} + (1 - x)\, G_{2,2},$$
>
> което дава устойчивото състояние x^*.

Устойчивото състояние $x = 1$ съответства на популация със 100% от индивидите, следващи стратегия 1. Това устойчиво състояние е стабилно, ако в него не могат да нахлуят няколко индивида, следващи стратегия 2. От (23.3) виждаме, че това условие е еквивалентно на изискването да имаме $R_1(n) > R(n)$ за всички x_n, достатъчно близки до 1. Тъй като $R(n) = x_n\, R_1(n) + (1 - x_n)\, R_2(n)$, условието става $R_1(n) > R_2(n)$ за всички x_n, достатъчно близки до 1. Разглеждайки изразите (23.1)-(23.2) за R_1 и R_2, стигаме до извода, че $x = 1$ е стабилно тогава и само тогава, когато е изпълнено едно от следните две условия:

- $G_{1,1} > G_{2,1}$;
- $G_{1,1} = G_{2,1}$ и $G_{1,2} > G_{2,2}$.

Ако това е така, е прието да се казва, че стратегия 1 е „еволюционно стабилна стратегия“. В играта ястреб-гълъб условието $G_{1,2} > G_{2,2}$ винаги е изпълнено. Така че стратегията на ястреба е еволюционно стабилна тогава и само тогава, когато $G_{1,1} \geqslant G_{2,1}$, т.е. $V \geqslant C$.

Устойчивото състояние $x = 0$ съответства на популация, в която всички индивиди следват стратегия 2. Тази ситуация е симетрична на предишната, ако разменим индексите 1 и 2. В играта „ястреб-гълъб“ имаме $G_{1,2} = V > G_{2,2} = V/2$, така че устойчивото състояние $x = 0$ винаги е нестабилно. Въвличането даже на малък брой ястреби в популация от гълъби би довело до постепенна инвазия на ястребите.

По същия начин може да се покаже, че третото устойчиво състояние, x^*, е винаги стабилно, при условие, че $0 < x^* < 1$. В играта ястреби-гълъби имаме

$$x^* = V/C,$$

което съответства на смесена популация от ястреби и гълъби.

В заключение, в играта ястреб - гълъб има два случая. Ако $V \geqslant C$, т.е. ако стойността на ресурса е по-голяма от възможните загуби, тогава популацията се стреми към устойчиво състояние за ястребите, но без гълъби, независимо от началното състояние $x(0)$ с $0 < x(0) < 1$. Тогава стратегията на ястребите е еволюционно стабилна стратегия. Ако, обратното, $V < C$, тогава популацията се стреми към смесено устойчиво състояние с дял x^* за ястребите и дял $1 - x^*$ за гълъбите. Така че моделът дава обяснение защо индивидите с по-малко агресивно поведение могат да оцелеят, когато $V < C$. Формулата $x^* = V/C$ показва освен това, че колкото по-висока е цената C за губещите, толкова по-малък е делът x^* на ястребите в популацията. Следователно при схватки помежду си видовете рядко използват най-опасните си „оръжия“: те предпочитат безобидни ритуални схватки, при които борещите се животни се опитват да се впечатлят взаимно, но избягват реални схватки, които биха могли да причинят сериозни наранявания.

В оригиналната статия на Мейнард Смит и Прайс от 1973 г. се обсъжда концепцията за еволюционно стабилна стратегия и се използват предимно компютърни симулации на състезания между животни, като се записват цените от играта при различни стратегии. Подходът, при който се използват динамични уравнения като (23.3), е разработен по-късно от Тейлър и Йонкер. Оттогава насам много автори са прилагали идеи от теория на игрите към въпроси от еволюционна биология или обратното - прилагали са динамични еволюционни подходи към по-класически проблеми от теория на игрите. Освен въпроси, свързани с конфликти между животни, могат да се посочат например проблеми на родителски инвестиции или на съотношението между половете (между броя на новородените момчета и момичета). Последните са били изследвани още от Карл Дюсинг през 1884 г. и от Роналд Фишер в книгата му „Генетична теория на естествения подбор“ от 1930 г. Други модели се фокусират върху динамични аспекти на „дилемата на затворника“ или на играта „камък-ножица-хартия“. Осъзнава се също така, че концепцията за еволюционно стабилна стратегия е тясно свързана с концепцията за равновесие по Неш в теория на игрите.

Прайс, който е бил убеден атеист, има мистично преживяване през 1970 г. и приема християнската вяра. През 1974 г. той се отказва от научните си изследвания, защото смята, че „теоретичната математическа генетика, с която се занимава, не е много подходяща за решаване на човешки проблеми“. Той раздава всичките свои вещи на бездомници и няколко месеца по-късно се самоубива.

За разлика от него Мейнард Смит продължава своя линия на мислене и през 1977 г. е избран за член на Кралското дружество. Той публикува много книги: „Модели в екологията“ (1974), „Еволюцията на пола“ (1978), „Еволюция и теория на игрите“ (1986), „Дарвин ли е прав?“ (1988) и „Еволюционна генетика“ (1989). В сътрудничество със Сатмари публикува и „Основните преходи в еволюцията“ (1995 г.) и „Произходът на живота“ (1999 г.). Пенсионира се през 1985 г. През 1999 г. получава наградата „Крафурд“в областта на биологичните науки от Шведската кралска академия на науките за неговия „фундаментален принос към концептуалното развитие на еволюционната биология“. През 2003 г. публикува в сътрудничество с Харпър „Сигналите на животните“. Умира в Съсекс през 2004 г.

Източници за допълнително четене

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

Глава 24

Хаотично поведение на популации (1974)

През 1974 г. Робърт Мей, австралийски физик, станал еколог, изучава логистичното уравнение с дискретно време като модел за динамика на популации. Той забелязва, че се появяват неочаквани разклонения, и че асимптотичното поведение може да бъде дори хаотично. Това означава, че дългосрочните прогнози могат да се окажат невъзможни дори при прост детерминиран модел. Мей публикува статия, която поставя началото на „теорията на хаоса“.

Робърт Маккриди Мей (May) е роден през 1936 г. в Австралия. След като изучава теоретична физика и получава докторска степен от Университета в Сидни през 1959 г., той прекарва две години в катедрата по приложна математика в Харвардския университет. Връщайки се в Австралия, той става професор по теоретична физика. През 1971 г., по време на посещение в Института за висши изследвания в Принстън, той променя предмета на своите изследвания и започва да се занимава с динамика на животински популации. През 1973 г. става професор по зоология в Принстън. През същата година публикува книга, озаглавена „Стабилност и сложност в модели на екосистеми“.

Фигура 24.1:
Робърт М. Мей (1936–2020)

През 1974 г. Мей публикува в списание *Science* статия, озаглавена „Биологични популации с непокриващи се поколения: стабилни точки, стабилни цикли и хаос“, в която показва, че съвсем прости математически модели в популационната динамика могат да се държат хаотично.

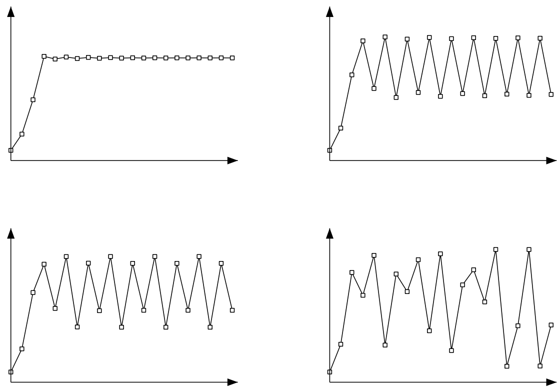
За да разберем произхода на този проблем, трябва да се върнем около десет години назад във времето. През 1963 г. Едуард Лоренц, американски метеоролог, работещ в Масачузетския технологичен институт (MIT), докато прави числени симулации на компютъра си, забелязва, че опростен модел на атмосферата със само три диференциални уравнения може да се държи по много изненадващ начин: малка промяна на началните условия може да промени напълно крайния резултат от симулацията, а следователно и метеорологичните прогнози. Математикът Анри Поанкаре, след като е работил върху движението на планетите в Слънчевата система, всъщност е мислил за тази възможност още в началото на XX век, много преди компютърната ера. Но в началото на 70-те години на XX век само няколко изследователи започват да разглеждат по-отблизо това странно свойство. Джеймс Йорк от университета в Мериленд изучава една работа на Лоренц и това го навежда на мисълта да въведе термина „хаос“ в този контекст. Статията[1], която той пише заедно със своя студент Тиен-Иен Ли, озаглавена „Период три предполага хаос“, се появява през 1975 г.

От своя страна Мей се фокусира върху модела

$$p_{n+1} = p_n + a\, p_n(1 - p_n/K), \tag{24.1}$$

където a и K са положителни параметри, а p_n означава размера на животинска популация в годината n. Когато p_n е малко в сравнение с капацитета за пренасяне K, динамиката е близка до геометричния растеж $p_{n+1} \approx (1 + a)\, p_n$. Пълното уравнение е своеобразен аналог за дискретно време на логистичното уравнение, въведено от Верхулст (вж. глава 6). Но за разлика от Верхулст, Мей показа, че уравнението за дискретно време може да има много по-изненадващо поведение. Това можело лесно да се види даже с обикновен джобен калкулатор, извършващ събиране и умножение (фигура 24.2). Мейнард Смит вече е разглеждал уравнението (24.1) в книгата си от 1968 г. „Математически идеи в биологията“. Но въпреки че е изпробвал няколко различни числени стойности за a, той не е разбрал, че има нещо специално.

[1] Забележително е, че по-общ резултат е доказан от О. М. Шарковски през 1964 г., но статията му, публикувана в *Украинский Математический Журнал*, не е станала добре известна по това време.



Фигура 24.2: Във всички фигури: n е по хоризонталната ос, p_n по вертикалната ос и $p_0 = K/10$. Линиите се получават, като се съединят точките с координати (n, p_n). Горе вляво: $0 < a < 2$ (стабилно състояние). Горе вдясно: $2 < a \leqslant 2{,}449$ (цикъл с период 2). Долу вляво: $2{,}450 \leqslant a \leqslant 2{,}544$ (цикъл с период 4). Долу вдясно: $2{,}570 \leqslant a \leqslant 3$ (вероятно хаос).

Фигура 24.2, която е подобна на тази в статията на Мей от 1974 г., показва, че ако $0 < a < 2$, то популацията p_n се приближава към стабилно състояние. Ако $2 < a \leqslant 2{,}449$ (горната граница 2,449 е приблизителна), популацията p_n клони към цикъл с период 2. Когато $2{,}450 \leqslant a \leqslant 2{,}544$, популацията p_n клони към цикъл с период 4. При $2{,}545 \leqslant a \leqslant 2{,}564$, популацията p_n клони към цикъл с период 8 и т.н. Интервалите за параметъра a, при които p_n клони към цикъл с период 2^n, намаляват с нарастването на n и никога не надминават числото 2,570. Когато $a \geqslant 2{,}570$, p_n може да има „хаотично“ поведение.

През 1976 г. в списание *Nature*, Мей публикуван обзор по този прблем, озаглавен „Прости математически модели с много сложна динамика“. В него той събира не само собствени, но и резултати на други изследователи. Първо, като положим

$$x_n = \frac{a\, p_n}{K\,(1+a)}$$

и $r = 1 + a$ (така че $r > 1$), виждаме, че уравнение (24.1) може да се запише в по-прост вид,

$$x_{n+1} = r\, x_n \,(1 - x_n)\ . \tag{24.2}$$

Това уравнение, за да има смисъл в популационната динамика, предполага, че x_n е положително за всички n. Затова приемаме, че началното условие x_0 се избира така, $0 \leqslant x_0 \leqslant 1$, и че $r \leqslant 4$. Последното условие гарантира, че дясната страна на (24.2) е число, което остава между 0 и 1. Забележително е, че хаотичният случай $r = 4$ вече е бил използван като генератор на случайни числа от Станислав Улам и Джон фон Нойман още през 1947 г. Ако въведем функцията

$$f(x) = r\, x(1 - x),$$

тогава уравнение (24.2) може да се запише като $x_{n+1} = f(x_n)$ и устойчивите състояния са решенията на $x = f(x)$. Графично това са пресечните точки на кривата $y = f(x)$ и правата $y = x$ (фигура 24.3). Да отбележим, че $x = 0$ винаги е устойчиво състояние. Тъй като $r > 1$, съществува и друго устойчиво състояние, $x^* > 0$, такова, че $x^* = r\, x^*\,(1 - x^*)$, т.е. $x^* = 1 - 1/r$.

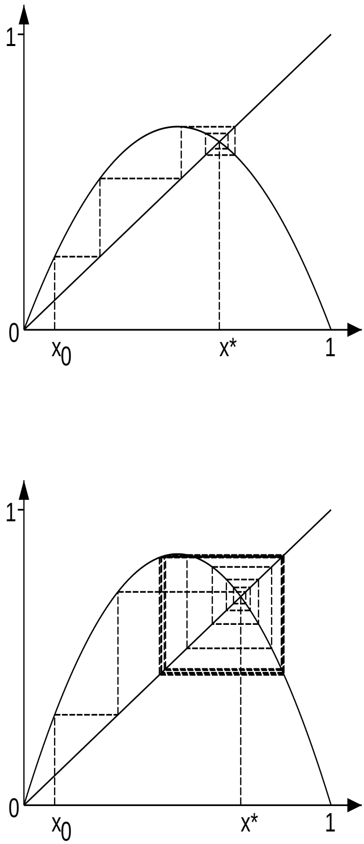
Тъй като $r > 1$, устойчивото състояние $x = 0$ е нестабилно. Наистина, когато x_n е близко до 0, имаме $x_{n+1} \approx r\, x_n$. Така че x_n има тенденция да се отдалечава от 0. Що се отнася до устойчивото състояние x^*, то е локално стабилно само за $1 < r < 3$.

Наистина, ако означим $y_n = x_n - x^*$, то (24.2) е еквивалентно на $y_{n+1} = (2 - r - r\, y_n)\, y_n$. Ако x_n е близко до x^*, то y_n е близко до 0 и $y_{n+1} \approx (2 - r)\, y_n$. Но ако $y_{n+1} = k\, y_n$, тогава $y_n = k^n\, y_0$, така че $y_n \to 0$, когато $n \to \infty$, тогава и само тогава, когато $-1 < k < 1$. Тук устойчивото състояние x^* е локално стабилно тогава и само тогава, когато $-1 < 2 - r < 1$, т.е. $1 < r < 3$.

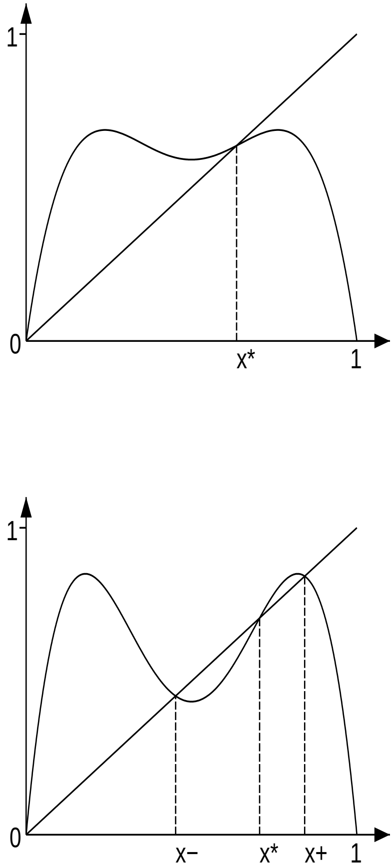
Ако $1 < r < 3$, може да се покаже, че за всяко начално условие x_0, $0 < x_0 < 1$, редицата x_n наистина клони към x^* (фигура 24.3a). Но какво се случва, когато $3 < r \leqslant 4$? За да отговорим на този въпрос, първо забелязваме, че $x_{n+2} = f(x_{n+1}) = f(f(x_n))$. Разглеждаме функцията

$$f_2(x) = f(f(x)) = r^2\, x\,(1 - x)\,\big(1 - r\, x\,(1 - x)\big).$$

Интерсуваме се от решенията на уравнението $x = f_2(x)$, те се наричат неподвижни точки на функцията $f_2(x)$. Графично това са пресечните точки на $y = f_2(x)$ и $y = x$ (фигура 24.4).



Фигура 24.3: Функцията $y = f(x)$, правата линия $y = x$, устойчивото състояние x^* и редицата, определена от $x_{n+1} = f(x_n)$. Горе: $r = 2{,}75$, редицата клони към x^*. Долу: $r = 3{,}4$, устойчивото състояние x^* е нестабилно и редицата клони към цикъл с период 2.



Фигура 24.4: Кривата $y = f_2(x) = f(f(x))$, правата $y = x$ и устойчивото състояние x^*. Горе: $r = 2{,}75$. Долу: $r = 3{,}4$ и другите две решения x_- и x_+ на уравнението $x = f_2(x)$.

Ако $x = f(x)$, то $x = f(f(x)) = f_2(x)$. Така че $x = 0$ и $x = x^*$ също са неподвижни точки на функцията $f_2(x)$. Но когато $r > 3$, функцията $f_2(x)$ има две други неподвижни точки, x_- и x_+, такива, че $f(x_-) = x_+$ и $f(x_+) = x_-$.

Диференциране показва, че

$$f_2'(x) = f'(f(x))\, f'(x),$$

значи $f_2'(x^*) = [f'(x^*)]^2$. Обаче $f'(x) = r(1-2x)$ и $x^* = 1-1/r$. Така получаваме $f'(x^*) = 2-r$ и $f_2'(x^*) = (2-r)^2$. Следователно наклонът на допирателната към функцията $f_2(x)$ в точката $x = x^*$ е такъв, че $f_2'(x^*) > 1$, ако $r > 3$. Но тъй като $f_2(0) = 0$, $f_2'(0) = r^2 > 1$ и $f_2(1) = 0$, на фигура 24.4b виждаме, че уравнението $x = f_2(x)$ непременно има две други решения, x_- и x_+, като $0 < x_- < x^*$ и $x^* < x_+ < 1$. Друг начин да се стигне до същия извод се състои в решаване на уравнението $x = f_2(x)$, което е полиномно уравнение от степен 4 с два известни корена: $x = 0$ и $x = x^*$. Другите две решения x_- и x_+ са корените на квадратното уравнение

$$x^2 - \frac{1+r}{r}\, x + \frac{1+r}{r^2} = 0\,. \tag{24.3}$$

Те са реални, ако дискриминантата е положителна, което е вярно ако $r > 3$. Тъй като

$$f_2(f(x_-)) = f(f(f(x_-))) = f(f_2(x_-)) = f(x_-),$$

точката $f(x_-)$ също е неподвижна точка на $f_2(x)$. Но $f(x_-) \neq x_-$, защото x_- не е неподвижна точка на $f(x)$. Също така, $f(x_-) \neq x^*$, защото иначе бихме имали $x_- = f(f(x_-)) = f(x^*) = x^*$. Тъй като $f(x_-) \neq 0$, стигаме до извода, че $f(x_-) = x_+$. Аналогично, $f(x_+) = x_-$.

Следователно за $r > 3$ виждаме, че ако например $x_0 = x_-$, то $x_1 = x_+$, $x_2 = x_-$, $x_3 = x_+$ и т.н. Може също така да се покаже, че за почти всяко начално условие x_0, $0 < x_0 < 1$, редицата x_n клони, при $n \to +\infty$, към цикъл с период 2, именно x_-, x_+, x_-, x_+ и т.н. (фигура 24.3b и 24.4b). Този цикъл остава стабилен, докато r е под критичната стойност $r_1 = 1 + \sqrt{6} \approx 3,449$, където $f_2'(x_-) = -1$.

Наистина, като използваме равенство (24.3) имаме

$$
\begin{aligned}
f_2'(x_-) &= f'(f(x_-))\, f'(x_-) = f'(x_+)\, f'(x_-) \\
&= r^2\,(1-2\,x_+)(1-2\,x_-) = r^2\,(1-2(x_+ + x_-) + 4\,x_+x_-) \\
&= r^2\Big(1 - 2\,\frac{1+r}{r} + 4\,\frac{1+r}{r^2}\Big) = -r^2 + 2r + 4\,.
\end{aligned}
$$

Следователно $f_2'(x_-) = -1$, ако $-r^2 + 2r + 5 = 0$, откъдето намираме конкретно, че $r = 1 + \sqrt{6}$.

За $r_1 < r < r_2$ цикълът с период 4 става стабилен: появяват се четири нови неподвижни точки на функцията

$$f_4(x) = f_2(f_2(x)) = f(f(f(f(x))))$$

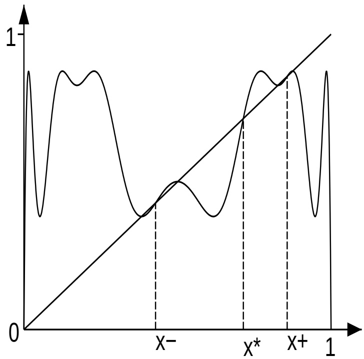
(фигура 24.5). За $r_2 < r < r_3$ това е цикъл с дължина 8, и т.н. Числата r_n клонят към граница r_∞, $r_\infty \approx 3,570$, при $n \to +\infty$. Ако $r_\infty < r \leqslant 4$, системата може да бъде дори хаотична! На фигура 24.6 е показана диаграмата[2] на бифуркация, която дава представа за сложността на динамиката.

В заключение, Мей подчертава, че дори съвсем прости динамични системи могат да имат доста сложно поведение. Това не е характерно само за уравнението $x_{n+1} = r\,x_n\,(1-x_n)$. Същата каскада на удвояване на периодите, водеща до хаос, се появява и при други уравнения с функция $f(x)$, имаща формата на „буца“. Например, такъв е случаят с друго уравнение, използвано в популационната биология: $x_{n+1} = x_n\,\exp(r(1-x_n))$.

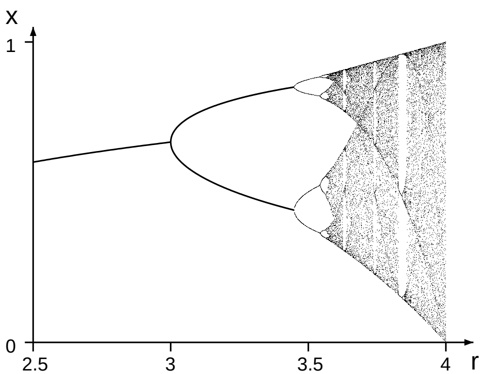
Това проучване показва, че не бива да се изненадваме, ако много набори от данни, свързани с динамика на популациите, са трудни за анализиране. Моделът също така показва, че разграничението между детерминирани и стохастични модели не е толкова ясно, колкото се смяташе досега: дори при прост детерминиран модел може да се окаже невъзможно да се направят дългосрочни прогнози, ако параметрите водят към хаотичен режим.

През 1979 г. Мей е избран за член на Кралското дружество. От 1988 до 1995 г. е професор в Оксфордския университет и в Имперс-

[2] Тази диаграма е получена, като за всяка дадена стойност на r са нанесени точките с координати (r, x_{200}), (r, x_{201}),...,(r, x_{220}), където $x_{n+1} = f(x_n)$ и $x_0 = 0,1$. Ако x_n клони към устойчиво състояние, на диаграмата се вижда само една точка. Ако x_n клони към цикъл с период 2, виждаме две точки и т.н.



Фигура 24.5: Кривата $y = f_4(x)$ с $r = 3,5$ и линията $y = x$. Освен x^*, x_+ и x_- има още четири неподвижни точки, които не е лесно да се различат.



Фигура 24.6: Диаграма на бифуркация на уравнението (24.2).

кия колеж в Лондон. От 1995 до 2000 г. е главен научен съветник на британското правителство. През 1996 г. получава наградата „Крафурд"(Crafoord) със следното цитиране: „за пионерските си екологични изследвания, свързани с теоретичния анализ на динамиката на популации, общности и екосистеми". От екология той се насочва към епидемиология и имунология, като публикува две книги: (1991 г., заедно с Рой Андерсън) и „Динамика на вирусите, математически основи на имунологията и вирусологията" (2000 г., заедно с Мартин Новак). Последната книга анализира взаимодействието между клетките на имунната система и HIV (вирусът, причиняващ СПИН) като някакъв вид система хищник-жертва (вж. глава 13). От 2000 г. до 2005 г. Мей е президент на Кралското дружество. През 1996 г. е посветен в рицарско звание, а през 2001 г. става пожизнен лорд.

Източници за допълнително четене

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. Шарковский, А. Н.: Сосуществование циклов непрерывного преобразования прямой в себя. «Укр. мат. журн.» 16, 61–71 (1964)
11. Ulam, S.M., von Neumann, J.: On combination of stochastic and deterministic processes. *Bull. Amer. Math. Soc.* 53, 1120 (1947) ams.org

Глава 25

Политиката на Китай за едно дете (1980)

През 1980 г. Сонг Джиан и неговите сътрудници, специалисти по теория на управлението, прилагана в ракетното дело, изчисляват, че ако раждаемостта в Китай се запази на тогавашното ниво, населението ще достигне повече от два милиарда през XXI век. Техните резултати, основани на възрастов математически модел, са допринесли за решението на правителството да се насочи към политиката, наречена „едно семейство - едно дете“.

Сонг[1] Джиан (пинин: Song Jian) е роден през 1931 г. в Ронгченг в китайската провинция Шандунг. През 50-те години на миналия век учи в Съветския съюз в Московския държавен технически университет „Бауман“ и във факултета по математика и механика на Московския държавен университет. Завръща се в Китай и става ръководител на Бюрото за кибернетични изследвания в Института по математика на Китайската академия на науките. Бил е специалист по приложение на теория на управлението за управление на ракети. Работил е и в Седмото министерство на машиностроенето, което по-късно е преименувано на Министерство на авиацията и космонавтиката. През 1978 г. започва да се занимава с връзките между теория на управлението и демография.

За да се разбере контекстът на работата на Сонг Джиан върху динамика на популациите, първо трябва да имаме представа за това какво е „теория на управлението“. Това е изучаване на динамични системи, чието поведение зависи от параметри, които могат да се променят с течение на времето, и целта е да се оптимизира даден критерий. Тази теория е особено развита във връзка с космическите програми в САЩ и в СССР. Всъщност инженерите е трябвало да „управляват“ траекторията на космически совалки, за да изведат спътници до тяхната орбита около Земята. Но приложенията не се ограничават само до физически или инженерни проблеми. Политиките за контрол на раждаемостта също могат да се разглеждат като

[1] Сонг е фамилното име. То винаги се изписва първо на китайски език.

Фигура 25.1: Сонг Джиан

един вид проблем за оптимален контрол в математически смисъл.

Трябва да се спомене и есето, озаглавено „Границите на растежа: Доклад за проекта на Римския клуб за състоянието на човечеството“, публикувано през 1972 г. и написано от група специалисти от Масачузетския технологичен институт. Това изследване се основава на математически модел на световния икономически растеж, който отчита природните ресурси, броя на населението и замърсяването. В доклада се изказва предположение, че световната икономика върви към катастрофа поради изчерпване на невъзобновяемите ресурси, липса на храна за населението или прекомерно замърсяване. Едно от предложените решения е било доброволно да се ограничава раждаемостта. Погледнато общо, това е един вид модерна версия на тезите на Малтус. Докладът е получил голям отзвук на Запад през 70-те години на XX век.

От основаването на Народната република през 1949 г. раждаемостта в Китай е много висока, с изключение на периода на катастрофалния „Голям скок напред“. В средата на 70-те години Китай бавно се възстановява от Културната революция. Семейното планиране призовава жените да отлагат ражданията, да увеличават времето между две последователни раждания и да имат по-малко деца. През 1978 г. Дън Сяопин, който става новият лидер след смъртта на Мао Цзедун през 1976 г., започва нова политика, наречена „Четирите модернизации“: селско стопанство, промишленост, наука и технологии и национална отбрана. Тогава броят и нарастването на китайското население се възприемат като важни пречки пред тези модернизации. Учени, които дотогава са работели върху военни приложения, били насърчени да намерят решения на този труден проблем.

Като поощрение за своята успешна професионална работа Сонг Джиан отива през 1978 г. в Хелзинки на конгрес на Международната федерация за автоматично управление. Там той забелязва, че някои изследователи в Европа се опитват да приложат теорията на управлението към проблеми за населението с идеята, че строгият контрол на раждаемостта в крайна сметка може да предотврати катастрофите, обявени в доклада „Границите на растежа“. В Китай той създава малък екип, включващ колегата му Ю Джингюан и компютърния специалист Ли Гуанюан, за да приложат този вид математическо моделиране към данните за китайското население. По онова време научната комуникация между Китай и останалия свят е оскъдна. Екипът преработва уравненията, описващи еволюцията на възрастовата структура на населението, по същия начин, както са правили Лотка и Маккендрик (вж. глави 10 и 16). Разглеждат се модели с непрекъснато време. Нека дефинираме някои величини:

- $P(x,t)$ - броят на населението на възраст x в момент t;
- $m(x)$ - смъртността на възраст x;
- $P_0(x)$ - възрастовата структура на населението в момент $t=0$;
- $b(t)$ - общата плодовитост на жените в момент t, т.е. средният брой деца, които една жена би имала през живота си, ако възрастово-специфичната плодовитост остане такава, каквато е в момент t;
- λ - пропорцията на новородените момичета сред всички раждания;
- $h(x)$ - вероятностното разпределение на възрастта на майката при раждането на дете (разбира се, $\int_0^{+\infty} h(x)\,dx = 1$).

С тези означения и хипотези еволюцията на възрастовата структура може да се моделира чрез частното диференциално уравнение

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

с начално условие $P(x,0) = P_0(x)$ и гранично условие

$$P(0,t) = b(t)\,\lambda \int_0^{+\infty} h(x)\,P(x,t)\,dx\,,$$

където $b(t)$ е параметърът, който трябва да се контролира. Ако общата плодовитост на жените е постоянна и над критичния праг

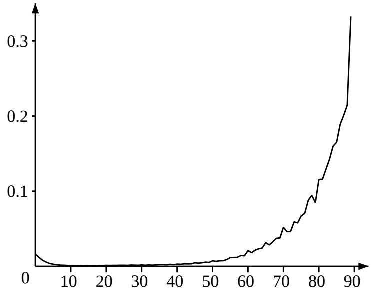
$$b^* = 1\Big/ \left[\lambda \int_0^{+\infty} h(x)\, e^{-\int_0^x m(y)\,dy}\, dx\right] ,$$

тогава населението се увеличава експоненциално. Този критерий е подобен на критерия, получен от Лотка с формулата (10.2). Екипът на Сонг Джиан разглежда и дискретна версия на модела, параметърът време сега е дискретен, която е подобна на модела на Лесли (вж. глава 21). Нека $P_{k,n}$ е броят на населението на възраст k през годината n. Дефинираме по подобен начин m_k, b_n и h_k. Тогава:

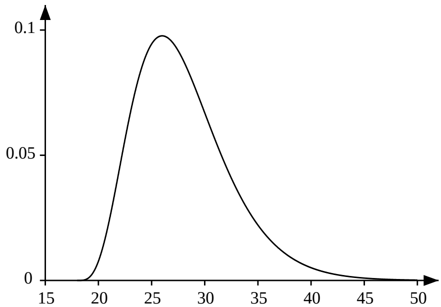
$$P_{k+1,n+1} = (1 - m_k)\, P_{k,n}\ , \quad P_{0,n+1} = b_n\, \lambda \sum_{k \geqslant 0} h_k\, P_{k,n}\, .$$

От извадкови проучвания се намират смъртността m_k (фигура 25.2), делът на ражданията на момичета $f \approx 0{,}487$, възрастовото разпределение на майките h_k (фигура 25.3), началното състояние $P_{k,0}$, което е възрастовата структура на населението през 1978 г. (фигура 25.4). Променяйки общата раждаемост b (приета за постоянна по време на всяка компютърна симулация), екипът на Сонг Джиан е направил демографски прогнози за своята страна с времеви хоризонт от сто години, от 1980 г. до 2080 г. (фигура 25.5). За да се оперира с огромния брой действия събиране и умножение (годината n варира от 0 до 100 години, възрастта k - от 0 до 90 години), е бил необходим компютър. По онова време в Китай малко хора имали достъп до такова оборудване, освен работещите в армията. Един от тях е Сонг Джиан, водещ експерт в областта на насочване на ракети.

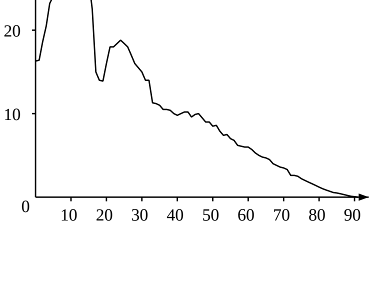
Прогнозите сочат, че дори ако Китай запази раждаемостта си от 1978 г. на ниво $b = 2{,}3$ деца на жена, което е малко над критичния праг, оценен на $b^* = 2{,}19$, населението ще се увеличи от 980 милиона през 1980 г. до 2,12 милиарда през 2080 г. Но Китай вече е използвл почти цялата си земя, която е можела да послужи за земеделие. Той дори имал тенденция да загуби част от тази земя поради опустяването и урбанизацията. Как да се изхранва такова население, ако напредъкът в земеделските добиви не е достатъчен? Това е същият въпрос, който Малтус е разглеждал два века порано. При плодовитост от 1975 г. от $b = 3{,}0$, населението може да достигне дори 4,26 милиарда през 2080 г. При $b = 2{,}0$ населението



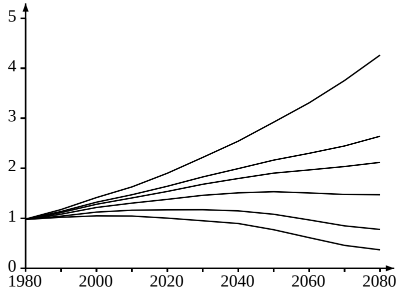
Фигура 25.2: Смъртност (на година) в зависимост от възрастта през 1978 г.



Фигура 25.3: Изгладена форма на плодовитостта (на година) като функция от възрастта през 1978 г.



Фигура 25.4: Възрастова пирамида през 1978 г. Хоризонтална ос: възраст. Вертикална ос: население (в милиони).



Фигура 25.5: Демографски прогнози (в милиарди) при различни хипотези за средния брой деца на жена. Отдолу нагоре: $b = 1{,}0$; 1,5; 2,0; 2,3; 2,5; 3,0.

би достигнало максимум от 1,53 милиарда души около 2050 г., след което ще започне леко да намалява. При $b = 1{,}5$ максимумът от 1,17 милиарда души ще бъде достигнат около 2030 г. При $b = 1{,}0$ максимумът ще бъде само 1,05 милиарда и ще бъде достигнат около 2000 г. При това допускане броят на населението ще се върне на нивото си от 1978 г. едва към 2025 г.

Най-изненадващата част от тази работа са нейните практически последици, които всъщност са от несравнимо по-голямо значение в историята на математическата динамика на населението. Всъщност Ли Гуанюан показва резултатите от симулациите на екипа през декември 1979 г. по време на симпозиум за населението в Ченгду, провинция Съчуан[2]. През януари 1980 г. Сонг Джиан, Ю Джингюан и Ли Гуанюан публикуват тези резултати в китайско икономическо списание, като между другото се застъпват за политиката за едно дете. Те изпращат статията си „Доклад за количествени изследвания по въпроса за развитие на населението на Китай“ и на високопоставения китайски учен Циен Сюесен, който я препраща с препоръка до ръководителя на администрацията за планиране на раждаемостта. Резултатите на екипа на Сонг Джиан направили дълбоко впечатление на повечето политически лидери. Те вече били убедени в необходимостта от засилен контрол на раждаемостта, въпреки написаното от Маркс (вж. глава 5), но все още се колебаели относно нивото на контрол. През февруари 1980 г. Държавният съвет и Централният комитет на партията определят цел - населе-

[2] Тук и по-долу обобщаваме подробния разказ на Сюзън Грийнхалг [1,2].

нието на Китай да бъде 1,2 милиарда души на хоризонта на 2000 г. През март 1980 г. резултатите от работата на екипа на Сонг Джиан са публикувани в „Женмин Жибао“ (пинин: *Rénmin Ribao*). През април комисия, съставена от политически лидери и специалисти в областта на населението, проучва екологичните и икономически последици от нарастване на населението и стига до извода, че е необходима политиката за едно дете, за да се постигне поставената от Дън Сяопин цел за доход на глава от населението през 2000 г. Политиката става официална през септември същата година, а на първа страница на „Женмин Жибао“ е публикувано отворено писмо, в което тя се обяснява на населението.

До 1983 г. все още е имало доста неразрешени раждания. Било решено един член от всяка двойка с вече две деца да бъде стерилизиран и всяка забранена бременност да бъде прекъсвана. Въпреки това от 1984 г. на селските двойки само с една дъщеря е разрешено да имат второ дете. През следващите години били въведени някои адаптации: ако в една двойка и мъжът, и жената са единствени деца в пердишните си семейства, тогава те могат да имат две деца. Репресивните мерки срещу двойките, които имат повече от едно дете, са строги: държавните служители могат да загубят работата си, трябва да се плати скъпа глоба, за да се получат административни документи за обучението на второ дете и т.н. Като обобщение, в историята на математическото моделиране е трудно да се намери друг пример с толкова силно социално въздействие. Разбира се, работата на Сонг Джиан и неговите сътрудници е само един от аргументите, довели до избора на политиката за едно дете. Но изглежда, че тя е изиграла важна роля. Политиката за едно дете приключва през 2015 г.

Както и в предишните глави, ролята на математическото моделиране може да бъде предмет на загриженост. Изхождайки от ситуация от реалния живот, се създава модел. Той може да се анализира математически или да се симулира с помощта на компютър. След това може да се разбере какво е поведението на модела, когато някои параметри се променят. Математиката обаче не казва дали моделът е вярна картина на реалния живот. Възможно е да са пренебрегнати някои много важни аспекти. Някои модели съдържат и целева функция, например поддържане на населението на Китай под 1,2 милиарда души. Математиката не казва дали тази цел е била подходяща[3].

[3]Населението през 2000 г. се оценява на 1,264 милиарда души. Доходът на

През 1980 г. Сонг Джиан е съавтор и на новото издание на книгата „Инженерна кибернетика“ на Циен Сюесен, считан за „бащата“ на китайската космическа програма. След това Сонг заема различни високи политически постове: заместник-министър и главен учен-инженер на Министерството на въздухоплаването (1981-1984 г.), член на Централния комитет на Китайската комунистическа партия (1982-2002 г.), председател на Държавната комисия по наука и технологии (1985-1998 г.), държавен съветник (1986-1998 г.) и др. Публикува и две други книги, които са преведени на английски език: „Контрол на населението в Китай“ (1985 г., заедно с Туан Чисиен и Ю Дзинюан) и „Контрол на демографската система“ (1988 г., заедно с Ю Дзинюан). В тези книги се развива теорията на оптималното управление, приложена към динамика на населението. През 1991 г. Сонг Джиан е избран за член на Китайската академия на науките, а през 1994 г. - за член на Академията на инженерите, на която е председател от 1998 до 2002 г.

Източници за допълнително четене

1. Greenhalgh, S.: Missile science, population science: The origins of China's one-child policy. *China Q.* 182, 253–276 (2005)
2. Greenhalgh, S.: *Just One Child, Science and Policy in Deng's China.* University of California Press (2008)
3. Meadows, D.H., Meadows, D.L., Randers, J., Behrens, W.W.: *The Limits to Growth, A Report for the Club of Rome's Project on the Predicament of Mankind*, 2nd edn. Universe Books, New York (1974)
4. Song, J.: Selected Works of J. Song. *Science Press*, Beijing (1999)
5. Song, J.: Some developments in mathematical demography and their application to the People's Republic of China. *Theor. Popul. Biol.* 22, 382–391 (1982)
6. Song, J., Yu, J.: *Population System Control.* Springer (1988)

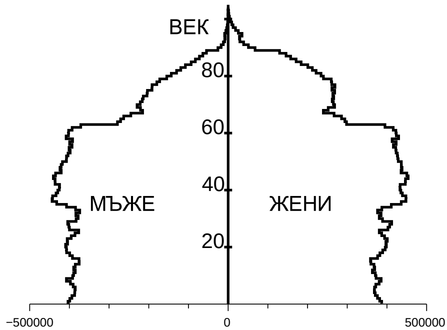
глава от населението е нараснал приблизително от 200 до 1000 долара между 1980 и 2000 г. В същото време съотношението между половете е станало изключително изкривено, в полза на момчетата, главно поради селективните аборти при очаквано раждане на момиче.

Глава 26

Някои съвременни проблеми

В тази глава е направен кратък преглед на някои съвременни проблеми при изучаване на математическата динамика на популацията население. Сред тези проблеми са: застаряване на населението в демографията; възникващи болести (СПИН, ТОРС (тежък остър респираторен синдром, наричан още „атипична пневмония“), векторно преносими болести ...) и политика на ваксиниране в епидемиологията; политика за риболова в екологията; разпространение на генетично модифицирани организми в популационната генетика. Посочени са имената на специализирани институции във Франция, които работят върху моделирането на тези проблеми. Подчертават се и различни аспекти на изследователската работа.

През последните няколко десетилетия в демографията се появи сравнително нов проблем: застаряването на населението. Този проблем предизвиква загриженост не само във Франция (фиг. 26.1), но и в много други европейски страни, както е в Япония. Той има важни икономически и социални последици: пенсионни системи, имиграционни политики и др. Във Франция математическите модели, които се опитват да анализират явлението застаряване, се разработват от Националния институт за демографски изследвания (INED) и от Националния институт за статистика и икономически изследвания (INSEE). Една от трудностите на демографските прогнози се състои в това, че раждаемостта може да варира значително във времето, без да може да се предвиди нейното ниво дори за едно десетилетие напред. Това е особено забележително, ако се върнем назад към прогнозите, направени през 1968 г. за населението на Франция през 1985 г.: тези прогнози не успяха да предвидят намаляването на раждаемостта, настъпило през 70-те години. Би било интересно да се направи преглед на всички прогнози, основани на математически модели, които са се оказали погрешни, особено на тези, които са намерили отзвук в медиите. Това би неутрализирало впечатлението за „напредък“, или прогрес, създадено при четене на настоящата книга, впечатление, което може би вече изглежда подозрително за читателя след запознанство с глава 25 за китайската политика на едно дете. Що се отнася до последния въпрос, сега е актуален нов проблем: как да се смекчи политиката, за да се избегне явлението бързо застаряване, което се очаква през следващите няколко десетилетия. Отново се предлагат математически модели т това сигурно допринася за публичния дебат.



Фигура 26.1: Пирамида за възрастта на населението на Франция към 1 януари 2010 г. Източник: www.insee.fr.

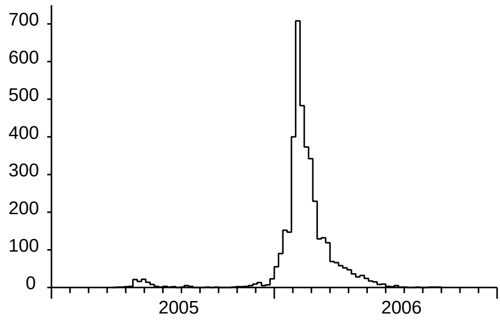
В епидемиологията, сред новите проблеми, които се появиха в световен мащаб през последните три десетилетия, развитието на епидемията от СПИН е особено забележително. Някои модели се опитват да отгатнат бъдещето на епидемията в по-неотдавна заразени страни като Русия, Индия или Китай. Трудно е да се предвиди дали епидемията ще се забави, както в Западна Европа и Северна Америка, или ще обхване значителен процент от населението, както се случи в някои страни на юг от Сахара. Други нововъзникващи болести, като ебола в Африка, западнонилска треска в Северна Америка, атипична пневмония (тежък остър респираторен синдром), птичи грип, чикунгуня или грип H1N1, са изследвани с математически модели, макар и без особен успех.

Една от трудностите при моделиране на атипичната пневмония се състои в това, че епидемията остава сравнително ограничена в рамките на всяка страна, но може да се разпространи много бързо от една държава в друга (Хонконг и Китай, Сингапур, Канада...). Не може да се пренебрегва случайният характер на кривите на епидемията във всяко ново огнище. Както видяхме в глави 16 и 22, стохастичните модели обикновено са по-трудни за изучаване.

За епидемията от чикунгуня, възникнала между 2005 и 2006 г. на остров Реюнион (френска отвъдморска територия в Индийския океан), някои модели бяха създадени по подобие на модела на Рос за маларията (вж. глава 12), тъй като и двете болести се предават от комари. Важен аспект, който трябва да се вземе предвид, е факторът сезонност. Действително, популацията на комарите намалява през южната зима, и по този начин намалява предаването на болестта. Това може да се види на фигура 26.2, която показва броя на новите случаи, докладвани всяка седмица от малка мрежа от около тридесет общопрактикуващи лекари, които обхващат само част от населението на острова. Мрежата не открива нови случаи в продължение на няколко седмици през септември и октомври 2005 г., но предаването на болестта продължило. В Националния институт за здравни и медицински изследвания (INSERM) и в Института за тропически изследвания (IRD) бяха разработени математически модели на епидемията. Въпреки тези модели никой не е могъл да предвиди, че епидемията няма да отшуми преди края на южната зима на 2005 г., когато е заразила едва няколко хиляди души. В крайна сметка се зарази почти една трета от населението на острова, т.е. около 266 000 души. Това показва, ако все пак е необходимо, че да се прогнозира бъдещето на епидемиите може да бъде доста трудно и че не е толкова лесно да се направи разлика в първите дни на епидемията - дали тя ще бъде малка или голяма епидемия. Може да се направи паралел с прогнозиране на времето. Този вид прогнозиране днес се основава на интензивни компютърни симулации на сложни математически модели на океана и на атмосферата. Въпреки това прогнозите за период, по-дълъг от няколко дни, обикновено не са надеждни.

От по-теоретична гледна точка епидемията от чикунгуня повдигна въпроса как да се адаптира понятието за основно размножително число $\mathscr{R}_0$ в модели, които предполагат, че околната среда има сезонни (например, периодични) колебания. Адаптацията не е толкова проста и това поражда известна загриженост относно начина, по който параметърът $\mathscr{R}_0$ е използван за други епидемии, повлияни от сезонност, като например грипната пандемия H1N1 през 2009 г.

Друг проблем, който предизвиква все по-голямо безпокойство и който специалистите по моделиране се опитват да анализират, е резистентността към лекарства (антибиотици, антималарийни лекарства...). Все още в епидемиологията има въпрос, който се повтаря от времето на Даниел Бернули и д'Алембер. Въпросът е как да



Фигура 26.2: Епидемията от чикунгуня на остров Реюнион през 2005-2006 г. Брой нови случаи, докладвани седмично от малка мрежа от лекари, като функция на времето. Първият малък пик е достигнат през май 2005 г., а вторият голям пик - през февруари 2006 г. Числата на тази фигура трябва да се умножат по около 67, за да се получи реалният размер на епидемията. Източник: www.invs.sante.fr.

се балансират разходите и ползите при поставяне на ваксина. Ваксинирането носи потенциален риск, все още е предмет на спорове и може би ще остане такъв, тъй като чувствителността към риска се променя. Например след поява на някои съмнение, че ваксината срещу хепатит B може да причини тежки усложнения в много малък брой случаи, френското министерство на здравеопазването през 1998 г. спря кампанията за ваксиниране в училищата, въпреки че рискът изглеждаше незначителен в сравнение с риска от смърт след заразяване с вируса на хепатит B.

В екологията изучаването на динамиката на рибните популации все още поставя много проблеми. Въпреки това се предполага, че то служи като научна основа за избор на риболовни квоти и други ограничения. Прекомерният улов на хамсия в Бискайския залив и на червен тон в Средиземно море са само два скорошни примера. Тъй като оценката на рибните запаси често е ненадеждна, моделите, използващи такива данни, трябва да се разглеждат с повишено внимание. Във Франция този вид проучвания се извършват главно от Изследователския институт за експлоатация на морето (IFREMER). Някои математически модели са играли роля и в предишни решения на Международната комисия по китолов.

В популационната генетика разпространението на генетично модифицирани организми също е предмет на спорове, които някои изследователи се опитват да проучат, използвайки моделите „реакция - дифузия“, вдъхновени от тези на Фишер (вж. глава 20). Това е област, в която работи Националният институт за изследвания по агрономия (INRAE).

Що се отнася до по-теоретичната страна на изследването, можем да споменем:

- работите по частни диференциални уравнения, като например дифузионни уравнения (вж. глава 20) или уравнения за възрастовата структура (вж. глава 16);

- работите върху стохастични модели със или без пространствено измерение (вж. глави 16 и 22), включително тези за случайни мрежи, моделиращи разпространение на епидемии, и тези, които търсят детерминирани приближения.

Този вид изследвания се извършват главно от приложни математици. През последните години във френските университети и други висши учебни заведения бяха въведени няколко курса по математическа биология, като част от магистърски програми.

Подобно на други научни области, математическото изследване на динамиката на населението е организирано главно чрез:

- „научни дружества“: Дружество за математическа биология (от 1973 г.), Франкофонско дружество за теоретична биология (1985 г.), Японско дружество за математическа биология (1989 г.), Европейско дружество за математическа и теоретична биология (1991 г.) и др.

- специализирани списания: *Bulletin of Mathematical Biology* (от 1939 г.), *Mathematical Biosciences* (1967 г.), *Journal of Mathematical Biology* (1974 г.), *Mathematical Medicine and Biology* (1984 г.), *Mathematical Population Studies* (1988 г.), *Mathematical Biosciences and Engineering* (2004 г.) и др.

- конференции (Годишна среща на Дружеството по математическа биология, Изчислителна и математическа динамика на населението, Европейска конференция по математическа и теоретична биология и др.).

Споменати са само елементите, за които се твърди, че се намират на границата между математиката и нейните приложения към динамика на популацията население. Обаче във всяка конкретна област (демография, екология, популационна генетика, епидемиология и т.н.) могат да се открият подобни елементи с различна доза на включване в математическите модели.

В заключение приканваме заинтересованите читатели да разгледат оригиналните статии, които са достъпни в *World Wide Web*. Адресите са дадени в препратки в края на всяка глава. Както веднъж Роналд Фишер пише за Мендел:

> „Историята на науката е пострадала много от това, че учени използват материали от втора ръка и от последвалото заличаване на обстоятелствата и интелектуалната атмосфера, в която са направени велики открития в миналото. Проучването от първа ръка винаги е поучително и често е изпълнено с изненади.“

Допълнително четене

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. Bennett, J.H.: *Experiments in Plant Hybridisation.* Oliver & Boyd, Edinburgh (1965)
3. Levin, S.A.: Mathematics and biology, the interface. www.bio.vu.nl/-nvtb/

Илюстрации и източници за тях

- стр. 5. Картина на Томас Мъри (около 1687 г.), притежание на Кралското дружество в Лондон. Chapman, S.: Edmond Halley, F.R.S. 1656–1742. *Notes Rec. R. Soc. Lond.* 12, 168–174 (1957) © The Royal Society.
- стр. 12. Картина на Емануел Хандман (1753 г.), притежание на Музея на изкуствата в Базел. *Leonhard Euler 1707–1783, Beiträge zu Leben und Werk.* Birkhäuser, Basel (1983)
- стр. 19. картина, която някога се е намирала в църквата Свети Петър и вероятно е била унищожена по време на битката за Берлин през 1945 г. Reimer, K.F.: Johann Peter Süßmilch, seine Abstammung und Biographie. *Arch. soz. Hyg. Demogr.* 7, 20–28 (1932)
- стр. 25. Картина на Йохан Никлаус Грот (ок. 1750-1755), притежание на Природонаучния музей в Базел. Speiser, D.: *Die Werke von Daniel Bernoulli*, Band 2. Birkhäuser, Basel (1982)
- стр. 33. Картина на Морис Куентин дьо ла Тур (1753 г.), притежание на Музея Лувър в Париж.
- стр. 37. Картина на Джон Линел (1833 г.), собственост на Haileybury College, Англия. Habakkuk, H.J.: Robert Malthus, F.R.S. (1766-1834). *Notes Rec. R. Soc. Lond.* 14, 99–108 (1959)
- стр. 42. Гравюра от Фламенг (1850 г.). Quetelet, A.: Pierre-François Verhulst. *Annu. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 16, 97–124 (1850)
- стр. 49. Heyde, C.C., Seneta, E.: *I. J. Bienaymé, Statistical Theory Anticipated.* Springer (1977) © Académie des sciences, Institut de France.
- стр. 54. Bateson, W.: *Mendel's Principles of Heredity.* Cambridge University Press (1913)
- стр. 59. Pearson, K.: *The Life, Letters, and Labors of Francis Galton*, vol. 1. Cambridge University Press (1914)
- стр. 59. Портрет на Уотсън в библиотеката на колежа „Тринити“в университета в Кеймбридж. Kendall, D.G.: Branching processes since 1873. *J. Lond. Math. Soc.* 41, 385–406 (1966)
- стр. 66. Алфред Ж. Лотка Документи. © Princeton University Library.
- стр. 71. Titchmarsh, E. C.: Godfrey Harold Hardy 1877–1947. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 6, 446–461 (1949)
- стр. 75. Stern, C.: Wilhelm Weinberg. *Genetics* 47, 1–5 (1962)
- стр. 78. G.H.F.N.: Sir Ronald Ross 1857–1932. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 1, 108–115 (1933) © The Royal Society.

- стр. 88. Whittaker, E.T.: Vito Volterra 1860–1940. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 3, 690–729 (1941)
- стр. 93. Yates, F., Mather, K.: Ronald Aylmer Fisher, 1890–1962. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 9, 91–120 (1963) © The Royal Society/Godfrey Argent Studio.
- стр. 98. Yates, F.: George Udny Yule. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 8,308–323 (1952)
- стр. 108. Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.): *Statisticians of the Centuries.* Springer (2001)
- стр. 119. britannica.com/EBchecked/topic/252257/J-B-S-Haldane © Bassano and Vandyk Studios.
- стр. 129. Hill, W.G.: Sewall Wright, 21 December 1889-3 March 1988. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 36, 568–579 (1990) © Llewellyn Studios, Chicago.
- стр. 124. Nybølle, H.C.: Agner Krarup Erlang f. 1. Januar 1878 - d. 3. Februar 1929. *Mat. Tidsskr. B*, 32–36 (1929)
- стр. 138. 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)
- стр. 138. *I. G. Petrovsky Selected Works Part I.* Gordon and Breach, Amsterdam (1996) © Taylor and Francis Books UK.
- стр. 144. Снимка: Денис Кемпсън. Crowcroft, P.: *Elton's Ecologists, a History of the Bureau of Animal Population.* University of Chicago Press (1991)
- стр. 148. © Geoffrey Grimmett.
- стр. 156. 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.
- стр. 162. © Samuel Schlaefli / ETH Zürich.
- стр. 173. Selected works of J. Song. *Science Press*, Beijing (1999) © Song Jian.

В тази книга се проследява историята на различни математически популационни модели. Сред тях най-важно място заемат модели за динамика на населението. Това е теоретична тема, тясно свързана с генетика, екология, епидемиология и демография, в която математиката е допринесла за изключително важни прозрения. Прави се преглед на генезиса на няколко важни теми: експоненциалния растеж, от Ойлер и Малтус до китайската политика за едно дете; развитието на стохастични модели - от законите на Мендел и въпроса за изчезване на фамилни имена до теорията за разпространение на епидемии; хаотичните популации, в които детерминизмът и случайността се преплитат.

С неотдавнашния напредък на машинния превод от един език на друг, монополът на един конкретен език в научната литература вече не е оправдан. В резултат, нарастващото езиково многообразие и възможно отчуждение в университети по света, може да бъде преодоляно. С този внимателно преработен превод на български език, ние бихме искали да насърчим да се върви по този нов път.

ISBN : 979-10-343-9462-3

9 791034 394623

15€

Н. Бакаер, Й. М. Стоянов : Математическа популационна динамика: кратка история