Νικολά Μπακαέρ

με τον Αντώνη Θ. Οικονόμου

Σύντομη ιστορία της μαθηματικής δυναμικής των πληθυσμών

Σύντομη ιστορία της μαθηματικής δυναμικής των πληθυσμών

Νικολά Μπακαέρ

με τη βοήθεια του

Αντώνη Θ. Οικονόμου

Νικολά Μπακαέρ (Nicolas Bacaër)
Institut de recherche pour le développement
nicolas.bacaer@ird.fr

Αντώνης Θ. Οικονόμου
Εθνικό και Καποδιστριακό Πανεπιστήμιο Αθηνών
aeconom@math.uoa.gr

Οι αναγνώστες που επιθυμούν να αγοράσουν την έντυπη έκδοση αυτού του βιβλίου μπορούν να στείλουν email στο nicolas.bacaer@ird.fr.

Εικόνες εξωφύλλου : Ο Δίας με αετό. Λακωνικό κύπελλο, περ. 560 π.Χ.

Titre original : Histoires de mathématiques et de populations

Pour l'édition grecque :

ISBN : 979-10-396-0275-4
Dépôt légal : juillet 2022

Εισαγωγή

Η δυναμική των πληθυσμών είναι ο τομέας της επιστήμης που προσπαθεί να εξηγήσει με απλό μηχανιστικό τρόπο τις χρονικές μεταβολές του μεγέθους και της σύνθεσης των βιολογικών πληθυσμών, όπως των ανθρώπων, των ζώων, των φυτών ή των μικροοργανισμών. Σχετίζεται με την πιο περιγραφική περιοχή της πληθυσμιακής στατιστικής, αλλά εξακολουθεί να διαφέρει αρκετά από αυτήν. Ένα κοινό σημείο τους είναι ότι κάνουν εκτεταμένη χρήση της μαθηματικής γλώσσας.

Η δυναμική των πληθυσμών βρίσκεται στην τομή διαφόρων πεδίων: μαθηματικών, κοινωνικών επιστημών (δημογραφίας), βιολογίας (γενετικής των πληθυσμών και οικολογίας) και ιατρικής (επιδημιολογίας). Αυτό έχει ως αποτέλεσμα να μην παρουσιάζεται συχνά ως σύνολο, παρά τις ομοιότητες μεταξύ των προβλημάτων που συναντώνται στις διάφορες εφαρμογές. Μια αξιοσημείωτη εξαίρεση στα γαλλικά είναι το βιβλίο «Μαθηματικές Θεωρίες Πληθυσμών» του Αλέν Χιλιόν[1]. Όμως, το βιβλίο αυτό παρουσιάζει το θέμα από τη σκοπιά του μαθηματικού, διακρίνοντας διάφορους τύπους μοντέλων: μοντέλα διακριτού χρόνου ($t = 0, 1, 2...$) και μοντέλα συνεχούς χρόνου (t πραγματικός αριθμός), ντετερμινιστικά μοντέλα (όπου οι μελλοντικές καταστάσεις είναι ακριβώς γνωστές αν η παρούσα κατάσταση είναι ακριβώς γνωστή) και στοχαστικά μοντέλα (όπου οι πιθανότητες παίζουν ρόλο). Με αυτή τη λογική, το βιβλίο εξετάζει με τη σειρά διακριτά ντετερμινιστικά μοντέλα, συνεχή ντετερμινιστικά μοντέλα, διακριτά στοχαστικά μοντέλα και συνεχή στοχαστικά μοντέλα.

Στο παρόν βιβλίο προσπάθησα να συζητήσω το ίδιο θέμα, αλλά από μια ιστορική οπτική. Η έρευνα εξηγείται στο ιστορικό πλαίσιό της. Περιλαμβάνονται σύντομες βιογραφίες επιστημόνων. Αυτό θα πρέπει να κάνει το βιβλίο ευκολότερο στην ανάγνωση για όσους δεν είναι τόσο εξοικειωμένοι με τα μαθηματικά και μπορεί συνήθως να βοηθήσει στην κατανόηση της προέλευσης των υπό μελέτη προβλημάτων. Όμως, το βιβλίο αυτό δεν αφορά μόνο την ιστορία. Μπορεί, επίσης, να χρησιμεύσει ως εισαγωγή στη μαθηματική μοντελοποίηση. Φάνηκε σημαντικό να συμπεριληφθούν οι λεπτομέρειες των περισσότερων υπολογισμών, ώστε ο αναγνώστης να μπορεί πραγματικά να δει τα όρια των μοντέλων. Τα τεχνικά μέρη τονίζονται με γκρίζα πλαίσια και μπορούν να παραλειφθούν κατά την πρώτη

[1] *Les Théories mathématiques des populations*, Presses Universitaires de France, Παρίσι, 1986.

ανάγνωση. Το τελευταίο κεφάλαιο επικεντρώνεται στα πολυάριθμα σύγχρονα προβλήματα της δυναμικής των πληθυσμών τα οποία μπορεί κανείς να προσπαθήσει να αναλύσει από μαθηματική άποψη. Για όσους θα ήθελαν να μάθουν περισσότερα, οι κατάλογοι παραπομπών στο τέλος κάθε κεφαλαίου περιλαμβάνουν επίσης διαδικτυακούς ιστοτόπους από τους οποίους μπορούν να κατεβάσουν πρωτότυπα άρθρα.

Δεν ήταν δυνατόν σε ένα βιβλίο αυτής της έκτασης να δοθεί μια πλήρης εικόνα όλων των εργασιών που έχουν αναπτυχθεί μέχρι σήμερα ή να γίνει λόγος για όλους τους επιστήμονες που έχουν συμβάλει στο θέμα. Η επιλογή που έγινε περιέχει αναγκαστικά ένα στοιχείο αυθαιρεσίας, ιδίως για τις πιο πρόσφατες δεκαετίες. Ελπίζω, ωστόσο, το δείγμα που επιλέχθηκε να είναι αρκετά αντιπροσωπευτικό και οι άνθρωποι που δραστηριοποιούνται στον τομέα και των οποίων το έργο δεν αναφέρεται να μην στενοχωρηθούν.

Το βιβλίο αυτό απευθύνεται σε:

- Μαθητές λυκείου και πανεπιστημίων που αναρωτιούνται ποιες σχέσεις μπορεί να υπάρχουν μεταξύ των μαθηματικών μαθημάτων που πρέπει να παρακολουθήσουν και του κόσμου γύρω τους, ή μαθητές που προετοιμάζουν κάποια εργασία πάνω σε ένα θέμα που σχετίζεται με τη δυναμική των πληθυσμών.

- Καθηγητές μαθηματικών που προσπαθούν να κάνουν το μάθημά τους πιο ελκυστικό. Η γνώση των τεσσάρων στοιχειωδών πράξεων της αριθμητικής είναι αρκετή για την κατανόηση των περισσότερων κεφαλαίων 1, 2 και 5. Το κεφάλαιο 3 μπορεί να χρησιμεύσει ως εισαγωγή στις εφαρμογές των λογαρίθμων. Το βιβλίο αυτό καλύπτει επίσης: αναδρομικές εξισώσεις στα κεφάλαια 1, 3, 8, 11, 14, 21, 23, 24- διαφορικές εξισώσεις στα κεφάλαια 4, 6, 12, 13, 16- μερικές διαφορικές εξισώσεις στα κεφάλαια 20, 25- μια ολοκληρωτική εξίσωση στο κεφάλαιο 10- και εφαρμογές της θεωρίας πιθανοτήτων στα κεφάλαια 2, 7, 8, 9, 15, 16, 17, 18, 19, 22.

- Άτομα ήδη εξοικειωμένα με τη δημογραφία, την επιδημιολογία, τη γενετική ή την οικολογία και πρόθυμα να συγκρίνουν τον αγαπημένο τους τομέα με άλλους που μπορεί να περιλαμβάνουν παρόμοια μαθηματικά μοντέλα.

- Αναγνώστες που ενδιαφέρονται για την ιστορία της επιστήμης.

Ευχαριστώ τον Αντώνη Θ. Οικονόμου για τη διόρθωση της αυτόματης μετάφρασης του DeepL.

Κεφάλαιο 1

Η ακολουθία Φιμπονάτσι (1202)

> Το 1202, ο Λεονάρντο της Πίζας, αποκαλούμενος επίσης Φιμπονάτσι, δημοσίευσε ένα βιβλίο το οποίο έκανε γνωστό στην Ευρώπη το ινδικό δεκαδικό σύστημα αριθμών που είχε επίσης υιοθετηθεί από τους Άραβες μαθηματικούς. Μεταξύ των πολλών παραδειγμάτων που δίνονται στο βιβλίο, ένα αναφέρεται στην αύξηση ενός πληθυσμού κουνελιών. Πρόκειται για ένα από τα παλαιότερα παραδείγματα μαθηματικού μοντέλου για τη δυναμική ενός πληθυσμού.

Ο Λεονάρντο της Πίζας (Leonardo Pisano), που ονομάστηκε Φιμπονάτσι (Fibonacci) πολύ μετά το θάνατό του, γεννήθηκε γύρω στο 1170 στη Δημοκρατία της Πίζας, όταν αυτή βρισκόταν στο απόγειο της εμπορικής και στρατιωτικής της δύναμης στον κόσμο της Μεσογείου. Γύρω στο 1192, ο πατέρας του Φιμπονάτσι στάλθηκε από τη Δημοκρατία στο λιμάνι της Μπετζάγια (Bejaia), που σήμερα βρίσκεται στην Αλγερία, για να ηγηθεί ενός εμπορικού σταθμού. Ο γιος του τον ακολούθησε λίγο αργότερα για να προετοιμαστεί για να γίνει έμπορος. Ο Λεονάρντο άρχισε να μαθαίνει το δεκαδικό σύστημα αριθμών που είχαν φέρει οι Άραβες από την Ινδία και το οποίο χρησιμοποιείται ακόμη και σήμερα με την ίδια σχεδόν μορφή: 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 και 9. Καθώς ταξίδευε για επαγγελματικούς λόγους γύρω από τη Μεσόγειο Θάλασσα, συνέκρινε τα διάφορα συστήματα αριθμών και μελέτησε τα αραβικά μαθηματικά. Επιστρέφοντας στην Πίζα, ολοκλήρωσε το 1202 τη συγγραφή ενός βιβλίου στα λατινικά με τίτλο «Βιβλίο των υπολογισμών» (*Liber abaci*), στο οποίο εξηγούσε το νέο σύστημα αριθμών και έδειχνε πώς μπορεί να χρησιμοποιηθεί για τη λογιστική, τις μετατροπές βάρους και νομισμάτων, τα επιτόκια και πολλές άλλες εφαρμογές. Συγκέντρωσε επίσης τα περισσότερα από τα αποτελέσματα της άλγεβρας και της αριθμητικής που ήταν γνωστά στους Άραβες.

Ο Φιμπονάτσι εξέτασε στο βιβλίο του αυτό που σήμερα θα αποκαλούσαμε ένα πρόβλημα στη δυναμική των πληθυσμών. Αλλά το πρόβλημα εμφανίστηκε απλώς ως μια υπολογιστική άσκηση μεταξύ άλλων άσχετων θεμάτων: Η προηγούμενη ενότητα του βιβλίου αφορά τους τέλειους αριθμούς που είναι το άθροισμα των γνήσιων παραγόντων τους, όπως π.χ. ο $28 = 14+7+4+2+1$, και η επόμενη ενότητα είναι ένα πρόβλημα σχετικά με το μοίρασμα των χρημάτων μεταξύ τεσσάρων ανθρώπων που ισοδυναμεί με ένα γραμμικό σύστημα τεσσάρων εξισώσεων. Ακολουθεί η μετάφραση από τα λατινικά του προβλήματος του πληθυσμού:

> «Ένας άνθρωπος είχε ένα ζευγάρι κουνέλια μαζί σε ένα συγκεκριμένο κλειστό μέρος. Κάποιος επιθυμεί να μάθει πόσα ζευγάρια κουνελιών γεννιούνται σε ένα χρόνο, αν κάθε ζευγάρι γεννάει ένα άλλο ζευγάρι κάθε μήνα, ξεκινώντας από τον δεύτερο μήνα της ζωής του.»

Εάν υπάρχει ένα ζευγάρι νεογέννητων κουνελιών στην αρχή του πρώτου μήνα, αυτό το ζευγάρι δεν θα είναι ακόμα γόνιμο μετά από ένα μήνα και θα υπάρχει ακόμα μόνο ένα ζευγάρι κουνελιών στην αρχή του δεύτερου μήνα. Αυτό το ζευγάρι κουνελιών θα γεννήσει ένα άλλο ζευγάρι στις αρχές του τρίτου μήνα, οπότε θα υπάρχουν συνολικά δύο ζευγάρια. Το αρχικό ζευγάρι κουνελιών θα γεννήσει και πάλι ένα άλλο ζευγάρι στις αρχές του τέταρτου μήνα. Αλλά το δεύτερο ζευγάρι κουνελιών δεν θα είναι ακόμη γόνιμο. Θα υπάρχουν μόνο τρία ζευγάρια κουνελιών.

Χρησιμοποιώντας σύγχρονους συμβολισμούς, έστω P_n ο αριθμός των ζευγαριών κουνελιών στην αρχή του μήνα n. Ο αριθμός των ζευγαριών κουνελιών P_{n+1} τον μήνα $n+1$ είναι το άθροισμα του αριθμού P_n των ζευγαριών τον μήνα n και του αριθμού των νεογέννητων ζευγαριών τον μήνα $n+1$. Αλλά μόνο τα ζευγάρια κουνελιών που είναι τουλάχιστον δύο μηνών γεννούν νέα ζευγάρια κουνελιών το μήνα $n+1$. Αυτά είναι τα ζευγάρια που υπήρχαν ήδη τον μήνα $n-1$ και ο αριθμός τους είναι P_{n-1}. Έτσι

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

Πρόκειται για μια επαναληπτική σχέση: δίνει το μέγεθος του πληθυσμού του μήνα $n+1$ σε συνάρτηση με τον πληθυσμό των προηγούμενων μηνών. Ως εκ τούτου, ο Φιμπονάτσι θα μπορούσε εύκολα να κατασκευάσει τον ακόλουθο πίνακα, όπου $1+1=2$, $1+2=3$, $2+3=5$, $3+5=8$, κ.λπ.

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

Στην πραγματικότητα, ο Φιμπονάτσι θεώρησε ως αρχική συνθήκη την κατάσταση του μήνα $n = 2$. Δεδομένου ότι $P_{14} = 144 + 233 = 377$, έλαβε τελικά 377 ζευγάρια κουνελιών δώδεκα μήνες μετά το αρχικό σημείο του.

Παρατήρησε ότι αυτή η ακολουθία αριθμών θα μπορούσε να συνεχιστεί επ΄ άπειρον.

Μετά το 1202 ο Φιμπονάτσι έγραψε πολλά άλλα βιβλία, όπως το «Πρακτική Γεωμετρία» (*Practica geometriæ*) το 1220 και το «Βιβλίο των τετραγώνων» (*Liber quadratorum*) το 1225. Η φήμη του οδήγησε σε συνάντηση με τον αυτοκράτορα Φρειδερίκο Β΄, ο οποίος εκτιμούσε την επιστήμη. Το 1240 η Δημοκρατία της Πίζας απένειμε στον Φιμπονάτσι ετήσια σύνταξη. Το έτος του θανάτου του είναι άγνωστο.

Κατά τη διάρκεια των επόμενων αιώνων, το πρόβλημα των κουνελιών του Φιμπονάτσι ξεχάστηκε και δεν επηρέασε την ανάπτυξη μαθηματικών μοντέλων για τη δυναμική των πληθυσμών. Αρκετοί επιστήμονες συνάντησαν την ίδια ακολουθία αριθμών στις μελέτες τους, αλλά δεν αναφέρθηκαν στον Φιμπονάτσι ή σε κάποιον πληθυσμό. Αρκετά από τα βιβλία του Κέπλερ περιέχουν την παρατήρηση ότι ο λόγος P_{n+1}/P_n συγκλίνει, όταν το n τείνει στο άπειρο, στη χρυσή τομή $\phi = (1+\sqrt{5})/2$. Αυτή είναι μια ειδική περίπτωση μιας ιδιότητας που είναι κοινή στα περισσότερα πληθυσμιακά μοντέλα: η τάση γεωμετρικής αύξησης (βλέπε Κεφάλαια 3 και 21). Το 1728 ο Ντάνιελ Μπερνούλι συνήγαγε τον ακριβή τύπο

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

κατά τη μελέτη γενικών αναδρομικών ακολουθιών. Τα άπαντα του Φιμπονάτσι δημοσιεύτηκαν τον δέκατο ένατο αιώνα. Από τότε, η ακολουθία (P_n) βρίσκεται σε βιβλία ψυχαγωγικών μαθηματικών με το όνομα ακολουθία Φιμπονάτσι.

Είναι σαφές ότι, προκειμένου να μοντελοποιηθεί ένας πληθυσμός κουνελιών, οι υποθέσεις που οδηγούν στην ακολουθία Φιμπονάτσι απέχουν πολύ από το να είναι ρεαλιστικές: καμία θνησιμότητα, κανένας διαχωρισμός των φύλων κ.λπ. Το ενδιαφέρον μας για την ακολουθία αυτή τις τελευταίες δεκαετίες στη βιολογία προήλθε από το γεγονός ότι αρκετά φυτά περιέχουν δομές που περιλαμβάνουν ορισμένους από τους αριθμούς P_n, για παράδειγμα, το 8 και το 13 στους κώνους των πεύκων ή το 34 και το 55 στους ηλίανθους. Ένα επιστημονικό περιοδικό, το *The Fibonacci Quarterly*, είναι μάλιστα εξ ολοκλήρου αφιερωμένο στις ιδιότητες και τις εφαρμογές της ακολουθίας Φιμπονάτσι!

Περαιτέρω ανάγνωση

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)

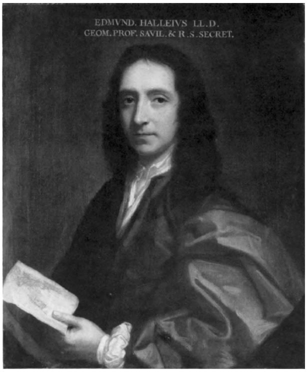
Κεφάλαιο 2

Ο πίνακας θνησιμότητας του Χάλεϊ (1693)

Το 1693 ο διάσημος Άγγλος αστρονόμος Έντμοντ Χάλεϊ μελέτησε τα αρχεία γεννήσεων - θανάτων της πόλης Μπρέσλαου, τα οποία είχαν διαβιβαστεί στη Βασιλική Εταιρεία από τον Κάσπαρ Νόιμαν. Δημιούργησε έναν πίνακα θνησιμότητας που έδειχνε τον αριθμό των ατόμων που επιβίωναν σε οποιαδήποτε ηλικία από μια κοόρτη που γεννήθηκε το ίδιο έτος. Χρησιμοποίησε επίσης τον πίνακά του για να υπολογίσει την τιμή της προσόδου ζωής. Αυτό το κεφάλαιο συνοψίζει αυτό το έργο και το εντάσσει στο πλαίσιο της ζωής του Χάλεϊ και των πρώιμων εξελίξεων της «πολιτικής αριθμητικής» και της θεωρίας των πιθανοτήτων, οι οποίες ενδιέφεραν ανθρώπους όπως οι Γκροντ, Πέτι, Ντε Βιτ, Χαντ, Χάιγκενς, Λάιμπνιτς και Ντε Μουάβρ.

Ο Έντμοντ Χάλεϊ (Halley) γεννήθηκε κοντά στο Λονδίνο το 1656. Ο πατέρας του ήταν πλούσιος σαπωνοποιός. Ο Έντμοντ άρχισε να ενδιαφέρεται για την αστρονομία σε νεαρή ηλικία. Ξεκίνησε τις σπουδές του στο Κουίνς Κόλιτζ (Queen's College) του Πανεπιστημίου της Οξφόρδης. Όταν το 1675 εγκαινιάστηκε το Αστεροσκοπείο του Γκρίνουιτς, ο Χάλεϊ μπορούσε ήδη να επισκεφθεί τον Φλάμστηντ, τον Βασιλικό Αστρονόμο. Διέκοψε τις σπουδές του από το 1676 έως το 1678 για να μεταβεί στο νησί της Αγίας Ελένης και να καταρτίσει έναν κατάλογο των άστρων που είναι ορατά από το νότιο ημισφαίριο. Κατά την επιστροφή του στην Αγγλία έγινε μέλος της Βασιλικής Εταιρείας. Δημοσίευσε επίσης τις παρατηρήσεις που είχε κάνει για την κυκλοφορία των ανέμων κατά τη διάρκεια του ταξιδιού του στην Αγία Ελένη. Το 1684 επισκέφθηκε τον Νεύτωνα στο Κέιμπριτζ για να συζητήσει τη σχέση μεταξύ των νόμων του Κέπλερ για την κίνηση των πλανητών και της ελκτικής δύναμης που ασκεί ο Ήλιος. Ενθάρρυνε τον Νεύτωνα να γράψει το περίφημο βιβλίο του «Μαθηματικές Αρχές της Φυσικής Φιλοσοφίας» (*Philosophiæ naturalis principia mathematica*), το οποίο τελικά εξέδωσε με δικά του έξοδα. Τότε εργαζόταν ως υπάλληλος της Βασιλικής Εταιρείας. Το 1689 σχεδίασε μια καμπάνα για υποβρύχια κατάδυση, την οποία δοκίμασε ο ίδιος.

Την ίδια περίπου εποχή, ο Κάσπαρ Νόιμαν, ένας θεολόγος που ζούσε στο Μπρέσλαου (Breslau), συνέλεγε στοιχεία για τον αριθμό των γεν-



Σχήμα 2.1:
Χάλεϊ (1656–1742)

νήσεων και των θανάτων στην πόλη του. Το Μπρέσλαου ανήκε στην αυτοκρατορία των Αψβούργων (σήμερα βρίσκεται στην Πολωνία και ονομάζεται Βρότσουαφ). Τα δεδομένα περιλάμβαναν και την ηλικία στην οποία οι άνθρωποι είχαν πεθάνει. Έτσι, μπορούσαν να χρησιμοποιηθούν για την κατασκευή ενός πίνακα θνησιμότητας που έδειχνε την πιθανότητα επιβίωσης μέχρι μια δεδομένη ηλικία.

Ο πρώτος πίνακας θνησιμότητας είχε δημοσιευθεί στο Λονδίνο το 1662 σε ένα βιβλίο με τίτλο «Φυσικές και πολιτικές παρατηρήσεις σχετικά με τους λογαριασμούς θνησιμότητας». Το βιβλίο αυτό θεωρείται συνήθως ως το ιδρυτικό κείμενο τόσο της στατιστικής όσο και της δημογραφίας και έχει μια παράξενη ιδιαιτερότητα: οι άνθρωποι αναρωτιούνται ακόμη και σήμερα αν γράφτηκε από τον Τζον Γκροντ, έναν λονδρέζο έμπορο και συγγραφέα που αναφέρεται στο εξώφυλλο του βιβλίου, ή από τον φίλο του Γουίλιαμ Πέτι, έναν από τους ιδρυτές της Βασιλικής Εταιρείας.

Σε κάθε περίπτωση, ο πίνακας θνησιμότητας που περιέχεται στο βιβλίο προσπάθησε να αξιοποιήσει τα δελτία που ανέφεραν τακτικά τις ταφές και τις βαπτίσεις στο Λονδίνο από τις αρχές του 17ου αιώνα. Τα δελτία αυτά χρησιμοποιούνταν κυρίως για την ενημέρωση του κόσμου σχετικά με τις επαναλαμβανόμενες επιδημίες πανώλης. Αυτός είναι ο λόγος για τον οποίο ανέφεραν την αιτία θανάτου και όχι την ηλικία στην οποία πέθαιναν οι άνθρωποι. Για να αποκτήσουν έναν πίνακα θνησιμότητας που να δίνει την πιθανότητα επιβίωσης σε συνάρτηση με την ηλικία, ο Γκροντ ή ο Πέτι έπρεπε να μαντέψει πώς οι διάφορες αιτίες θανάτου σχετίζονταν με τις ηλικιακές ομάδες. Έτσι, ο πίνακας θνησιμότητάς τους θα μπορούσε να υπόκειται σε μεγάλα σφάλματα. Το βιβλίο ήταν ωστόσο πολύ επιτυχημένο, με πέντε εκδόσεις μεταξύ 1662 και 1676. Αρκετές πόλεις στην Ευρώπη είχαν αρχίσει να εκδίδουν δελτία παρόμοια με εκείνο του Λονδίνου.

Έτσι, σχεδόν τριάντα χρόνια μετά από αυτόν τον πρώτο πίνακα θνησιμότητας, ο Νόιμαν έστειλε, μετά από πρόταση του Λάιμπνιτς, στον Ερρίκο Τζάστελ, γραμματέα της Βασιλικής Εταιρείας, τα δημογραφικά του στοιχεία από την πόλη Μπρέσλαου για τα έτη 1687-1691. Ο Τζάστελ πέθανε λίγο αργότερα και ο Χάλεϊ πήρε στα χέρια του τα δεδομένα, τα ανέλυσε και το 1693 δημοσίευσε τα συμπεράσματά του στο περιοδικό *Philosophical Transactions of the Royal Society*. Το άρθρο του ονομάζεται «Μια εκτίμηση των βαθμών της θνησιμότητας της ανθρωπότητας, βασισμένη σε περίεργους πίνακες γεννήσεων και κηδειών στην πόλη Μπρέσλαου, σε μια προσπάθεια να υπολογιστεί η τιμή των ισόβιων προσόδων».

Για την υπό μελέτη πενταετία, ο Χάλεϊ παρατήρησε ότι ο αριθμός των γεννήσεων στο Μπρέσλαου ήταν περίπου ίσος με τον αριθμό των θανάτων, έτσι ώστε ο συνολικός πληθυσμός να είναι σχεδόν σταθερός. Για να απλοποιήσει την ανάλυση, υπέθεσε ότι ο πληθυσμός βρισκόταν ακριβώς σε στάσιμη κατάσταση: ο ετήσιος αριθμός γεννήσεων (τον ονομάζουμε P_0), ο συνολικός πληθυσμός, ο πληθυσμός ηλικίας k (P_k) και ο ετήσιος αριθμός θανάτων στην ηλικία k (D_k) είναι όλα σταθερά με την πάροδο του χρόνου. Αυτό υπογραμμίζει μια πρόσθετη ενδιαφέρουσα ιδιότητα των δεδομένων από το Μπρέσλαου, διότι μια τέτοια απλούστευση δεν θα ήταν δυνατή για μια ταχέως αναπτυσσόμενη πόλη όπως το Λονδίνο, όπου τα στατιστικά στοιχεία ήταν επίσης μεροληπτικά λόγω της ροής του πληθυσμού που προερχόταν από την ύπαιθρο.

Πίνακας 2.1: Πίνακας θνησιμότητας του Χάλεϊ με τον πληθυσμό P_k ηλικίας 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

Τα δεδομένα από το Μπρέσλαου είχαν μέσο όρο 1.238 γεννήσεων ανά έτος: αυτή είναι η τιμή που πήρε ο Χάλεϊ για το P_0. Κατ᾽ αρχήν θα μπορούσε επίσης να υπολογίσει από τα δεδομένα τον ετήσιο μέσο όρο D_k του αριθμού των θανάτων μεταξύ των ατόμων ηλικίας k για όλα τα $k \geqslant 0$. Χρησιμοποιώντας τον τύπο

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

θα μπορούσε να κατασκευάσει τον πίνακα 2.1 που δίνει τις ποσότητες P_k. Αντίστροφα, μπορεί κανείς να βρει τις τιμές D_k που χρησιμοποίησε από τον τύπο $D_k = P_k - P_{k+1}$: $D_0 = 238$, $D_1 = 145$, $D_2 = 57$, $D_3 = 38$ κ.ο.κ. Στην πραγματικότητα, ο Χάλεϊ τροποποίησε λίγο τα αποτελέσματά του, είτε για να πάρει στρογγυλούς αριθμούς (αυτή είναι η περίπτωση του D_1, η οποία έχει αλλάξει ελαφρώς ώστε $P_1 = 1.000$) είτε για να εξομαλύνει ορισμένες ανωμαλίες που οφείλονται στον μικρό αριθμό θανάτων σε μεγάλες ηλικίες σε μια πενταετή μελέτη. Λαμβάνοντας το άθροισμα όλων των αριθμών P_k του πίνακα, ο Χάλεϊ[1] έλαβε μια εκτίμηση του συνολικού πληθυσμού του Μπρέσλαου κοντά στις 34.000.

Συνοπτικά, η μέθοδος αυτή είχε το μεγάλο πλεονέκτημα ότι δεν απαιτούσε γενική απογραφή, αλλά μόνο γνώση του αριθμού των γεννήσεων και των θανάτων και της ηλικίας στην οποία πέθαιναν οι άνθρωποι κατά τη διάρκεια μερικών ετών.

Ο πίνακας θνησιμότητας του Χάλεϊ χρησίμευσε ως σημείο αναφοράς για διάφορα έργα τον δέκατο όγδοο αιώνα (βλ. κεφάλαιο 4). Πράγματι, αν και οι τιμές του P_k ήταν συγκεκριμένες για την πόλη Μπρέσλαου, θα μπορούσε κανείς να θεωρήσει ότι ο λόγος P_{k+1}/P_k ήταν η πιθανότητα να επιβιώσει κανείς μέχρι την ηλικία $k+1$ γνωρίζοντας ότι είχε ήδη φτάσει στην ηλικία k. Αυτή η πιθανότητα θα μπορούσε εύλογα να χρησιμοποιηθεί για τους πληθυσμούς άλλων ευρωπαϊκών πόλεων της εποχής. Για παράδειγμα, θα μπορούσε κανείς να περιμένει ότι ένα παιδί ενός έτους θα είχε 661 πιθανότητες στις 1.000 να φτάσει την ηλικία των 10 ετών ή 598 πιθανότητες στις 1.000 να φτάσει την ηλικία των 20 ετών.

Ο Χάλεϊ χρησιμοποίησε επίσης τον πίνακα θνησιμότητας για να υπολογίσει την τιμή των προσόδων ζωής. Κατά τον δέκατο έκτο και δέκατο έβδομο αιώνα, αρκετές πόλεις και πολιτείες είχαν πουλήσει τέτοιες προσόδους στους πολίτες τους για να συγκεντρώσουν χρήματα. Οι αγοραστές λάμβαναν κάθε χρόνο μέχρι τον θάνατό τους ένα σταθερό χρηματικό ποσό, το οποίο ήταν ίσο με ένα ορισμένο ποσοστό του ποσού που είχε

[1] Για τα άτομα ηλικίας άνω των 84 ετών, ο Χάλεϊ μόλις ανέφερε ότι ο αριθμός τους ήταν 107.

αρχικά καταβληθεί, συχνά διπλάσιο από το επιτόκιο της εποχής, αλλά ανεξάρτητο από την ηλικία του αγοραστή. Φυσικά, το ίδρυμα κινδύνευε να χρεοκοπήσει αν πάρα πολλοί άνθρωποι με πολύ μεγάλο προσδόκιμο ζωής αγόραζαν αυτές τις προσόδους. Το πρόβλημα δεν μπορούσε να αντιμετωπιστεί σωστά χωρίς έναν αξιόπιστο πίνακα θνησιμότητας.

Το 1671 ο Γιόχαν Ντε Βιτ, πρωθυπουργός της Ολλανδίας, και ο Γιόχανς Χαντ, ένας από τους δημάρχους της πόλης του Άμστερνταμ, είχαν ήδη σκεφτεί το πρόβλημα του υπολογισμού της τιμής των ισόβιων προσόδων. Φοβούμενοι μια εισβολή γαλλικών στρατευμάτων, ήθελαν να συγκεντρώσουν χρήματα για την ενίσχυση του στρατού. Είχαν δεδομένα σχετικά με ανθρώπους που είχαν αγοράσει προσόδους ζωής αρκετές δεκαετίες νωρίτερα, ιδίως την ηλικία στην οποία είχαν αγοραστεί οι πρόσοδοι και την ηλικία στην οποία είχαν πεθάνει οι άνθρωποι. Είχαν καταφέρει να υπολογίσουν την τιμή των προσόδων λίγο πολύ σωστά, αλλά η μέθοδός τους ξεχάστηκε αργότερα. Η Ολλανδία δέχθηκε εισβολή τον επόμενο χρόνο και ο Ντε Βιτ λιντσαρίστηκε από το πλήθος.

Ο Χάλεϊ εξέτασε εκ νέου το πρόβλημα το 1693 με τον πίνακα θνησιμότητας από το Μπρέσλαου και υποθέτοντας επιτόκιο 6 %. Η μέθοδος υπολογισμού είναι απλή. Έστω i το επιτόκιο. Έστω R_k η τιμή στην οποία ένα άτομο ηλικίας k μπορεί να αγοράσει μια ισόβια πρόσοδο, ας πούμε, μιας λίρας ετησίως. Το άτομο αυτό έχει πιθανότητα P_{k+n}/P_k να είναι ακόμα ζωντανό στην ηλικία $k+n$. Η λίρα που υπόσχεται να του καταβάλει το κράτος αν φτάσει σε αυτή την ηλικία μπορεί να αποκτηθεί τοποθετώντας $1/(1+i)^n$ λίρες του αρχικού ποσού με επιτόκιο i. Έτσι, αν κάποιος κάνει την απλουστευτική υπόθεση ότι το αρχικό ποσό χρησιμοποιείται μόνο για την πληρωμή της ισόβιας προσόδου, τότε η τιμή θα πρέπει να είναι

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

Ο Χάλεϊ έλαβε με αυτόν τον τρόπο τον Πίνακα 2.2, ο οποίος δείχνει τον παράγοντα R_k με τον οποίο πρέπει να πολλαπλασιαστεί η επιθυμητή πρόσοδος για να προκύψει το απαραίτητο αρχικό κεφάλαιο. Ένας άνδρας ηλικίας 20 ετών θα έπαιρνε επομένως κάθε χρόνο $1/12{,}78 \approx 7{,}8\,\%$ του αρχικού ποσού. Αλλά ένας άνδρας ηλικίας 50 ετών θα έπαιρνε $1/9{,}21 \approx 10{,}9\,\%$, επειδή θα είχε λιγότερα χρόνια ζωής. Σημειώστε ότι το διπλάσιο επιτόκιο θα αντιστοιχούσε σε μια πρόσοδο ίση με 12 % του αρχικού ποσού, ή ισοδύναμα σε μια τιμή ίση με 8,33 φορές την πρόσοδο.

Οι υπολογισμοί είναι φυσικά αρκετά κουραστικοί. Ο Χάλεϊ θα μπορούσε ωστόσο να χρησιμοποιήσει πίνακες λογαρίθμων για να λάβει τον

Πίνακας 2.2: Πολλαπλασιαστικός συντελεστής που δίνει την τιμή των προσόδων ζωής.

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

γενικό όρο $P_{k+n}/(1+i)^n$ πιο γρήγορα. Δεδομένου ότι δεν παρουσίασε τιμές για το P_k πάνω από 84 έτη, δεν είναι δυνατόν να ελέγξουμε τους υπολογισμούς του με ακρίβεια. Τέλος, το έργο του Χάλεϊ δεν είχε άμεσο αντίκτυπο: Για αρκετές δεκαετίες, οι ισόβιες πρόσοδοι στην Αγγλία και αλλού συνέχισαν να πωλούνται σε τιμή ανεξάρτητη από την ηλικία του αγοραστή και σε τιμή πολύ χαμηλότερη από αυτήν που θα μπορούσαν να αξίζουν, για παράδειγμα 7 φορές την πρόσοδο.

Τα ερωτήματα που προέκυπταν από τους πίνακες θνησιμότητας ενδιέφεραν πολλούς επιστήμονες κατά την εποχή του Χάλεϊ. Ο Ολλανδός Κρίστιαν Χάιγκενς, συγγραφέας το 1657 του πρώτου μικρού βιβλίου αφιερωμένου στη θεωρία των πιθανοτήτων, συζήτησε το 1669 στην αλληλογραφία του με τον αδελφό του τον πίνακα θνησιμότητας του Γκροντ και τον υπολογισμό του προσδόκιμου ζωής.[2]

Λίγα χρόνια πριν φέρει τον Νόιμαν σε επαφή με τη Βασιλική Εταιρεία, ο Λάιμπνιτς έγραψε επίσης για τον υπολογισμό του προσδόκιμου ζωής σε ένα δοκίμιο που παρέμεινε αδημοσίευτο. Το 1709 ήταν η σειρά του Νικόλαους Ι. Μπερνούλι. Το 1725, ο Αβραάμ Ντε Μουάβρ δημοσίευσε μια ολόκληρη «Πραγματεία για τις προσόδους». Παρατήρησε ειδικότερα ότι η τιμή R_k μπορούσε εύκολα να υπολογιστεί για μεγάλες ηλικίες, αφού ο τύπος (2.2) περιείχε μόνο λίγους όρους. Στη συνέχεια, θα μπορούσε κανείς να χρησιμοποιήσει τον αναδρομικό τύπο

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

ο οποίος αποδεικνύεται εύκολα ξεκινώντας από την (2.2). Χρησιμοποιώντας την τιμή που δίνει ο Χάλεϊ για την τιμή στην ηλικία των 70 ετών, μπορεί κανείς να ελέγξει τις άλλες τιμές του πίνακα 2.2.[3]

Μετά από αυτό το διάλειμμα με επίκεντρο τη δημογραφία, ο Χάλεϊ επέστρεψε στα κύρια ερευνητικά του θέματα. Μεταξύ του 1698 και του

[2] Το προσδόκιμο ζωής στην ηλικία k δίνεται από τον τύπο (2.2) με $i=0$.

[3] Φαίνεται ότι υπάρχουν μερικά λάθη στον πίνακα, ιδίως για τις ηλικίες 5 και 15 ετών.

1700 περιέπλευσε τον Ατλαντικό Ωκεανό για να σχεδιάσει έναν χάρτη του μαγνητικού πεδίου της Γης. Το 1704 έγινε καθηγητής στο Πανεπιστήμιο της Οξφόρδης. Τον επόμενο χρόνο δημοσίευσε ένα βιβλίο για τους κομήτες και προέβλεψε ότι ο κομήτης του 1682, τον οποίο είχε παρατηρήσει ο Κέπλερ το 1607, θα επανερχόταν το 1758: έγινε γνωστός ως «κομήτης του Χάλεϊ». Δημοσίευσε επίσης μια μετάφραση του βιβλίου του Απολλώνιου της Πέργης για τις κωνικές. Το 1720 αντικατέστησε τον Φλάμστηντ ως Βασιλικός Αστρονόμος. Προσπάθησε να λύσει το πρόβλημα του ακριβούς προσδιορισμού του γεωγραφικού μήκους στη θάλασσα από την παρατήρηση της Σελήνης, ένα πρόβλημα μεγάλης πρακτικής σημασίας για τη ναυσιπλοΐα. Πέθανε στο Γκρίνουιτς το 1742 σε ηλικία 86 ετών.

Περαιτέρω ανάγνωση

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

Κεφάλαιο 3

Ο Όιλερ και η γεωμετρική αύξηση των πληθυσμών (1748–1761)

Ο Όιλερ έγραψε αρκετές φορές για τη δυναμική των πληθυσμών. Στην πραγματεία του 1748, «Εισαγωγή στην ανάλυση του απείρου», το κεφάλαιο που ασχολείται με την εκθετική συνάρτηση περιείχε τέσσερα παραδείγματα σχετικά με την εκθετική αύξηση ενός πληθυσμού. Το 1760 δημοσίευσε ένα άρθρο που συνδύαζε αυτή την εκθετική αύξηση με μια ηλικιακή δομή για τον πληθυσμό. Το έργο αυτό αποτελεί πρόδρομο της θεωρίας των «σταθερών» πληθυσμών, η οποία αναπτύχθηκε τον εικοστό αιώνα και παίζει σημαντικό ρόλο στη δημογραφία. Το 1761 ο Όιλερ βοήθησε επίσης τον Σίσμιλχ με τη δεύτερη έκδοση της πραγματείας του για τη δημογραφία. Επεξεργάστηκε ένα ενδιαφέρον μοντέλο, το οποίο αποτελεί ένα είδος παραλλαγής της ακολουθίας του Φιμπονάτσι, αλλά δεν δημοσίευσε τη λεπτομερή ανάλυσή του.

Ο Λέοναρντ Όιλερ (Euler) γεννήθηκε το 1707 στη Βασιλεία της Ελβετίας. Ο πατέρας του ήταν προτεστάντης ιερέας. Το 1720 ο Όιλερ άρχισε να σπουδάζει στο πανεπιστήμιο. Έλαβε επίσης ιδιαίτερα μαθήματα μαθηματικών από τον Γιόχαν Μπερνούλι, έναν από τους πιο διάσημους μαθηματικούς της γενιάς μετά τον Λάιμπνιτς και τον Νεύτωνα. Έγινε φίλος με δύο από τους γιους του Γιόχαν Μπερνούλι, τον Νικόλαο ΙΙ και τον Ντάνιελ. Το 1727 ο Όιλερ εντάχθηκε στο πλευρό του Ντάνιελ στη νεοσύστατη Ακαδημία Επιστημών της Αγίας Πετρούπολης. Εκτός από τα μαθηματικά, ενδιαφερόταν επίσης για τη φυσική και για πολλά άλλα επιστημονικά και τεχνικά θέματα. Το 1741 ο βασιλιάς Φρειδερίκος Β΄ της Πρωσίας τον κάλεσε να γίνει διευθυντής του μαθηματικού τμήματος της Ακαδημίας Επιστημών στο Βερολίνο. Ο Όιλερ δημοσίευσε σημαντικό αριθμό άρθρων και βιβλίων για όλες τις πτυχές της μηχανικής (αστρονομία, ελαστικότητα, ρευστά, στερεά) και των μαθηματικών (θεωρία αριθμών, άλγεβρα, άπειρες σειρές, στοιχειώδεις συναρτήσεις, μιγαδικοί αριθμοί, διαφορικός και ολοκληρωτικός λογισμός, διαφορικές και μερικές διαφορικές εξισώσεις, βελτιστοποίηση, γεωμετρία) αλλά και για τη δημογραφία. Ήταν ο πιο παραγωγικός μαθηματικός της εποχής του.

Σχήμα 3.1:
Όιλερ (1707–1783)

Το 1748, ο Όιλερ δημοσίευσε μια πραγματεία στα λατινικά με τίτλο «Εισαγωγή στην ανάλυση του απείρου». Στο κεφάλαιο για τις εκθετικές συναρτήσεις και τους λογαρίθμους εξέτασε έξι παραδείγματα: ένα για τη μαθηματική θεωρία των μουσικών κλιμάκων, ένα άλλο για την αποπληρωμή ενός δανείου με τόκο και τέσσερα για τη δυναμική των πληθυσμών. Στο τελευταίο ο Όιλερ υπέθεσε ότι ο πληθυσμός P_n το έτος n ικανοποιεί τη σχέση

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

για όλους τους ακέραιους n. Ο ρυθμός ανάπτυξης x είναι ένας θετικός πραγματικός αριθμός. Ξεκινώντας από μια αρχική κατάσταση P_0, ο πληθυσμός το έτος n δίνεται από τη σχέση

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

Αυτό ονομάζεται γεωμετρική ή εκθετική αύξηση. Το πρώτο παράδειγμα ρωτά:

> «Αν ο πληθυσμός σε μια συγκεκριμένη περιοχή αυξάνεται ετησίως κατά ένα τριακοστό και κάποτε υπήρχαν 100.000 κάτοικοι, θα θέλαμε να μάθουμε τον πληθυσμό μετά από 100 χρόνια.»

Η απάντηση είναι

$$P_{100} = (1+1/30)^{100} \times 100.000 \approx 2.654.874.$$

Ο Όιλερ εμπνεύστηκε το παράδειγμα αυτό από την απογραφή του Βερολίνου που πραγματοποιήθηκε το 1747 και η οποία έδωσε μια εκτίμηση

107.224 για τον πληθυσμό. Ο υπολογισμός του δείχνει ότι ένας πληθυσμός μπορεί να δεκαπλασιαστεί μέσα σε έναν αιώνα. Αυτό ακριβώς είχε παρατηρηθεί εκείνη την εποχή για την πόλη του Λονδίνου.

Θα πρέπει να σημειωθεί ότι ο υπολογισμός του $(1+1/30)^{100}$ είναι πολύ εύκολος με ένα σύγχρονο κομπιουτεράκι τσέπης. Αλλά στην εποχή του Όιλερ, έπρεπε να χρησιμοποιήσει κανείς λογαρίθμους για να αποφύγει τους πολυάριθμους πολλαπλασιασμούς με το χέρι και να πάρει γρήγορα το αποτέλεσμα. Υπολογίζει κανείς πρώτα τον δεκαδικό λογάριθμο (δηλαδή με βάση 10) του P_{100}. Η θεμελιώδης ιδιότητα του λογαρίθμου $\log_{10}(ab) = \log_{10} a + \log_{10} b$ δείχνει ότι

$$\begin{aligned}\log_{10} P_{100} &= 100 \log_{10}(31/30) + \log_{10}(100.000)\\ &= 100\,(\log_{10} 31 - \log_{10} 30) + 5\,.\end{aligned}$$

Οι λογάριθμοι εισήχθησαν το 1614 από τον Σκωτσέζο Τζον Νάπιερ. Ο φίλος του, Χένρι Μπριγκς, είχε δημοσιεύσει τον πρώτο πίνακα δεκαδικών λογαρίθμων το 1617. Το 1628 ο Ολλανδός Αντριάν Φλακ ολοκλήρωσε το έργο του Μπριγκς, δημοσιεύοντας έναν πίνακα που περιείχε δεκαδικούς λογαρίθμους ακεραίων αριθμών από το 1 έως το 100.000 με ακρίβεια δέκα ψηφίων. Αυτό είναι το είδος του πίνακα που χρησιμοποίησε ο Όιλερ για να βρει τους $\log_{10} 30 \approx 1{,}477121255$, $\log_{10} 31 \approx 1{,}491361694$, και τέλος $\log_{10} P_{100} \approx 6{,}4240439$. Μένει να βρούμε τον αριθμό P_{100} του οποίου ο λογάριθμος είναι γνωστός. Δεδομένου ότι οι δεκαδικοί λογάριθμοι των ακεραίων αριθμών από το 1 έως το 100.000 κυμαίνονται από 0 έως 5, αναζητείται αντ᾽ αυτού ο λογάριθμος του $P_{100}/100$, ο οποίος είναι 4,4240439. Μπορεί κανείς να ελέγξει στον πίνακα των λογαρίθμων ότι $\log_{10} 26.548 \approx 4{,}424031809$ και $\log_{10} 26.549 \approx 4{,}424048168$. Αντικαθιστώντας τη λογαριθμική συνάρτηση με μια ευθεία γραμμή μεταξύ 26.548 και 26.549, ο Όιλερ έλαβε ότι

$$\frac{P_{100}}{100} \approx 26.548 + \frac{4{,}4240439 - 4{,}424031809}{4{,}424048168 - 4{,}424031809} \approx 26.548{,}74\,.$$

Οπότε $P_{100} \approx 2.654.874$.

Το δεύτερο παράδειγμα σχετικά με τη δυναμική των πληθυσμών στο βιβλίο του Όιλερ έχει ως εξής:

> «Δεδομένου ότι μετά τον κατακλυσμό όλοι οι άνθρωποι προήλθαν από έναν πληθυσμό έξι ατόμων, αν υποθέσουμε ότι ο πληθυσμός μετά από διακόσια χρόνια ήταν 1.000.000, θα θέλαμε να βρούμε τον ετήσιο ρυθμό αύξησης.»

Αφού
$$10^6 = (1+x)^{200} \times 6,$$
υπολογίζουμε με μια αριθμομηχανή τσέπης ότι
$$x = (10^6/6)^{1/200} - 1 \approx 0{,}061963.$$
Χρησιμοποιώντας τους πίνακες των λογαρίθμων έχουμε
$$\log_{10}(10^6) = 200 \log_{10}(1+x) + \log_{10} 6$$
για να πάρουμε τελικά
$$\log_{10}(1+x) = (6 - \log_{10} 6)/200 \approx 0{,}0261092$$
και $1+x \approx 1{,}061963$. Έτσι, ο Όιλερ θα μπορούσε να συμπεράνει ότι ο πληθυσμός θα αυξανόταν κατά $x \approx 1/16$ ανά έτος. Για να κατανοήσουμε την προέλευση αυτού του παραδείγματος, πρέπει να θυμηθούμε ότι οι σύγχρονοι φιλόσοφοι είχαν αρχίσει να αρνούνται την αλήθεια των βιβλικών ιστοριών. Μια κυριολεκτική ανάγνωση θα καθόριζε τον χρόνο του κατακλυσμού γύρω στο 2350 π.Χ. με τους ακόλουθους επιζώντες: τον Νώε, τους τρεις γιους του και τις γυναίκες τους.

> «Τρεῖς οὗτοί εἰσιν υἱοὶ Νῶε· ἀπὸ τούτων διεσπάρησαν ἐπί πᾶσαν τὴν γῆν.»

Ένας ρυθμός αύξησης του πληθυσμού κατά 1/16 (ή 6,25 %) ανά έτος μετά τον Κατακλυσμό δεν φάνηκε πολύ εξωπραγματικός στον Όιλερ. Όντας γιος προτεστάντη ιερέα και έχοντας παραμείνει θρησκευόμενος σε όλη του τη ζωή, κατέληξε στο συμπέρασμα:

> «Για το λόγο αυτό είναι αρκετά γελοίο για τους δύσπιστους να αντιτείνουν ότι σε τόσο σύντομο χρονικό διάστημα δεν θα μπορούσε να κατοικηθεί ολόκληρη η γη ξεκινώντας από έναν μόνο άνθρωπο[1].»

[1] Στο βιβλίο που δημοσίευσε ο Γκροντ το 1662 (βλ. Κεφάλαιο 2), βρίσκει κανείς μια παρόμοια παρατήρηση:

> «Ένα ζευγάρι, δηλαδή ο Αδάμ και η Εύα, διπλασιάζοντας τους εαυτούς τους κάθε 64 χρόνια κατά τη διάρκεια 5.160 ετών, που είναι η ηλικία του κόσμου σύμφωνα με τις Γραφές, θα παράγει πολύ περισσότερους ανθρώπους από όσους υπάρχουν τώρα σε αυτόν. Επομένως, ο κόσμος δεν έχει ηλικία πάνω από 100 χιλιάδες χρόνια, όπως μάταια φαντάζονται μερικοί, ούτε πάνω από αυτό που λέει η Γραφή.»

Ο Όιλερ παρατήρησε επίσης ότι αν η ανάπτυξη είχε συνεχιστεί με τον ίδιο ρυθμό μέχρι 400 χρόνια μετά τον κατακλυσμό, ο πληθυσμός θα ήταν $(1+x)^{400} \times 6 = (10^6/6)^2 \times 6 \approx 166$ δισεκατομμύρια:

> «Ωστόσο, ολόκληρη η γη δεν θα ήταν ποτέ σε θέση να συντηρήσει αυτόν τον πληθυσμό.»

Η ιδέα αυτή θα αναπτυχθεί σε μεγάλο βαθμό από τον Μάλθους μισό αιώνα αργότερα (βλ. Κεφάλαιο 5).

Το τρίτο παράδειγμα του Όιλερ ρωτά:

> «Αν κάθε αιώνα ο ανθρώπινος πληθυσμός διπλασιάζεται, ποιος είναι ο ετήσιος ρυθμός αύξησης;»

Δεδομένου ότι

$$(1+x)^{100} = 2,$$

με ένα κομπιουτεράκι τσέπης έχουμε $x = 2^{1/100} - 1 \approx 0{,}00695$. Με πίνακες λογαρίθμων, $100\log_{10}(1+x) = \log_{10} 2$. Έτσι, $\log_{10}(1+x) \approx 0{,}0030103$ και $1+x \approx 1{,}00695$. Επομένως, ο πληθυσμός αυξάνεται κατά $x \approx 1/144$ κάθε χρόνο. Το τέταρτο και τελευταίο παράδειγμα ρωτά με τον ίδιο τρόπο:

> «Αν ο ανθρώπινος πληθυσμός αυξάνεται ετησίως κατά 1/100, θα θέλαμε να μάθουμε πόσος χρόνος θα χρειαστεί για να γίνει ο πληθυσμός δεκαπλάσιος.»

Με

$$(1+1/100)^n = 10,$$

βρίσκουμε $n\log_{10}(101/100) = 1$. Επομένως $n = 1/(\log_{10} 101 - 2) \approx 231$ χρόνια. Αυτό είναι το μόνο που μπορεί να βρεθεί στην «Εισαγωγή στην ανάλυση του απείρου» από το 1748 σχετικά με τη δυναμική των πληθυσμών. Ο Όιλερ θα επανέλθει σε αυτό το θέμα πιο διεξοδικά μερικά χρόνια αργότερα.

Το 1760 δημοσίευσε στα πρακτικά της Ακαδημίας Επιστημών του Βερολίνου ένα έργο με τίτλο «Μια γενική έρευνα για τη θνησιμότητα και τον πολλαπλασιασμό του ανθρώπινου είδους». Το έργο αυτό ήταν ένα είδος σύνθεσης μεταξύ της προηγούμενης ανάλυσής του για τη γεωμετρική αύξηση των πληθυσμών και των προηγούμενων μελετών του για τους πίνακες ζωής (βλ. Κεφάλαιο 2). Ο Όιλερ εξέτασε για παράδειγμα το πρόβλημα:

> «Γνωρίζοντας τον αριθμό των γεννήσεων και των ταφών που συμβαίνουν κατά τη διάρκεια ενός έτους, να βρεθεί ο αριθμός όλων των ζώντων και η ετήσια αύξησή τους, για μια δεδομένη υπόθεση θνησιμότητας.»

Ο Όιλερ υπέθεσε εδώ ότι οι ακόλουθοι αριθμοί είναι γνωστοί:

- ο αριθμός των γεννήσεων B_n κατά τη διάρκεια του έτους n,
- ο αριθμός των θανάτων D_n κατά τη διάρκεια του έτους n,
- το ποσοστό q_k των νεογέννητων που φτάνουν σε ηλικία $k \geqslant 1$.

Έστω P_n ο πληθυσμός του έτους n. Ο Όιλερ έκανε δύο επιπλέον σιωπηρές υποθέσεις:

- ο πληθυσμός αυξάνεται γεωμετρικά: $P_{n+1} = rP_n$ (όπου θέτουμε $r = 1+x$),
- η αναλογία μεταξύ γεννήσεων και πληθυσμού είναι σταθερή: $B_n/P_n = m$.

Οι δύο αυτές υποθέσεις συνεπάγονται ότι ο αριθμός των γεννήσεων αυξάνεται γεωμετρικά και με τον ίδιο ρυθμό: $B_{n+1} = rB_n$. Στη συνέχεια, ο Όιλερ εξέτασε την κατάσταση του πληθυσμού σε διάστημα εκατό ετών, π.χ. μεταξύ των ετών $n = 0$ και $n = 100$, υποθέτοντας ότι κανείς δεν επιβιώνει πέραν των εκατό ετών. Για να αποσαφηνίσουμε την παρουσίαση, ονομάζουμε $P_{k,n}$ $(k \geqslant 1)$ το πλήθος των ατόμων του πληθυσμού στην αρχή του έτους n, τα οποία γεννήθηκαν το έτος $n-k$. Ονομάστε $P_{0,n} = B_n$ τον αριθμό των γεννήσεων κατά τη διάρκεια του έτους n. Από τον ορισμό του συντελεστή επιβίωσης q_k, έχουμε $P_{k,n} = q_k P_{0,n-k} = q_k B_{n-k}$. Έτσι

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

Διαιρώντας αυτή την εξίσωση με $r^{100} P_0$, λαμβάνουμε

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

Αυτή είναι η εξίσωση που μερικές φορές αποκαλείται «εξίσωση του Όιλερ» στη δημογραφία. Μετρώντας τις γεννήσεις και τους θανάτους χωριστά, έχουμε

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

Έτσι, ο αριθμός των θανάτων αυξάνεται επίσης γεωμετρικά: $D_{n+1} = rD_n$. Επιπλέον,

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

Αντικαθιστώντας αυτό στην εξίσωση (3.1), καταλήγουμε τελικά στην εξίσωση

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

όπου απομένει μόνο ένας άγνωστος: r. Αυτό συνήθως ονομάζεται πεπλεγμένη συνάρτηση, επειδή δεν μπορούμε να εκφράσουμε το r ως συνάρτηση των άλλων παραμέτρων. Μπορούμε όμως να υπολογίσουμε την αριστερή και τη δεξιά πλευρά της εξίσωσης (3.4) για μια σταθερή τιμή του r και να αφήσουμε το r να μεταβάλλεται μέχρι οι δύο πλευρές να είναι ίσες. Η τιμή του r που προκύπτει με αυτόν τον τρόπο δίνει το ρυθμό αύξησης $x = r - 1$ του πληθυσμού. Παρατηρήστε ότι από τις εξισώσεις (3.1) και (3.3), λαμβάνουμε για τον πληθυσμό P_n την ακόλουθη έκφραση:

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

Όταν ο πληθυσμός είναι στάσιμος ($r = 1$), η έκφραση αυτή είναι η ίδια με εκείνη που χρησιμοποιήθηκε από τον Χάλεϊ για την εκτίμηση του πληθυσμού της πόλης Μπρέσλαου (βλ. Κεφάλαιο 2).

Ο Όιλερ εξέτασε επίσης το ακόλουθο ερώτημα:

> «Δοθέντων υποθέσεων για τη θνησιμότητα και τη γονιμότητα, αν γνωρίζουμε τον αριθμό όλων των ζωντανών ατόμων, να βρούμε πόσα θα υπάρχουν σε κάθε ηλικία.»

Εφόσον οι συντελεστές επιβίωσης q_k και ο συντελεστής γονιμότητας m είναι γνωστοί, ο ρυθμός αύξησης r μπορεί να υπολογιστεί από την εξίσωση (3.1). Κατά τη διάρκεια του έτους n, ο αριθμός των ατόμων που γεννιούνται το έτος $n-k$ είναι $q_k B_{n-k} = q_k B_n / r^k$ (με $q_0 = 1$). Έτσι, το ποσοστό του συνολικού πληθυσμού που είναι ηλικίας k είναι

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

Η αναλογία αυτή είναι σταθερή. Χρησιμοποιώντας την ορολογία του Λότκα (βλ. Κεφάλαιο 10), ο πληθυσμός λέγεται ότι είναι «ευσταθής»: η πυραμίδα ηλικιών διατηρεί το ίδιο σχήμα μέσα στο χρόνο.

Στη συνέχεια, ο Όιλερ εξέτασε εκ νέου το πρόβλημα της κατασκευής ενός πίνακα ζωής όταν ο πληθυσμός δεν είναι σταθερός αλλά αυξάνεται γεωμετρικά:

> «Γνωρίζοντας τον αριθμό όλων των ζώντων, ομοίως τον αριθμό των γεννήσεων και τον αριθμό των θανάτων σε κάθε

ηλικία κατά τη διάρκεια ενός έτους, να βρεθεί ο νόμος της θνησιμότητας.»

Με τον όρο «νόμος της θνησιμότητας», ο Όιλερ εννοούσε το σύνολο των συντελεστών επιβίωσης q_k. Ο συνολικός πληθυσμός υποτίθεται τώρα ότι είναι γνωστός μέσω μιας απογραφής, κάτι που δεν ίσχυε για τον Χάλεϊ (βλ. Κεφάλαιο 2). Η εξίσωση (3.2) δείχνει ότι ο ρυθμός ανάπτυξης είναι

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

Έστω $D_{k,n}$ ο αριθμός των ατόμων που πεθαίνουν σε ηλικία k κατά τη διάρκεια του έτους n: τα άτομα αυτά γεννήθηκαν το έτος $n-k$. Επομένως $D_{k,n} = (q_k - q_{k+1})B_{n-k}$. Αλλά $B_{n-k} = B_n/r^k$. Οι συντελεστές επιβίωσης q_k μπορούν επομένως να υπολογιστούν μέσω του αναδρομικού τύπου

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

για όλα τα $k \geqslant 0$, με $q_0 = 1$. Αυτός ο τύπος πολλαπλασιασμένος με B_n δίνει πάλι τον τύπο (2.1) που χρησιμοποιήθηκε από τον Χάλεϊ για τη στάσιμη περίπτωση $r = 1$. Ο Όιλερ επέμεινε ωστόσο στο γεγονός ότι η μέθοδός του για τον υπολογισμό των συντελεστών επιβίωσης q_k προϋποθέτει ότι ο πληθυσμός αυξάνεται κανονικά, αποκλείοντας ατυχήματα όπως επιδημίες πανώλης, πολέμους, λιμούς κ.λπ. Αν οι απογραφές στην εποχή του Όιλερ είχαν καταγράψει την ηλικία των ανθρώπων (όπως στη Σουηδία), η υπόθεση αυτή θα ήταν περιττή και οι συντελεστές q_k θα μπορούσαν να υπολογιστούν ευκολότερα.

Με δεδομένους τους συντελεστές επιβίωσης q_k, ο Όιλερ έδειξε επίσης πώς να υπολογίζει την τιμή των διά βίου προσόδων. Δεν ανέφερε τα έργα του Χάλεϊ ή του Ντε Μουάβρ για το θέμα αυτό. Ο Όιλερ χρησιμοποίησε επιτόκιο 5 % και τον πίνακα ζωής που δημοσιεύθηκε το 1742 από τον Ολλανδό Βίλεμ Κέρσεμποομ.

Ο Όιλερ δεν ήταν ο μόνος επιστήμονας που ενδιαφερόταν για τη δημογραφία στην Ακαδημία του Βερολίνου. Ο συνάδελφός του Γιόχαν Πέτερ Σίσμιλχ (Süssmilch) είχε δημοσιεύσει το 1741 μια πραγματεία στα γερμανικά με τίτλο «Η απόδειξη της θείας τάξης στις μεταβολές της ανθρώπινης γενιάς, μέσω των γεννήσεων, των θανάτων και της αναπαραγωγής των ίδιων», η οποία θεωρείται σήμερα ως η πρώτη πραγματεία εξ ολοκλήρου αφιερωμένη στη δημογραφία. Ο Σίσμιλχ είχε επίσης γράψει το 1752 ένα βιβλίο με τίτλο «Για τη ραγδαία ανάπτυξη της πόλης του Βερολίνου».

Το 1761 ο Σίσμιλχ δημοσίευσε μια δεύτερη έκδοση της πραγματείας του. Στο κεφάλαιο με τίτλο «Για τον ρυθμό αύξησης και τον χρόνο

Σχήμα 3.2:
Σίσμιλχ (1707–1767)

διπλασιασμού των πληθυσμών», συμπεριέλαβε ένα ενδιαφέρον μαθηματικό μοντέλο που είχε επεξεργαστεί ο Όιλερ για λογαριασμό του. Το μοντέλο ήταν παρόμοιο με εκείνο του Φιμπονάτσι (βλ. Κεφάλαιο 1), αλλά για έναν ανθρώπινο πληθυσμό. Ξεκινώντας με ένα ζευγάρι (έναν άνδρα και μια γυναίκα) ηλικίας 20 ετών και οι δύο το έτος 0, ο Όιλερ υπέθεσε ότι οι άνθρωποι πεθαίνουν σε ηλικία 40 ετών και παντρεύονται σε ηλικία 20 ετών, ενώ κάθε ζευγάρι αποκτά έξι παιδιά: δύο παιδιά (ένα αγόρι και ένα κορίτσι) σε ηλικία 22 ετών, άλλα δύο σε ηλικία 24 ετών και τα δύο τελευταία σε ηλικία 26 ετών. Μετρώντας τα έτη ανά δύο έτσι ώστε B_i να είναι ο αριθμός των γεννήσεων κατά τη διάρκεια του έτους $2i$, ο Όιλερ κατέληξε στο συμπέρασμα ότι

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

για όλα τα $i \geqslant 1$. Οι αρχικές συνθήκες αντιστοιχούν σε $B_{-12} = 0$, $B_{-11} = 0$, $B_{-10} = 2$ και $B_i = 0$ για $-9 \leqslant i \leqslant 0$. Ο Όιλερ μπορούσε έτσι να υπολογίσει τον αριθμό των γεννήσεων, όπως φαίνεται στη δεύτερη στήλη του πίνακα 3.1. Ο αριθμός των θανάτων D_i στο έτος $2i$ είναι τότε ίσος με τον αριθμό των γεννήσεων στο έτος $2i-40$: $D_i = B_{i-20}$ για $i \geqslant 10$ ενώ $D_i = 0$ για $i \leqslant 9$. Όσον αφορά τον αριθμό P_i των ατόμων που ζουν το έτος $2i$, αυτός ισούται με τον αριθμό των ατόμων που ζουν το έτος $2i-2$, συν τον αριθμό των γεννήσεων το έτος $2i$, μείον τον αριθμό των θανάτων το έτος $2i$: $P_i = P_{i-1} + B_i - D_i$.

Αυτό το κεφάλαιο του βιβλίου του Σίσμιλχ τελειώνει με μια παρατήρηση που θα μπορούσε ήδη να έχει γίνει για την ακολουθία Φιμπονάτσι:

> «Η μεγάλη αταξία που φαίνεται να επικρατεί στον πίνακα του Όιλερ δεν εμποδίζει τον αριθμό των γεννήσεων να ακολουθεί

Πίνακας 3.1: Ο πίνακας του Όιλερ.

i	Γεννήσεις	Θάνατοι	Ζωντανοί άνθρωποι
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	Γεννήσεις	Θάνατοι	Ζωντανοί άνθρωποι
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	Γεννήσεις	Θάνατοι	Ζωντανοί άνθρωποι
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

> ένα είδος προόδου που ονομάζεται επαναλαμβανόμενη σειρά [...] Όποια και αν είναι η αρχική αταξία αυτών των εξελίξεων, μετατρέπονται σε γεωμετρική πρόοδο αν δεν διακοπούν και οι διαταραχές της αρχής ξεθωριάζουν σιγά-σιγά και εξαφανίζονται σχεδόν ολοκληρωτικά.»

Το βιβλίο δεν αναφέρει περισσότερα για τα μαθηματικά αυτού του πληθυσμιακού μοντέλου. Ωστόσο, ο Όιλερ προώθησε τη μελέτη πολύ περισσότερο σε ένα χειρόγραφο με τίτλο «Σχετικά με τον πολλαπλασιασμό του ανθρώπινου γένους», το οποίο έμεινε αδημοσίευτο κατά τη διάρκεια της ζωής του. Αναζητώντας μια λύση της εξίσωσης (3.5) της μορφής $B_i = c\,r^i$, δηλαδή της μορφής μιας γεωμετρικής προόδου, έλαβε μετά από απλοποίηση μια πολυωνυμική εξίσωση 13ου βαθμού:

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

Έψαξε για μια λύση κοντά στο $r = 1$ και παρατήρησε, χρησιμοποιώντας έναν πίνακα λογαρίθμων για τον υπολογισμό του r^{13}, ότι

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

Επομένως, η εξίσωση (3.6) έχει ρίζα μεταξύ 1,09 και 1,10. Προσεγγίζοντας τη συνάρτηση $1 + r + r^2 - r^{13}$ με ένα ευθύγραμμο τμήμα σε αυτό το διάστημα, ο Όιλερ έλαβε

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

Καθώς τα έτη μετριούνται ανά δύο, ο αριθμός των γεννήσεων τείνει να πολλαπλασιάζεται με $\sqrt{r}$ κάθε έτος. Ο αριθμός αυτός διπλασιάζεται κάθε n χρόνια αν $(\sqrt{r})^n = 2$, δηλαδή κάθε $n = 2\log 2/\log r \approx 15$ χρόνια. Δεδομένου ότι ασυμπτωτικά $B_i \approx c\,r^i$ και δεδομένου ότι ο αριθμός D_i των θανάτων κατά το έτος $2i$ είναι ίσος με B_{i-20}, λαμβάνουμε $D_i \approx B_i/r^{20}$ με $r^{20} \approx 6{,}25$. Ο αριθμός των γεννήσεων είναι περίπου εξαπλάσιος του αριθμού των θανάτων. Ο αριθμός P_i των ανθρώπων που ζουν το έτος $2i$ είναι ίσος με $B_i + B_{i-1} + \cdots + B_{i-19}$, οπότε έχουμε επίσης ότι

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

Ο συνολικός πληθυσμός είναι περίπου δεκαπλάσιος από τον αριθμό των γεννήσεων.

Η απόδειξη ότι η ακολουθία (B_i) που παρουσιάζεται στον πίνακα 3.1 πράγματι αυξάνεται ασυμπτωτικά όπως το r^i είναι πιο περίπλοκη. Ήταν γνωστό από την εργασία του Αβραάμ ντε Μουάβρ για τις αναδρομικές ακολουθίες ότι, εισάγοντας την «γεννήτρια συνάρτηση»

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

θα μπορούσε κανείς να εκφράσει την $f(x)$ ως ρητή συνάρτηση. Ο Όιλερ είχε εξηγήσει τη μέθοδο στο έργο του «Εισαγωγή στην ανάλυση του απείρου» το 1748: Η αναδρομική σχέση (3.5) δίνει πράγματι

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

Άρα

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

Ο Όιλερ γνώριζε ότι μια τέτοια ρητή συνάρτηση μπορεί να αναλυθεί στη μορφή

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

όπου οι αριθμοί $x_1, \ldots, x_{13}$ είναι οι πραγματικές ή μιγαδικές ρίζες της εξίσωσης $1 - x^{11} - x^{12} - x^{13} = 0$. Έτσι

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

Δεδομένου ότι B_i είναι ο συντελεστής του x^i στο $f(x)$, ο Όιλερ έδειξε ότι

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

καθώς $i \to +\infty$, όπου x_k είναι η ρίζα με το μικρότερο μέτρο. Με άλλα λόγια, το B_i τείνει να αυξάνεται γεωμετρικά όπως το $(1/x_k)^i$. Έμεινε μόνο να σημειωθεί ότι το x_k είναι ρίζα της εξίσωσης $1 - x^{11} - x^{12} -$

$x^{13} = 0$ αν και μόνο αν το $r = 1/x_k$ είναι ρίζα της εξίσωσης (3.6). Ορισμένες λεπτομέρειες της απόδειξης αποσαφηνίστηκαν τελικά από τον Γκουμπελ το 1916.

Ο Σίσμιλχ δημοσίευσε μια τρίτη έκδοση της πραγματείας του το 1765 και πέθανε στο Βερολίνο το 1767. Λόγω των κακών σχέσεών του με τον βασιλιά της Πρωσίας, ο Όιλερ επέστρεψε στην Αγία Πετρούπολη το 1766. Παρά το γεγονός ότι έχασε την όρασή του, συνέχισε να δημοσιεύει μεγάλο αριθμό έργων με τη βοήθεια των γιων του και των συναδέλφων του, ιδίως για την άλγεβρα, τον ολοκληρωτικό λογισμό, την οπτική και τη ναυπηγική. Οι «Επιστολές του για διάφορα θέματα φυσικής φιλοσοφίας που απευθύνονται σε μια Γερμανίδα πριγκίπισσα», γραμμένες στο Βερολίνο μεταξύ 1760 και 1762, εκδόθηκαν μεταξύ 1768 και 1772 και έγιναν μπεστ σέλερ σε όλη την Ευρώπη. Ο Όιλερ πέθανε στην Αγία Πετρούπολη το 1783. Η συμβολή του στη μαθηματική δημογραφία, ιδίως η ανάλυσή του για την «σταθερή» πυραμίδα ηλικιών σε έναν εκθετικά αυξανόμενο πληθυσμό, θα ανακαλυφθεί ξανά μόλις τον εικοστό αιώνα (βλ. Κεφάλαια 10 και 21).

Περαιτέρω ανάγνωση

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)

Κεφάλαιο 4

Ο Ντάνιελ Μπερνούλι, ο Ντ΄ Αλαμπέρ και ο εμβολιασμός της ευλογιάς (1760)

Το 1760 ο Ντάνιελ Μπερνούλι έγραψε ένα άρθρο για τη μοντελοποίηση της ευλογιάς. Στην εποχή του υπήρχε μεγάλη διαμάχη γύρω από τον εμβολιασμό, μια πρακτική που μπορούσε να προστατεύσει τους ανθρώπους, αλλά μπορούσε επίσης να αποβεί θανατηφόρα. Χρησιμοποίησε τον πίνακα ζωής του Χάλεϊ και ορισμένα δεδομένα σχετικά με την ευλογιά για να δείξει ότι ο εμβολιασμός ήταν επωφελής εάν ο σχετικός κίνδυνος θανάτου ήταν μικρότερος από 11 %. Ο εμβολιασμός θα μπορούσε να αυξήσει το προσδόκιμο ζωής κατά τη γέννηση έως και τρία χρόνια. Ο Ντ΄ Αλαμπέρ επέκρινε το έργο του Μπερνούλι, το οποίο ήταν το πρώτο μαθηματικό μοντέλο στην επιδημιολογία.

Ο Ντάνιελ Μπερνούλι (Daniel Bernoulli) γεννήθηκε το 1700 στο Χρόνινγκεν των Κάτω Χωρών. Στην οικογένειά του υπήρχαν ήδη δύο διάσημοι μαθηματικοί: ο πατέρας του Γιόχαν Μπερνούλι και ο θείος του Γιάκομπ Μπερνούλι. Το 1705 ο Γιόχαν μετακόμισε στη Βασιλεία της Ελβετίας, όπου ανέλαβε την έδρα που άφησε κενή ο θάνατος του Γιάκομπ. Ο Γιόχαν δεν ήθελε ο γιος του να σπουδάσει μαθηματικά. Έτσι, ο Ντάνιελ στράφηκε προς την ιατρική, λαμβάνοντας το διδακτορικό του δίπλωμα το 1721 με μια διατριβή για την αναπνοή. Μετακόμισε στη Βενετία και άρχισε να επικεντρώνεται στα μαθηματικά, εκδίδοντας ένα βιβλίο το 1724. Έχοντας κερδίσει βραβείο από την Ακαδημία Επιστημών του Παρισιού την ίδια χρονιά για το δοκίμιο «Σχετικά με την τελειότητα της κλεψύδρας σε ένα πλοίο στη θάλασσα», απέκτησε μια θέση καθηγητή στη νέα Ακαδημία της Αγίας Πετρούπολης. Κατά τη διάρκεια αυτών των ετών, εργάστηκε ιδιαίτερα πάνω στις αναδρομικές ακολουθίες ή στο «παράδοξο της Αγίας Πετρούπολης» στη θεωρία πιθανοτήτων. Το 1733 ο Ντανιέλ Μπερνούλι επέστρεψε στο Πανεπιστήμιο της Βασιλείας, όπου δίδαξε διαδοχικά βοτανική, φυσιολογία και φυσική. Το 1738 δημοσίευσε ένα βιβλίο για τη δυναμική των ρευστών που παρέμεινε διάσημο στην ιστορία της φυσικής. Γύρω στο 1753 άρχισε να ενδιαφέρεται ταυτόχρονα με τον Όιλερ και τον Ντ΄ Αλαμπέρ για το πρόβλημα των δονούμενων χορδών, το οποίο προκάλεσε μια σημαντική μαθηματική διαμάχη.

Σχήμα 4.1:
Ντάνιελ Μπερνούλι
(1700–1782)

Το 1760 υπέβαλε στην Ακαδημία Επιστημών του Παρισιού ένα έργο με τίτλο «Προσπάθεια για μια νέα ανάλυση της θνησιμότητας που προκαλείται από την ευλογιά και των πλεονεκτημάτων του εμβολιασμού για την πρόληψή της». Το ερώτημα ήταν αν ο εμβολιασμός (η εκούσια εισαγωγή μιας μικρής ποσότητας λιγότερο μολυσματικής ευλογιάς στον οργανισμό για την προστασία του από μεταγενέστερες μολύνσεις) θα έπρεπε να ενθαρρύνεται, ακόμη και αν ήταν μερικές φορές μια θανατηφόρα παρέμβαση. Η τεχνική αυτή ήταν γνωστή εδώ και πολύ καιρό στην Ασία και είχε εισαχθεί το 1718 στην Αγγλία από τη Λαίδη Μόνταγκιου, σύζυγο του Βρετανού πρεσβευτή στην Οθωμανική Αυτοκρατορία. Στη Γαλλία, παρά το θάνατο του μεγαλύτερου γιου του Λουδοβίκου ΙΔ΄ από ευλογιά το 1711, ο εμβολιασμός εξεταζόταν με διστακτικότητα. Ο Βολταίρος, ο οποίος είχε επιζήσει από ευλογιά το 1723 και είχε ζήσει αρκετά χρόνια εξόριστος στην Αγγλία παρατηρώντας τις τελευταίες καινοτομίες, συνηγορούσε στον εμβολιασμό στις «Φιλοσοφικές επιστολές» του το 1734. Ο Γάλλος επιστήμονας Λα Κονταμέν, ο οποίος είχε επίσης επιζήσει από ευλογιά, τάχθηκε υπέρ του εμβολιασμού στην Ακαδημία Επιστημών στο Παρίσι το 1754.

Πριν πεθάνει στη Βασιλεία το 1759, ο Μοπερτυί ενθάρρυνε τον Ντάνιελ Μπερνούλι να μελετήσει το πρόβλημα του εμβολιασμού από μαθηματική άποψη. Πιο συγκεκριμένα, η πρόκληση ήταν να βρεθεί ένας τρόπος σύγκρισης του μακροπρόθεσμου οφέλους του εμβολιασμού με τον άμεσο κίνδυνο θανάτου. Για τον σκοπό αυτό, ο Μπερνούλι έκανε τις ακόλουθες απλουστευτικές υποθέσεις:

- τα άτομα που μολύνονται από ευλογιά για πρώτη φορά πεθαίνουν με πιθανότητα p (ανεξάρτητη από την ηλικία) και επιβιώνουν με πιθανότητα $1-p$,

- ο καθένας έχει μια πιθανότητα q να μολυνθεί κάθε χρόνο- ακριβέστερα, η πιθανότητα για ένα άτομο να μολυνθεί μεταξύ της ηλικίας x και της ηλικίας $x+dx$ είναι $q\,dx$, όπου dx είναι μια απειροελάχιστη χρονική περίοδος,
- τα άτομα που επιβιώνουν από ευλογιά προστατεύονται από νέες μολύνσεις για το υπόλοιπο της ζωής τους (έχουν ανοσοποιηθεί).

Έστω $m(x)$ η θνησιμότητα στην ηλικία x που οφείλεται σε άλλες αιτίες εκτός από την ευλογιά: η πιθανότητα να πεθάνει ένα άτομο σε μια απειροστή χρονική περίοδο dx μεταξύ της ηλικίας x και της ηλικίας $x+dx$ είναι $m(x)\,dx$. Θεωρώντας μια ομάδα ατόμων P_0 που γεννήθηκαν το ίδιο έτος, ας ονομάσουμε

- $S(x)$ τον αριθμό των «ευαίσθητων» ανθρώπων που είναι ακόμα ζωντανοί στην ηλικία x χωρίς να έχουν μολυνθεί ποτέ από ευλογιά[1],
- $R(x)$ τον αριθμό των ανθρώπων που είναι ζωντανοί στην ηλικία x και έχουν επιζήσει από ευλογιά (έχουν ανοσοποιηθεί),
- $P(x)=S(x)+R(x)$ το συνολικό αριθμό των ατόμων που ζουν στην ηλικία x.

Η γέννηση αντιστοιχεί στην ηλικία $x=0$. Επομένως, $S(0)=P(0)=P_0$ και $R(0)=0$. Εφαρμόζοντας τις μεθόδους υπολογισμού που είχαν αναπτυχθεί στα τέλη του 17ου αιώνα από τον Νεύτωνα, τον Λάιμπνιτς και αργότερα από τον πατέρα του, ο Ντάνιελ Μπερνούλι παρατήρησε ότι, μεταξύ της ηλικίας x και της ηλικίας $x+dx$ (με dx απειροστό), κάθε ευαίσθητο άτομο έχει πιθανότητα $q\,dx$ να μολυνθεί από ευλογιά και πιθανότητα $m(x)\,dx$ να πεθάνει από άλλες αιτίες. Έτσι, η μεταβολή του αριθμού των ευπαθών ατόμων είναι $dS=-Sq\,dx-Sm(x)\,dx$, οδηγώντας στη διαφορική εξίσωση

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

Στην εξίσωση αυτή, η ποσότητα dS/dx ονομάζεται παράγωγος της συνάρτησης $S(x)$. Κατά τη διάρκεια του ίδιου μικρού χρονικού διαστήματος, ο αριθμός των ανθρώπων που πεθαίνουν από ευλογιά είναι $pSq\,dx$ και ο αριθμός των ανθρώπων που επιβιώνουν από ευλογιά είναι $(1-p)Sq\,dx$.

[1] Πιο συγκεκριμένα, είναι η αναμενόμενη τιμή αυτού του αριθμού, η οποία μπορεί να μεταβάλλεται κατά συνεχή τρόπο και όχι μόνο κατά ακέραιες μονάδες.

Επιπλέον, υπάρχουν επίσης $Rm(x)\,dx$ άνθρωποι που πεθαίνουν από άλλες αιτίες εκτός από την ευλογιά. Αυτό οδηγεί σε μια δεύτερη διαφορική εξίσωση:

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

Προσθέτοντας τις δύο εξισώσεις, έχουμε

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

Από τις εξισώσεις (4.1) και (4.3), ο Μπερνούλι μπόρεσε να δείξει ότι το ποσοστό των ανθρώπων που εξακολουθούν να είναι ευαίσθητοι στην ηλικία x είναι

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

Για να πάρει τον τύπο (4.4), ο Μπερνούλι απάλειψε το $m(x)$ από τις εξισώσεις (4.1) και (4.3):

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

Μετά από αναδιάταξη προκύπτει ότι

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

Παρατηρούμε ότι η αριστερή πλευρά είναι η παράγωγος της $f(x) = S(x)/P(x)$, που είναι το κλάσμα των ευπαθών ατόμων στον πληθυσμό ηλικίας x. Έτσι

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

Η λύση αυτού του τύπου εξίσωσης ήταν γνωστή ήδη για αρκετές δεκαετίες χάρη στο έργο του Γιακόμπ Μπερνούλι, θείου του Ντάνιελ. Διαιρώντας την εξίσωση με f^2 και θέτοντας $g(x) = 1/f(x)$, βλέπουμε ότι

$$\frac{dg}{dx} = q\,g - p\,q$$

και ότι $g(0) = 1/f(0) = 1$. Θέτοντας $h(x) = g(x) - p$, έχουμε

$$\frac{dh}{dx} = qh.$$

Επομένως $h(x) = h(0)\,e^{qx} = (1-p)\,e^{qx}$. Τέλος $g(x) = (1-p)\,e^{qx} + p$ και $f(x) = 1/g(x)$.

Για να εφαρμόσει τη θεωρία του, ο Μπερνούλι χρησιμοποίησε τον πίνακα ζωής του Χάλεϊ (βλ. Κεφάλαιο 2). Ο πίνακας αυτός δίνει τον αριθμό των ανθρώπων που είναι ακόμα ζωντανοί στην αρχή του έτους x (με $x = 1, 2...$) από μια κοόρτη 1.238 ανθρώπων που γεννήθηκαν το έτος 0. Αλλά στο πλαίσιο του μοντέλου του, ο Μπερνούλι χρειαζόταν τον αριθμό των ανθρώπων $P(x)$ που πραγματικά φτάνουν στην ηλικία x, ο οποίος είναι ελαφρώς διαφορετικός. Επειδή ο Μπερνούλι –όπως και οι περισσότεροι σύγχρονοί του– δεν αντιλήφθηκε τη διαφορά (το άρθρο του Χάλεϊ δεν είναι πράγματι πολύ σαφές), διατήρησε τους αριθμούς στον πίνακα του Χάλλεϋ εκτός από τον πρώτο αριθμό 1.238, τον οποίο αντικατέστησε με 1.300 για να έχει μια ρεαλιστική θνησιμότητα κατά το πρώτο έτος της ζωής. Οι αριθμοί αυτοί εμφανίζονται στη δεύτερη στήλη του πίνακα 4.1.

Ο Μπερνούλι επέλεξε για την πιθανότητα να πεθάνεις από ευλογιά $p = 1/8 = 12{,}5\,\%$, η οποία συμφωνεί με τις παρατηρήσεις της εποχής του. Όμως, η ετήσια πιθανότητα προσβολής από ευλογιά q δεν μπορούσε να εκτιμηθεί άμεσα. Έτσι ο Μπερνούλι πιθανόν δοκίμασε διάφορες τιμές για το q και τελικά επέλεξε εκείνη που είναι τέτοια ώστε ο αριθμός των θανάτων από ευλογιά μετά από όλους τους παρακάτω υπολογισμούς να είναι περίπου το $1/13$ του συνολικού αριθμού των θανάτων, ποσοστό που είχε παρατηρηθεί τότε σε αρκετές ευρωπαϊκές πόλεις. Η επιλογή $q = 1/8$ ανά έτος αποδείχθηκε ότι έδωσε μια καλή προσαρμογή, όπως θα δούμε τώρα[2].

Με τον τύπο (4.4) και τις τιμές του $P(x)$ στη δεύτερη στήλη του πίνακα, μπορούμε να υπολογίσουμε τον αριθμό $S(x)$ των ευπαθών ατόμων ηλικίας x: πρόκειται για την τρίτη στήλη του πίνακα στρογγυλοποιημένη στον πλησιέστερο ακέραιο. Η τέταρτη στήλη δείχνει τον αριθμό $R(x) = P(x) - S(x)$ των ατόμων ηλικίας x που επέζησαν από ευλογιά. Η πέμπτη στήλη δείχνει στη γραμμή που αντιστοιχεί στην ηλικία x τον αριθμό των θανάτων από ευλογιά μεταξύ της ηλικίας x και της ηλικίας $x+1$.

[2] Το γεγονός ότι p και q είναι ίσα είναι απλώς μια σύμπτωση.

Πίνακας 4.1: Ο πίνακας θνησιμότητας του Χάλεϊ και οι υπολογισμοί του Μπερνούλι.

Ηλικία x	Ζωντανοί $P(x)$	Ευαίσθητοι $S(x)$	Ανοσο-ποιημένοι $R(x)$	Θάνατοι από ευλογιά	Χωρίς ευλογιά $P^*(x)$
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
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮

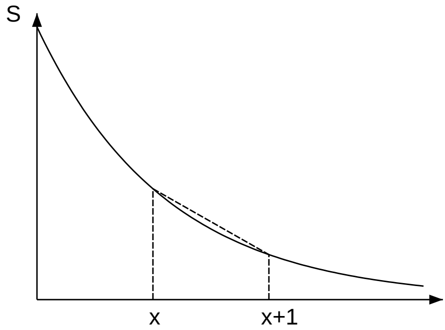
Θεωρητικά ο αριθμός αυτός θα έπρεπε να είναι το ολοκλήρωμα

$$pq\int_x^{x+1} S(t)\,dt$$

αλλά ο τύπος

$$pq[S(x)+S(x+1)]/2$$

δίνει μια καλή προσέγγιση, όπως σκιαγραφείται στο σχήμα 4.2: το εμβαδόν του τραπεζοειδούς είναι κοντά στο εμβαδόν κάτω από την καμπύλη, δηλαδή στο ολοκλήρωμα της συνάρτησης.



Σχήμα 4.2: Το εμβαδόν του διακεκομμένου τραπεζοειδούς προσεγγίζει το ολοκλήρωμα της συνάρτησης S μεταξύ x και $x+1$.

Ο Μπερνούλι παρατήρησε ότι το άθροισμα όλων των αριθμών της πέμπτης στήλης δίνει 98 θανάτους από ευλογιά πριν από την ηλικία των 24 ετών. Αν συνεχίζαμε τον πίνακα για μεγαλύτερες ηλικίες, θα βρίσκαμε μόνο τρεις ακόμη θανάτους από ευλογιά μεταξύ των 32 ατόμων που είναι ακόμη ευπαθή στην ηλικία των 24 ετών. Συνοπτικά, ξεκινώντας από 1.300 γεννήσεις, η μοίρα 101 ανθρώπων είναι να πεθάνουν από ευλογιά. Αυτό είναι σχεδόν ακριβώς το αναμενόμενο κλάσμα 1/13.

Ο Μπερνούλι εξέτασε τότε την κατάσταση στην οποία όλοι θα εμβολιάζονταν για ευλογιά κατά τη γέννησή τους και δεν θα προκαλούσε θανάτους. Η ευλογιά θα είχε εξαλειφθεί και το ερώτημα είναι να εκτιμηθεί η αύξηση του προσδόκιμου ζωής. Ξεκινώντας από τον ίδιο αριθμό γεννήσεων P_0, ας ονομάσουμε $P^*(x)$ τον αριθμό των ατόμων ηλικίας x όταν η ευλογιά έχει εξαφανιστεί. Τότε

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

Ο Μπερνούλι μπόρεσε να δείξει ότι

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

όπου $P(x)$ είναι όπως παραπάνω ο πληθυσμός ηλικίας x όταν υπάρχει ευλογιά.

Πράγματι, εξαλείφοντας όπως προηγουμένως το $m(x)$ μεταξύ των εξισώσεων (4.6) και (4.3), ο Μπερνούλι έλαβε μετά από αναδιάταξη

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

Έθεσε $h(x) = P(x)/P^*(x)$. Χρησιμοποιώντας τον τύπο (4.4), πολλαπλασίασε τον αριθμητή και τον παρονομαστή με e^{-qx} και έλαβε

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

το οποίο είναι ισοδύναμο με

$$\frac{d}{dx}\log h = \frac{d}{dx}\log(1-p+pe^{-qx}),$$

όπου log σημαίνει εδώ τον φυσικό λογάριθμο και όχι τον δεκαδικό λογάριθμο. Αλλά $h(0) = 1$. Άρα $h(x) = 1-p+pe^{-qx}$.

Παρατηρήστε ότι ο λόγος $P(x)/P^*(x)$ τείνει στο $1-p$ όταν η ηλικία x είναι αρκετά υψηλή. Η έκτη στήλη του πίνακα 4.1 δείχνει το $P^*(x)$. Ένας τρόπος σύγκρισης των $P(x)$ και $P^*(x)$ είναι η εκτίμηση του προσδόκιμου ζωής κατά τη γέννηση, του οποίου η θεωρητική έκφραση με ευλογιά είναι

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

Μια παρόμοια έκφραση με $P^*(x)$ να αντικαθιστά το $P(x)$ ισχύει χωρίς ευλογιά. Ο Μπερνούλι χρησιμοποίησε τον προσεγγιστικό τύπο

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

ο οποίος είναι αυτός που δίνεται από τη μέθοδο των τραπεζοειδών (Σχήμα 4.2). Συνεχίζοντας τον πίνακα πέρα από τα 24 έτη μέχρι τα 84 έτη (βλ. πίνακα 2.1), έλαβε τελικά ένα προσδόκιμο ζωής E με ευλογιά ίσο με

$$\left[\tfrac{1}{2}\times 1.300 + 1.000 + \cdots + 20\right]/1.300 \approx 26{,}57$$

έτη, δηλαδή 26 έτη και 7 μήνες. Χωρίς ευλογιά, έλαβε προσδόκιμο ζωής E^* ίσο με

$$\left[\tfrac{1}{2} \times 1.300 + 1.015 + \cdots + 23\right] / 1.300 \approx 29{,}65$$

έτη, δηλαδή 29 έτη και 8 μήνες. Ο εμβολιασμός κατά τη γέννηση θα αύξανε το προσδόκιμο ζωής κατά περισσότερα από τρία χρόνια.

Μπορούμε να σημειώσουμε ότι υπάρχει μια απλούστερη και ταχύτερη μέθοδος από αυτή που χρησιμοποίησε ο Μπερνούλι για να συναγάγει αυτούς τους τύπους. Ξεκινώντας από τη διαφορική εξίσωση (4.1) για το $S(x)$, βλέπουμε πρώτα ότι

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

Χρησιμοποιώντας αυτή την έκφραση στην εξίσωση (4.2) για το $R(x)$, βρίσκουμε ότι

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

Η εξίσωση (4.6) για $P^*(x)$ δείχνει ότι

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

Οι τύποι (4.4) και (4.7) προκύπτουν αμέσως!

Φυσικά, ο εμβολιασμός με ένα λιγότερο μολυσματικό στέλεχος ευλογιάς δεν είναι απολύτως ασφαλής. Αν p' είναι η πιθανότητα να πεθάνει κανείς από ευλογιά αμέσως μετά τον εμβολιασμό ($p' < p$), τότε το προσδόκιμο ζωής θα ήταν $(1-p')E^*$ αν όλοι εμβολιάζονταν κατά τη γέννηση. Αυτό το προσδόκιμο ζωής παραμένει υψηλότερο από το φυσικό προσδόκιμο ζωής E αν $p' < 1 - E/E^*$ ή περίπου 11 %. Τα δεδομένα σχετικά με το p' ήταν δύσκολο να αποκτηθούν εκείνη την εποχή. Όμως ο Μπερνούλι εκτίμησε ότι ο κίνδυνος p' ήταν μικρότερος από 1 %. Γι΄ αυτόν δεν υπήρχε καμία αμφιβολία: ο εμβολιασμός έπρεπε να προωθηθεί από το κράτος. Κατέληξε στο συμπέρασμα:

> «Εύχομαι απλώς, σε ένα θέμα που αφορά τόσο στενά την ευημερία της ανθρώπινης φυλής, να μη λαμβάνεται καμία α-

πόφαση χωρίς όλες τις γνώσεις που μπορεί να προσφέρουν λίγη ανάλυση και υπολογισμοί.»

Το έργο του Μπερνούλι παρουσιάστηκε στην Ακαδημία Επιστημών του Παρισιού τον Απρίλιο του 1760. Τον Νοέμβριο, ο Ντ΄ Αλαμπέρ (D'Alembert) παρουσίασε ένα σχόλιο με τίτλο «Σχετικά με την εφαρμογή της θεωρίας των πιθανοτήτων στον εμβολιασμό της ευλογιάς». Το σχόλιο δημοσιεύθηκε λίγο αργότερα στον δεύτερο τόμο του έργου του «Μαθηματικά φυλλάδια», με πιο λεπτομερείς υπολογισμούς και μαζί με ένα άλλο έργο με τίτλο «Μαθηματική θεωρία του εμβολιασμού». Ο Ντ΄ Αλαμπέρ επέκρινε τις υποθέσεις του Μπερνούλι σχετικά με την πιθανότητα μόλυνσης και την πιθανότητα θανάτου από ευλογιά που είναι ανεξάρτητες από την ηλικία. Πρότεινε μια διαφορετική λύση που δεν απαιτεί αυτές τις υποθέσεις. Ονόμασε $v(x)$ τη θνησιμότητα λόγω ευλογιάς στην ηλικία x, $m(x)$ τη θνησιμότητα λόγω άλλων αιτιών και $P(x)$ τον αριθμό των ανθρώπων που είναι ακόμα ζωντανοί. Τότε

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

Συγκρίνοντας με την εξίσωση (4.3), βλέπουμε ότι στην πραγματικότητα $v(x) = p\,q\,S(x)/P(x)$. Εδώ έχουμε

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

όπου $P^*(x)$ συμβολίζει τον αριθμό των ανθρώπων που ζουν στην ηλικία x όταν η ευλογιά έχει εξαφανιστεί.

Σχήμα 4.3:
Ντ΄ Αλαμπέρ (1717–1783)

Πράγματι, μπορούμε είτε να αντικαταστήσουμε τη συνάρτηση $m(x)$ μεταξύ των εξισώσεων (4.6) και (4.9) είτε να χρησιμοποιήσουμε τον τύπο (4.8) για $P^*(x)$ και να παρατηρήσουμε ότι η λύση της (4.9) δίνεται από τη σχέση

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

Ο τύπος (4.10) που δίνεται από τον Ντ΄ Αλαμπέρ δεν έρχεται σε αντίθεση με τον τύπο του Μπερνούλι (4.7). Απλώς χρησιμοποιεί ένα διαφορετικό είδος πληροφορίας $\nu(x)$, η οποία δεν ήταν διαθέσιμη εκείνη την εποχή, επειδή τα μητρώα θανάτων περιλάμβαναν την αιτία θανάτου αλλά όχι την ηλικία του θύματος. Ο Ντ΄ Αλαμπέρ θεώρησε ότι δεν μπορούσε κανείς να συμπεράνει πραγματικά αν ο εμβολιασμός ήταν χρήσιμος πριν γίνει διαθέσιμος αυτός ο τύπος δεδομένων.

Ο Ντ΄ Αλαμπέρ επέκρινε, επίσης, τη χρησιμότητα του προσδόκιμου ζωής ως κριτηρίου απόφασης, καθώς δίνει την ίδια βαρύτητα σε όλα τα έτη, είτε αυτά βρίσκονται στο εγγύς είτε στο απώτερο μέλλον. Παρατήρησε ότι, από τη σκοπιά του ατόμου ή του κράτους, δεν έχουν όλα τα έτη την ίδια «χρησιμότητα», καθώς οι νεαρές και οι μεγάλες ηλικίες είναι λιγότερο πολύτιμες από τις μέσες ηλικίες. Παρόλες αυτές τις επικρίσεις, ο Ντ΄ Αλαμπέρ δήλωσε υπέρ του εμβολιασμού.

Λόγω καθυστερήσεων στη δημοσίευση, το έργο του Μπερνούλι δημοσιεύτηκε μόλις το 1766, ενώ ο Ντ΄ Αλαμπέρ κατάφερε να εκδώσει το δικό του έργο πολύ γρήγορα. Ο Μπερνούλι εξέφρασε την πικρία του σε μια επιστολή προς τον Όιλερ:

> «Τι λέτε για τις τεράστιες κοινοτοπίες του μεγάλου Ντ΄ Αλαμπέρ σχετικά με τις πιθανότητες: καθώς θεωρώ ότι με αδικούν πολύ συχνά οι δημοσιεύσεις του, αποφάσισα ήδη πριν από λίγο καιρό να μη διαβάζω πια τίποτα που να προέρχεται από την πένα του. Πήρα αυτή την απόφαση με αφορμή ένα χειρόγραφο σχετικά με τον εμβολιασμό το οποίο έστειλα στην Ακαδημία του Παρισιού πριν από οκτώ χρόνια και το οποίο εκτιμήθηκε πολύ λόγω της καινοτομίας της ανάλυσης. Ήταν, τολμώ να πω, σαν να ενσωματώθηκε μια νέα περιοχή στο σώμα των μαθηματικών. Φαίνεται ότι η επιτυχία αυτής της νέας ανάλυσης του προκάλεσε καρδιακούς πόνους. Την επέκρινε με χίλιους τρόπους, όλοι εξίσου γελοίοι, και αφού την επέκρινε σφοδρά, προσποιείται ότι είναι ο πρώτος συγγραφέας

> μιας θεωρίας που δεν την άκουσε ούτε να αναφέρεται. Ήξερε, ωστόσο, ότι το χειρόγραφό μου θα μπορούσε να εμφανιστεί μόνο μετά από περίπου επτά ή οκτώ χρόνια. Θα μπορούσε να έχει γνώση γι΄ αυτό μόνο υπό την ιδιότητά του ως μέλους της Ακαδημίας. Από αυτή την άποψη το χειρόγραφό μου θα έπρεπε να παραμείνει ιερό μέχρι να δημοσιοποιηθεί. *Dolus an virtus quis in hoste requirat?*»[3]

Παρά τα έργα των Μπερνούλι και Ντ΄ Αλαμπέρ, ο εμβολιασμός δεν πραγματοποιήθηκε σε μεγάλη κλίμακα στη Γαλλία. Ο βασιλιάς Λουδοβίκος Ξ΄΄ πέθανε από ευλογιά το 1774. Οι γιατροί της αυλής εμβολίασαν τα υπόλοιπα μέλη της βασιλικής οικογένειας λίγο αργότερα. Το πρόβλημα έχασε τη σημασία του όταν ο Έντουαρντ Τζένερ ανακάλυψε ότι ο εμβολιασμός των ανθρώπων με την ευλογιά της αγελάδας («δαμαλισμός») προστάτευε από την ευλογιά και ήταν ασφαλής. Το έργο του με τίτλο «Μια έρευνα για τα αίτια και τα αποτελέσματα του εμβολιασμού της ποικιλόχρωμης νόσου» δημοσιεύθηκε το 1798. Ο εμβολιασμός εξαπλώθηκε γρήγορα σε όλη την Ευρώπη. Παρ΄ όλα αυτά, οι μέθοδοι που αναπτύχθηκαν για τον υπολογισμό της αύξησης του προσδόκιμου ζωής αν απαλοιφθεί μια αιτία θανάτου χρησιμοποιούνται ακόμη και σήμερα.

Τις επόμενες δεκαετίες έγιναν διαθέσιμα στοιχεία σχετικά με την ηλικία στην οποία πέθαιναν οι άνθρωποι από ευλογιά. Το πρόβλημα επανεξετάστηκε ιδιαίτερα από

- τον Γιόχαν Χάινριχ Λάμπερτ, μαθηματικό της Ακαδημίας του Βερολίνου, το 1772,
- τον Εμανουέλ-Ετιέν Ντυβιλαρ, τότε υπεύθυνο για τη στατιστική του πληθυσμού στο Υπουργείο Εσωτερικών στο Παρίσι, στο έργο του «Ανάλυση και πίνακες της επίδρασης της ευλογιάς στη θνησιμότητα σε κάθε ηλικία» (1806), και
- τον Πιερ-Σιμόν Λαπλάς στην «Αναλυτική θεωρία των πιθανοτήτων» του (1812).

Οι Ντυβιλαρ και Λαπλάς έδειξαν για παράδειγμα πώς να τροποποιήσουν τον τύπο (4.7) όταν οι παράμετροι p και q εξαρτώνται από την ηλικία:

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

[3]«Πανουργία ἤ ἀνδρεία, τί σημαίνει μεταξὺ ἐχθρῶν;» Βιργίλιος: «Αινειάδα», Βιβλίο ΙΙ. Δηλαδή, «Τι σημασία έχει αν νικάμε τον εχθρό με πονηριά ή με την αξία μας;»

Εδώ, $p(x)$ είναι η πιθανότητα να πεθάνει κανείς από ευλογιά αν μολυνθεί στην ηλικία x και $q(x)$ είναι η πιθανότητα να μολυνθεί από ευλογιά στην ηλικία x.

Μετά την εργασία του αυτή για την ευλογιά, ο Ντανιέλ Μπερνούλι δεν εξέτασε κανένα άλλο πρόβλημα στη δυναμική των πληθυσμών. Πέθανε στη Βασιλεία το 1782. Ο Ντ΄ Αλαμπέρ πέθανε στο Παρίσι ένα χρόνο αργότερα.

Περαιτέρω ανάγνωση

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

Κεφάλαιο 5

Ο Μάλθους και τα εμπόδια στη γεωμετρική αύξηση (1798)

Το 1798 ο Μάλθους δημοσίευσε το «Δοκίμιο για την αρχή του πληθυσμού», στο οποίο υποστήριζε ότι η προσφορά τροφίμων δεν μπορούσε να ακολουθήσει για μεγάλο χρονικό διάστημα τη φυσική τάση των ανθρώπινων πληθυσμών να αυξάνονται εκθετικά. Αν ο πληθυσμός παρέμενε σχετικά σταθερός, αυτό συνέβαινε επειδή ένα μεγάλο μέρος της ανθρωπότητας υπέφερε από έλλειψη τροφής. Ο Μάλθους είδε την «αρχή του πληθυσμού» ως ένα επιχείρημα ενάντια στα γραπτά του Γκόντουιν και του Κοντορσέ, τα οποία έδιναν έμφαση στην πρόοδο των ανθρώπινων κοινωνιών. Το δοκίμιο του Μάλθους επηρέασε τη θεωρία της εξέλιξης του Δαρβίνου και του Γουάλας και επικρίθηκε από τον Μαρξ, αλλά εφαρμόστηκε στην πράξη με την κινεζική πολιτική του ενός παιδιού.

Ο Τόμας Ρόμπερτ Μάλθους (Malthus) γεννήθηκε το 1766 κοντά στο Λονδίνο, το έκτο από επτά παιδιά. Ο πατέρας του, φίλος και θαυμαστής του Ζαν-Ζακ Ρουσσώ, ήταν ο πρώτος του δάσκαλος. Το 1784 ο νεαρός Μάλθους άρχισε να σπουδάζει μαθηματικά στο Πανεπιστήμιο του Κέιμπριτζ. Πήρε το δίπλωμά του το 1791, έγινε υπότροφος του Jesus College το 1793 και αγγλικανός ιερέας το 1797.

Σχήμα 5.1: Μάλθους (1766–1834)

Το 1798 ο Μάλθους δημοσίευσε ανώνυμα ένα βιβλίο με τίτλο «Δοκίμιο για την Αρχή του Πληθυσμού, όπως αυτή επηρεάζει τη μελλοντική βελτίωση της κοινωνίας, με παρατηρήσεις στις εικασίες του κ. Γκόντουιν, του κ. Κοντορσέ και άλλων συγγραφέων». Ήταν μια αντίδραση απέναντι στο «Περί Πολιτικής Δικαιοσύνης» (1793) του Γκόντουιν και στο «Σκαρίφημα της Ιστορικής Εικόνας της Προόδου του Ανθρώπινου Πνεύματος» (1794) του Κοντορσέ. Παρά τις φρικαλεότητες που έκανε η Γαλλική Επανάσταση στο όνομα της προόδου, οι δύο συγγραφείς υποστήριζαν ότι η πρόοδος της κοινωνίας ήταν αναπόφευκτη. Ο Μάλθους δεν συμμεριζόταν την ίδια αισιοδοξία. Υποστήριξε επίσης ότι οι αγγλικοί νόμοι για τους φτωχούς, οι οποίοι βοηθούσαν τις φτωχές πολύτεκνες οικογένειες, ευνοούσαν την αύξηση του πληθυσμού χωρίς να ενθαρρύνουν ανάλογη αύξηση της παραγωγής τροφίμων. Του φάνηκε ότι οι νόμοι αυτοί δεν ανακούφιζαν πραγματικά τους φτωχούς- το αντίθετο μάλιστα. Γενικότερα, με τον πληθυσμό να τείνει να αυξάνεται πάντα ταχύτερα από την παραγωγή τροφίμων, ένα μέρος της κοινωνίας φαινόταν να είναι καταδικασμένο στη δυστυχία, την πείνα ή τις επιδημίες: αυτές είναι οι μάστιγες που επιβραδύνουν την αύξηση του πληθυσμού και που, κατά τη γνώμη του Μάλθους, αποτελούν τα κύρια εμπόδια στην πρόοδο της κοινωνίας. Όλες οι θεωρίες που υπόσχονταν πρόοδο θα ήταν απλώς ουτοπικές. Οι ιδέες αυτές οδήγησαν τον Μάλθους να δημοσιεύσει το βιβλίο του το 1798. Να πώς συνόψισε τις θέσεις του:

> [...] «η δύναμη του πληθυσμού είναι επ΄ άπειρον μεγαλύτερη από τη δύναμη της γης να παράγει τα προς το ζην για τον άνθρωπο. Ο πληθυσμός, όταν δεν ελέγχεται, αυξάνεται με γεωμετρική πρόοδο. Η διαβίωση αυξάνεται μόνο με αριθμητική πρόοδο. Μια μικρή εξοικείωση με τους αριθμούς θα δείξει την απεραντοσύνη της πρώτης δύναμης σε σύγκριση με τη δεύτερη. Σύμφωνα με τον νόμο της φύσης μας που καθιστά την τροφή απαραίτητη για τη ζωή του ανθρώπου, οι επιπτώσεις αυτών των δύο άνισων δυνάμεων πρέπει να διατηρούνται ίσες. Αυτό συνεπάγεται έναν ισχυρό και διαρκώς λειτουργικό έλεγχο του πληθυσμού από τη δυσκολία της διαβίωσης. Αυτή η δυσκολία πρέπει να εμπίπτει κάπου και πρέπει αναγκαστικά να γίνεται έντονα αισθητή από ένα μεγάλο μέρος της ανθρωπότητας.»

Το βιβλίο του Μάλθους ήταν πολύ επιτυχημένο. Περιείχε λίγα δεδομένα. Ο Μάλθους παρατήρησε, για παράδειγμα, ότι ο πληθυσμός των ΗΠΑ διπλασιαζόταν κάθε είκοσι πέντε χρόνια κατά τη διάρκεια του δέκατου όγδοου αιώνα. Δεν προσπάθησε πραγματικά να μεταφράσει τις θέσεις του σε μαθηματικά μοντέλα, αλλά άνοιξε τον δρόμο για τις μεταγενέστερες εργασίες των Αδόλφου Κετελέ και Πιερ-Φρανσουά Φερχούλστ, οι οποίοι θα αποτελέσουν το αντικείμενο του επόμενου κεφαλαίου.

Μετά τη δημοσίευση του βιβλίου του, ο Μάλθους ταξίδεψε με φίλους του πρώτα στη Γερμανία, τη Σκανδιναβία και τη Ρωσία και στη συνέχεια στη Γαλλία και στην Ελβετία. Συγκεντρώνοντας τις πληροφορίες που συνέλεξε κατά τη διάρκεια των ταξιδιών του, δημοσίευσε με το όνομά του μια πολύ διευρυμένη δεύτερη έκδοση το 1803, με διαφορετικό υπότιτλο: «Δοκίμιο για την αρχή του πληθυσμού, ή μια άποψη των παρελθόντων και σημερινών επιπτώσεών του στην ανθρώπινη ευτυχία, με μια έρευνα για τις προοπτικές μας όσον αφορά τη μελλοντική άρση ή τον μετριασμό των κακών που προκαλεί». Αυτή η νέα έκδοση συζητούσε λεπτομερώς τα εμπόδια στην αύξηση του πληθυσμού σε διάφορες χώρες: καθυστερημένος γάμος, εκτρώσεις, παιδοκτονία, πείνα, πόλεμος, επιδημίες, οικονομικοί παράγοντες... Για τον Μάλθους, ο καθυστερημένος γάμος ήταν η καλύτερη επιλογή για τη σταθεροποίηση του πληθυσμού. Ακολούθησαν άλλες τέσσερις εκδόσεις του βιβλίου το 1806, το 1807, το 1817 και το 1826. Το 1805 ο Μάλθους έγινε καθηγητής ιστορίας και πολιτικής οικονομίας σε μια νέα σχολή που ίδρυσε η Εταιρεία των Δυτικών Ινδιών για τους υπαλλήλους της. Δημοσίευσε επίσης το «Μια έρευνα για τη φύση και την πρόοδο του ενοικίου» (1815) και το «Αρχές πολιτικής οικονομίας» (1820). Το 1819 ο Μάλθους εξελέγη μέλος της Βασιλικής Εταιρείας. Το 1834 ήταν ένα από τα ιδρυτικά μέλη της Στατιστικής Εταιρείας. Πέθανε κοντά στο Μπαθ το ίδιο έτος.

Το έργο του Μάλθους επηρέασε σημαντικά την ανάπτυξη της θεωρίας της εξέλιξης. Ο Κάρολος Δαρβίνος, επιστρέφοντας από το ταξίδι του με το Μπιγκλ, διάβασε το βιβλίο του Μάλθους για τον πληθυσμό το 1838. Να τι έγραψε στην εισαγωγή του διάσημου βιβλίου του «Η καταγωγή των ειδών», που εκδόθηκε το 1859:

> «Στο επόμενο κεφάλαιο θα εξεταστεί ο Αγώνας για την Ύπαρξη μεταξύ όλων των οργανικών όντων σε ολόκληρο τον κόσμο, ο οποίος αναπόφευκτα προκύπτει από τις υψηλές γεωμετρικές τους δυνάμεις αύξησης. Αυτό είναι το δόγμα του Μάλθους, εφαρμοσμένο σε ολόκληρο το ζωικό και φυτικό βασίλειο.»

Ο Άλφρεντ Ράσελ Γουάλας, ο οποίος ανέπτυξε τη θεωρία της εξέλιξης την ίδια εποχή με τον Δαρβίνο, είπε επίσης ότι οι ιδέες του προέκυψαν μετά την ανάγνωση του βιβλίου του Μάλθους.

Αντίθετη είναι όμως η άποψη του Καρλ Μαρξ για την επιτυχία του βιβλίου του Μάλθους, όπως μπορεί να διαβάσει κανείς σε μια υποσημείωση του «Κεφαλαίου» του:

> «Αν ο αναγνώστης μού θυμίσει τον Μάλθους, που το έργο του Πραγματεία για τον Πληθυσμό βγήκε το 1798, του υπενθυμίζω πως το σύγγραμμα αυτό στην πρώτη του μορφή δεν είναι παρά μια μαθητική, επιφανειακή λογοκλοπή από τούς Ντεφώ, σέρ Τζέιμς Στούαρτ, Τάουνσεντ, Φραγκλίνο, Ουάλας κλπ. και δεν περιέχει ούτε μια θέση πού να την έχει σκεφτεί ο ίδιος.
>
> Ο μεγάλος θόρυβος που προκάλεσε ο λίβελος αυτός οφείλεται αποκλειστικά σε κομματικά συμφέροντα. Η γαλλική επανάσταση είχε βρει φανατικούς υπερασπιστές στο Βρετανικό βασίλειο· η “πληθυσμιακή αρχή”, που καταστρώθηκε σιγάσιγά το 18ο αιώνα και που μετά, στην καρδιά μιας μεγάλης κοινωνικής κρίσης, διατυμπανίστηκε σαν το αλάθητο αντίδοτο ενάντια στις θεωρίες του Κοντορσέ και άλλων, χαιρετίστηκε με αλαλαγμούς από την αγγλική ολιγαρχία σαν ο μεγάλος εξολοθρευτής κάθε όρεξης για ανθρωπινή πρόοδο. Ο Μάλθους, που τον ξάφνιασε εξαιρετικά η μεγάλη του επιτυχία, επιδόθηκε τότε να στουμπώνει επιπόλαια ερανισμένο υλικό στο παλιό σχήμα και να προσθέτει καινούργιο, χωρίς να το ΄χει ανακαλύψει ωστόσο ο Μάλθους, άλλα που το ΄χει απλώς ιδιοποιηθεί από άλλους.»

Σίγουρα οι θέσεις του Μάλθους δεν ήταν εντελώς νέες. Για παράδειγμα, η ιδέα ότι ο πληθυσμός τείνει να αυξάνεται γεωμετρικά αποδίδεται συχνά σε αυτόν[1], παρόλο που είδαμε στο Κεφάλαιο 3 ότι η ιδέα αυτή ήταν ήδη γνωστή στον Όιλερ μισό αιώνα νωρίτερα. Ωστόσο, ο Μάλθους της έδωσε δημοσιότητα συνδέοντάς την με πολεμικό τρόπο με πραγματικά νομοθετικά προβλήματα. Κατά ειρωνικό τρόπο, ήταν στην κομμουνιστική Κίνα που η πρόταση του Μάλθους για περιορισμό των γεννήσεων θα έβρισκε την πιο εντυπωσιακή εφαρμογή της (βλ. Κεφάλαιο 25).

Περαιτέρω ανάγνωση

1. Condorcet: *Esquisse d’un tableau historique des progrès de l’esprit humain.* Agasse, Paris (1794). gallica.bnf.fr

[1] Ο Ρ. Α. Φίσερ (βλ. Κεφάλαια 14 και 20) θα ονόμαζε «μαλθουσιανή παράμετρο» τον ρυθμό αύξησης των πληθυσμών. Ο Μάλθους ανέφερε την πραγματεία του Σίσμιλχ στο δικό του βιβλίο.

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*. Robinson, London (1793). archive.org
4. Malthus, T.R.: *An Essay on the Principle of Population* (1798). econlib.org
5. Μαρξ, Κ. (Μετάφραση: Μαυρομμάτης, Π.): «Το Κεφάλαιο, τόμος πρώτος». Σύγχρονη εποχή, Αθήνα (2002)
6. Simpkins, D.M.: Malthus, Thomas Robert. In: Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 9, 67–71. Scribner, New York (1974)

Κεφάλαιο 6

Ο Φερχούλστ και η λογιστική εξίσωση (1838)

Το 1838 ο Βέλγος μαθηματικός Φερχούλστ εισήγαγε τη λογιστική εξίσωση, η οποία αποτελεί ένα είδος γενίκευσης της εξίσωσης για την εκθετική αύξηση, αλλά με μια μέγιστη τιμή για τον πληθυσμό. Χρησιμοποίησε δεδομένα από διάφορες χώρες, ιδίως το Βέλγιο, για να εκτιμήσει τις άγνωστες παραμέτρους. Το έργο του ἕρηυλστ ανακαλύφθηκε εκ νέου μόλις τη δεκαετία του 1920.

Ο Πιερ-Φρανσουά Φερχούλστ (**Verhulst**) γεννήθηκε το 1804 στις Βρυξέλλες. Έλαβε διδακτορικό δίπλωμα στα μαθηματικά από το Πανεπιστήμιο της Γάνδης το 1825. Ενδιαφερόταν επίσης για την πολιτική. Ενώ βρισκόταν στην Ιταλία για να αντιμετωπίσει τη φυματίωσή του, υποστήριξε χωρίς επιτυχία τη δημιουργία ενός συντάγματος για τα Παπικά Κράτη. Μετά την επανάσταση του 1830 και την ανεξαρτησία του Βελγίου, δημοσίευσε ένα ιστορικό δοκίμιο για έναν πατριώτη του 18ου αιώνα. Το 1835 έγινε καθηγητής μαθηματικών στο νεοσύστατο Ελεύθερο Πανεπιστήμιο των Βρυξελλών.

Σχήμα 6.1:
Φερχούλστ (1804–1849)

Την ίδια χρονιά, το 1835, ο συμπατριώτης του Αδόλφος Κετελέ, στατιστικός και διευθυντής του αστεροσκοπείου των Βρυξελλών, δημοσίευσε την «Πραγματεία για τον άνθρωπο και την ανάπτυξη των ικανοτήτων του». Ο Κετελέ υποστήριξε ότι οι πληθυσμοί δεν μπορούσαν να αυξάνονται γεωμετρικά για μεγάλο χρονικό διάστημα, επειδή τα εμπόδια που ανέφερε ο Μάλθους αποτελούσαν ένα είδος «αντίστασης», την οποία θεωρούσε (κατ΄ αναλογία με τη μηχανική) ανάλογη του τετραγώνου της ταχύτητας αύξησης του πληθυσμού. Αυτή η αναλογία δεν είχε καμία πραγματική βάση, αλλά ενέπνευσε τον Φερχούλστ.

Πράγματι, ο Φερχούλστ δημοσίευσε το 1838 ένα «Σχόλιο για το νόμο της αύξησης των πληθυσμών». Ακολουθούν ορισμένα αποσπάσματα:

> «Γνωρίζουμε ότι ο περίφημος Μάλθους έδειξε την αρχή ότι ο ανθρώπινος πληθυσμός τείνει να αυξάνεται με γεωμετρική πρόοδο, ώστε να διπλασιάζεται μετά από ένα ορισμένο χρονικό διάστημα, για παράδειγμα κάθε είκοσι πέντε χρόνια. Η πρόταση αυτή είναι αδιαμφισβήτητη, αν αγνοηθεί η αυξανόμενη δυσκολία εύρεσης τροφής [...].
>
> Η εικονική αύξηση του πληθυσμού περιορίζεται, επομένως, από το μέγεθος και την ευφορία της χώρας. Κατά συνέπεια, ο πληθυσμός πλησιάζει όλο και περισσότερο σε μια στάσιμη κατάσταση.»

Ο Φερχούλστ πιθανότατα συνειδητοποίησε ότι η μηχανική αναλογία του Κετελέ δεν ήταν λογική και πρότεινε αντ΄ αυτού την ακόλουθη (και αυτή κάπως αυθαίρετη) διαφορική εξίσωση για τον πληθυσμό $P(t)$ τη χρονική στιγμή t:

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

Όταν ο πληθυσμός $P(t)$ είναι μικρός σε σχέση με την παράμετρο K, έχουμε την προσεγγιστική εξίσωση

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

της οποίας η λύση είναι $P(t) \approx P(0)\,e^{rt}$, δηλαδή η εκθετική αύξηση[1]. Ο ρυθμός ανάπτυξης μειώνεται καθώς το $P(t)$ πλησιάζει προς το K. Θα γινόταν ακόμη και αρνητικός εάν το $P(t)$ μπορούσε να υπερβεί το K. Για να πάρουμε την ακριβή έκφραση της λύσης της εξίσωσης (6.1), μπορούμε να προχωρήσουμε όπως ο Ντάνιελ Μπερνούλι για την εξίσωση (4.5).

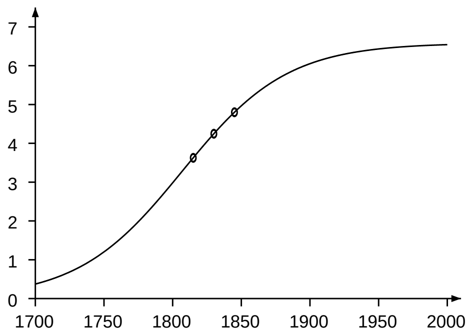
[1] Συνήθως μιλάμε για γεωμετρική αύξηση σε μοντέλα διακριτού χρόνου και για εκθετική αύξηση σε μοντέλα συνεχούς χρόνου, αλλά ουσιαστικά πρόκειται για το ίδιο πράγμα.

Διαιρώντας την εξίσωση (6.1) με P^2 και θέτοντας $p = 1/P$, έχουμε $dp/dt = -r\,p + r/K$. Με $q = p - 1/K$, έχουμε $dq/dt = -r\,q$ και $q(t) = q(0)\,e^{-rt} = (1/P(0) - 1/K)\,e^{-rt}$. Έτσι μπορούμε να συμπεράνουμε τα $p(t)$ και $P(t)$.

Τελικά έχουμε μετά από αναδιάταξη

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

Ο συνολικός πληθυσμός αυξάνεται προοδευτικά από $P(0)$ τη χρονική στιγμή $t = 0$ έως το όριο K, το οποίο επιτυγχάνεται μόνο όταν $t \to +\infty$ (σχήμα 6.2).



Σχήμα 6.2: Ο πληθυσμός του Βελγίου (σε εκατομμύρια) και η λογιστική καμπύλη. Τα σημεία δεδομένων αντιστοιχούν στα έτη 1815, 1830 και 1845. Οι τιμές των παραμέτρων είναι αυτές του άρθρου του 1845.

Χωρίς να δώσει τις τιμές που χρησιμοποίησε για τις άγνωστες παραμέτρους r και K, ο Φερχούλστ συνέκρινε το αποτέλεσμά του με δεδομένα σχετικά με τον πληθυσμό της Γαλλίας μεταξύ 1817 και 1831, του Βελγίου μεταξύ 1815 και 1833, της κομητείας του Έσσεξ στην Αγγλία μεταξύ 1811 και 1831 και της Ρωσίας μεταξύ 1796 και 1827. Η προσαρμογή αποδείχθηκε αρκετά καλή.

Το 1840 ο Φερχούλστ έγινε καθηγητής στη Βασιλική Στρατιωτική Σχολή των Βρυξελλών. Το επόμενο έτος δημοσίευσε μια «Στοιχειώδη πραγματεία των ελλειπτικών συναρτήσεων» και εξελέγη μέλος της Βασιλικής Ακαδημίας του Βελγίου. Το 1845 συνέχισε τις μελέτες του για τον πληθυσμό με ένα άρθρο με τίτλο «Μαθηματικές έρευνες για τον νόμο της αύξησης των πληθυσμών». Αρχικά στράφηκε στην παρατήρηση του

Μάλθους σύμφωνα με την οποία ο πληθυσμός των ΗΠΑ διπλασιαζόταν κάθε 25 χρόνια (πίνακας 6.1).

Πίνακας 6.1: Επίσημες απογραφές του πληθυσμού των ΗΠΑ.

Έτος	Πληθυσμός	Έτος	Πληθυσμός
1790	3.929.827	1820	9.638.131
1800	5.305.925	1830	12.866.020
1810	7.239.814	1840	17.062.566

Αν υπολογίσουμε τον λόγο μεταξύ του πληθυσμού του έτους $n+10$ και του πληθυσμού του έτους n, θα βρούμε αντίστοιχα 1,350, 1,364, 1,331, 1,335 και 1,326, ο οποίος είναι αρκετά σταθερός. Συνεπώς, ο πληθυσμός πολλαπλασιάστηκε κατά μέσο όρο κατά 1,34 κάθε 10 χρόνια και κατά $1{,}34^{25/10} \approx 2{,}08$ κάθε 25 χρόνια. Έτσι συνέχισε να διπλασιάζεται κάθε 25 χρόνια από το δοκίμιο του Μάλθους, σχεδόν μισό αιώνα νωρίτερα. Ωστόσο, ο Φερχούλστ πρόσθεσε:

> «Δεν θα επιμείνουμε στην υπόθεση της γεωμετρικής προόδου, δεδομένου ότι μπορεί να ισχύει μόνο σε πολύ ειδικές περιστάσεις- για παράδειγμα, όταν μια εύφορη περιοχή σχεδόν απεριόριστου μεγέθους τυχαίνει να κατοικείται από ανθρώπους με προηγμένο πολιτισμό, όπως συνέβη με τις πρώτες αμερικανικές αποικίες.»

Στο άρθρο του ο Φερχούλστ επέστρεψε επίσης στην εξίσωση (6.1), την οποία ονόμασε «λογιστική». Παρατήρησε ότι η καμπύλη $P(t)$ αυξάνεται με θετική καμπυλότητα (είναι κυρτή) όσο $P(t) < K/2$ και στη συνέχεια συνεχίζει να αυξάνεται προς K αλλά με αρνητική καμπυλότητα (είναι κοίλη) μόλις $P(t) > K/2$. Έτσι, η καμπύλη έχει το σχήμα ενός παραμορφωμένου γράμματος Σ (σχήμα 6.2).

Πράγματι,

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

Έτσι, $\frac{d^2P}{dt^2} > 0$ αν $P < K/2$ και $\frac{d^2P}{dt^2} < 0$ αν $P > K/2$.

Ο Φερχούλστ εξήγησε επίσης πώς οι παράμετροι r και K μπορούν να εκτιμηθούν από τον πληθυσμό $P(t)$ σε τρία διαφορετικά, αλλά σε ίσες αποστάσεις μεταξύ τους έτη. Αν P_0 είναι ο πληθυσμός τη χρονική στιγμή $t=0$, P_1 αυτός τη χρονική στιγμή $t=T$ και P_2 αυτός τη χρονική στιγμή

$t = 2T$, τότε επίπονοι υπολογισμοί ξεκινώντας από την εξίσωση (6.2) δείχνουν ότι

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

Χρησιμοποιώντας τις εκτιμήσεις για τον πληθυσμό του Βελγίου κατά τα έτη 1815, 1830 και 1845 (αντίστοιχα 3,627, 4,247 και 4,801 εκατομμύρια), έλαβε $K = 6{,}584$ εκατομμύρια και $r = 2{,}6\%$ ανά έτος. Στη συνέχεια, μπορούσε να χρησιμοποιήσει την εξίσωση (6.2) για να προβλέψει ότι ο πληθυσμός του Βελγίου θα ήταν 4,998 εκατομμύρια στην αρχή του έτους 1851 και 6,064 εκατομμύρια στην αρχή του έτους 1900 (σχήμα 6.2). Ο Φερχούλστ έκανε μια παρόμοια μελέτη για τη Γαλλία. Εκτίμησε ότι $K = 39{,}685$ εκατομμύρια και $r = 3{,}2\%$ ανά έτος. Καθώς οι πληθυσμοί του Βελγίου και της Γαλλίας έχουν εν τω μεταξύ ξεπεράσει σε μεγάλο βαθμό αυτές τις τιμές του K, βλέπουμε ότι η λογιστική εξίσωση μπορεί να αποτελέσει ένα ρεαλιστικό μοντέλο μόνο για χρονικές περιόδους μερικών δεκαετιών, όπως στο άρθρο του Φερχούλστ το 1838, αλλά όχι για μεγαλύτερες περιόδους.

Το 1847 εμφανίστηκε η «Δεύτερη έρευνα για το νόμο της αύξησης των πληθυσμών» στην οποία ο Φερχούλστ εγκατέλειψε τη λογιστική εξίσωση και επέλεξε μια διαφορική εξίσωση που μπορεί να γραφεί στη μορφή

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

Πίστευε ότι η εξίσωση αυτή θα ίσχυε όταν ο πληθυσμός $P(t)$ είναι πάνω από ένα ορισμένο όριο. Η λύση είναι

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

Χρησιμοποιώντας τα ίδια δημογραφικά δεδομένα για το Βέλγιο, ο Φερχούλστ εκτίμησε εκ νέου τις παραμέτρους r και K. Αυτή τη φορά βρήκε $K = 9{,}4$ εκατομμύρια για τον μέγιστο πληθυσμό. Βλέπουμε πόσο πολύ μπορεί να εξαρτηθεί το αποτέλεσμα από την επιλογή του μοντέλου!

Ο Φερχούλστ έγινε πρόεδρος της Βασιλικής Ακαδημίας του Βελγίου το 1848, αλλά πέθανε τον επόμενο χρόνο στις Βρυξέλλες, πιθανώς από φυματίωση. Παρά τη διστακτικότητα του Φερχούλστ για τις εξισώσεις του μοντέλου, η λογιστική εξίσωση επανήλθε ανεξάρτητα αρκετές δεκαετίες αργότερα από διαφορετικά άτομα. Ο Ρόμπερτσον τη χρησιμοποίησε το 1908 για να μοντελοποιήσει την ατομική ανάπτυξη ζώων, φυτών, ανθρώπων και οργάνων του σώματος. Οι ΜακΚέντρικ και Κεσάβα Πάι τη χρησιμοποίησαν το 1911 για την ανάπτυξη πληθυσμών μικροοργανισμών. Οι Περλ και Ριντ το χρησιμοποίησαν το 1920 για την αύξηση του πληθυσμού των ΗΠΑ, ο οποίος είχε αρχίσει να επιβραδύνεται. Το 1922 ο Περλ πρόσεξε τελικά το έργο του Φερχούλστ. Από τότε, η λογιστική εξίσωση ενέπνευσε πολλές εργασίες (βλ. κεφάλαια 13, 20 και 24). Ο μέγιστος πληθυσμός K έγινε τελικά γνωστός ως «φέρουσα ικανότητα».

Περαιτέρω ανάγνωση

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

Κεφάλαιο 7

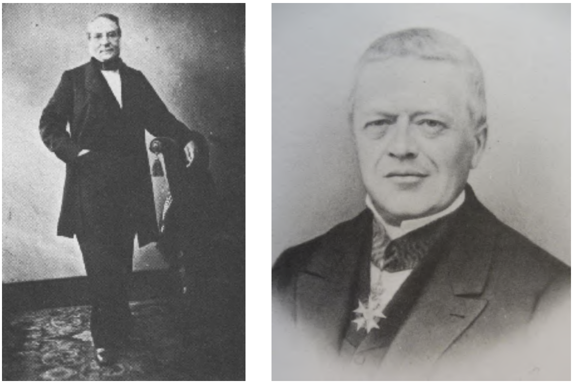
Ο Μπιενεμέ, ο Κουρνό και η εξάλειψη των οικογενειακών ονομάτων (1845–1847)

Ο Γάλλος στατιστικός Μπιενεμέ κατάλαβε το 1845 πώς να υπολογίσει την πιθανότητα εξαφάνισης ενός οικογενειακού ονόματος, εάν κάθε άνδρας έχει έναν αριθμό γιων που ακολουθεί μια δεδομένη κατανομή πιθανότητας. Εάν ο μέσος αριθμός των γιων είναι μικρότερος ή ίσος με ένα, το οικογενειακό όνομα θα εκλείψει. Αν ο μέσος όρος είναι μεγαλύτερος της μονάδας, η πιθανότητα εξαφάνισης είναι αυστηρά μικρότερη της μονάδας. Η απόδειξη του αποτελέσματός του δημοσιεύθηκε δύο χρόνια αργότερα σε ένα βιβλίο που έγραψε ο φίλος του Κουρνό. Τα έργα αυτά ανακαλύφθηκαν εκ νέου μόλις πρόσφατα.

Ο Ιρενέ-Ζυλ Μπιενεμέ (**Bienaymé**) γεννήθηκε το 1796 στο Παρίσι. Σπούδασε στην Πολυτεχνική Σχολή του Παρισιού και έκανε καριέρα στο Υπουργείο Οικονομικών, φτάνοντας μέχρι το υψηλό επίπεδο του γενικού επιθεωρητή. Επηρεασμένος από το βιβλίο «Αναλυτική θεωρία των πιθανοτήτων» που έγραψε ο Λαπλάς, ο Μπιενεμέ βρήκε επίσης χρόνο να δημοσιεύσει άρθρα για πολλές εφαρμογές της θεωρίας των πιθανοτήτων, όπως δημογραφικές και ιατρικές στατιστικές (παιδική θνησιμότητα, αριθμός γεννήσεων, προσδόκιμο ζωής), πιθανότητα σφαλμάτων στη δικαιοσύνη, θεωρία ασφάλισης και αντιπροσωπευτικότητα των εκλογικών συστημάτων.

Το 1845 ο Μπιενεμέ έγραψε ένα σύντομο σημείωμα «Σχετικά με το νόμο του πολλαπλασιασμού και τη διάρκεια των οικογενειών», το οποίο δημοσιεύθηκε στο δελτίο της Εταιρείας Φιλομαθών του Παρισιού. Πολλοί συγγραφείς είχαν ήδη γράψει για το θέμα αυτό. Στη δεύτερη έκδοση της «Πραγματείας για την Αρχή του Πληθυσμού» (1803), ο Μάλθους συμπεριέλαβε ένα κεφάλαιο για τον πληθυσμό της Ελβετίας και παρατήρησε ότι

> «στην πόλη της Βέρνης, από το έτος 1583 έως το 1654, το κυρίαρχο συμβούλιο είχε δεχθεί στην αστική τάξη 487 οικογένειες, από τις οποίες οι 379 εξαφανίστηκαν μέσα σε δύο αιώνες και το 1783 παρέμειναν μόνο 108.»



Σχήμα 7.1: Μπιενεμέ (1796–1878) και Κουρνό (1801–1877)

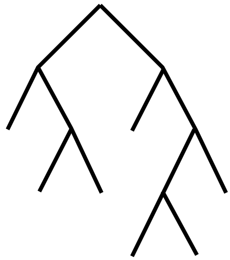
Το 1842 ο Τόμας Ντούμπλεδεϊ υποστήριξε γενικότερα ότι οι οικογένειες της ανώτερης τάξης που προέρχονταν από την αριστοκρατία ή την αστική τάξη είχαν μεγαλύτερη τάση να εξαφανίζονται από τις οικογένειες της κατώτερης τάξης. Παρόμοιες ιδέες διατυπώθηκαν στη Γαλλία από τον Εμίλ Λίτρε το 1844 σε ένα κείμενο εισαγωγής στη θετικιστική φιλοσοφία του Ογκίστ Κοντ και από τον Μπενουιστόν ντε Σατόνεφ – φίλο του Μπιενεμέ – ο οποίος δημοσίευσε το 1845 ένα δοκίμιο «Σχετικά με τη διάρκεια των ευγενών οικογενειών στη Γαλλία».

Σε αυτό το πλαίσιο, ο Μπιενεμέ προσπάθησε να εξηγήσει πώς είναι δυνατόν ο πληθυσμός μιας χώρας να αυξάνεται γεωμετρικά, ενώ ένας μεγάλος αριθμός οικογενειών εξαφανίζονται. Για να αντιμετωπίσει αυτό το πρόβλημα εξέτασε την απλουστευμένη περίπτωση όπου όλοι οι άνδρες θα είχαν τις ίδιες πιθανότητες να έχουν 0, 1, 2, 3... γιους που θα έφταναν στην ενηλικίωση. Πιο συγκεκριμένα, αναρωτήθηκε ποια ήταν η πιθανότητα ένας άνδρας να έχει απογόνους που να φέρουν το όνομά του μετά από n γενιές. Αν ο μέσος αριθμός των γιων είναι μικρότερος από ένα, είναι σαφές ότι η πιθανότητα αυτή θα πρέπει να τείνει στο μηδέν καθώς το n αυξάνεται στο άπειρο. Ο Μπιενεμέ παρατήρησε ότι το ίδιο συμπέρασμα θα παρέμενε αληθές[1] αν ο μέσος αριθμός των γιων ήταν ακριβώς ένα, π.χ. αν υπάρχει πιθανότητα 1/2 να μην έχει κανείς γιο και πιθανότητα 1/2 να έχει δύο γιους (Σχήμα 7.2). Αλλά σε αυτή την περίπτωση η πιθανότητα να έχουμε απογόνους στη γενιά n τείνει στο μηδέν πιο αργά: στο παράδειγμα θα εξακολουθούσε να είναι 5% μετά από 35 γενιές, δηλαδή

[1] Εκτός αν κάθε άνδρας έχει ακριβώς έναν γιο.

μετά από έντεκα ή δώδεκα αιώνες αν υπάρχουν τρεις γενιές ανά αιώνα[2]. Ο Μπιενεμέ παρατήρησε τέλος ότι αν ο μέσος αριθμός των γιων είναι μεγαλύτερος από ένα, η εξαφάνιση της οικογενειακής γραμμής δεν είναι σίγουρη: η πιθανότητά της μπορεί να υπολογιστεί με την επίλυση κάποιας αλγεβρικής εξίσωσης.

Σχήμα 7.2: Τεχνητό παράδειγμα οικογενειακού δέντρου. Ο πρόγονος βρίσκεται στην κορυφή του δέντρου. Σε κάθε γενιά, οι άνδρες έχουν πιθανότητα 1/2 να μην έχουν κανένα γιο και πιθανότητα 1/2 να έχουν δύο γιους.



Το άρθρο του Μπιενεμέ δεν περιείχε περισσότερες εξηγήσεις. Το 1847 ο φίλος του Αντουάν Ογκιστέν Κουρνό (Cournot), μαθηματικός και οικονομολόγος, συμπεριέλαβε κάποιες λεπτομέρειες σε ένα βιβλίο με τίτλο «Περί της αρχής και των ορίων της αντιστοιχίας μεταξύ άλγεβρας και γεωμετρίας». Παρουσίασε το πρόβλημα με τη μορφή τυχερού παιχνιδιού, αλλά αναγνώρισε ότι ήταν πανομοιότυπο με τη μελέτη του Μπιενεμέ για την εξαφάνιση των οικογενειακών ονομάτων. Αν διατηρήσουμε την ερμηνεία με όρους οικογενειακών ονομάτων, ο Κουρνό εξέτασε πρώτα την ειδική περίπτωση όπου οι άνδρες έχουν το πολύ δύο γιους, με p_0, p_1 και p_2 να είναι αντίστοιχα οι πιθανότητες να έχουν 0, 1 ή 2 γιους. Φυσικά, $p_0+p_1+p_2=1$. Ξεκινώντας από έναν πρόγονο, η πιθανότητα εξαφάνισης μετά από μια μόνο γενιά, που την ονομάζουμε x_1, είναι προφανώς ίση με p_0. Η πιθανότητα εξαφάνισης μέσα σε δύο γενιές είναι $x_2 = p_0 + p_1 x_1 + p_2 x_1{}^2$: είτε η οικογένεια είχε ήδη εξαφανιστεί στην πρώτη γενιά (πιθανότητα p_0), είτε υπήρχε μόνο ένας γιος στην πρώτη γενιά που δεν είχε αρσενικούς απογόνους (πιθανότητα $p_1 x_1$), είτε υπήρχαν δύο γιοι στην πρώτη γενιά και καθένας από αυτούς δεν είχε αρσενικούς απογόνους (πιθανότητα $p_2 x_1{}^2$). Γενικότερα, η πιθανότητα εξαφάνισης μέσα σε n γενιές είναι

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

[2] Όπως θα δούμε παρακάτω, η πιθανότητα αυτή είναι ίση με $1-x_{35}$ με $x_{n+1} = \frac{1}{2} + \frac{1}{2} x_n{}^2$ και $x_0 = 0$.

Πράγματι, αν υπάρχουν για παράδειγμα δύο γιοι στην πρώτη γενιά (πιθανότητα p_2), η οικογένεια θα εξαφανιστεί $n-1$ γενιές αργότερα (δηλαδή στη γενιά n) με πιθανότητα ίση με $(x_{n-1})^2$. Ο Κουρνό παρατήρησε ότι x_n είναι μια αύξουσα ακολουθία με $x_n \leqslant 1$ για όλα τα n. Έτσι, το x_n έχει ένα όριο $x_\infty \leqslant 1$, το οποίο είναι λύση της εξίσωσης

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

Χρησιμοποιώντας την $p_1 = 1 - p_0 - p_2$, η εξίσωση αυτή είναι ισοδύναμη με την

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

Επομένως, υπάρχουν δύο ρίζες: $x = 1$ και $x = p_0/p_2$. Μπορούμε να διακρίνουμε τρεις περιπτώσεις ανάλογα με τον μέσο αριθμό των υιών $p_1 + 2p_2$, ο οποίος είναι επίσης ίσος με $1 - p_0 + p_2$ και τον οποίο θα ονομάσουμε $\mathscr{R}_0$. Αν $\mathscr{R}_0 < 1$, τότε $p_0/p_2 > 1$. Επομένως, $x = 1$ είναι η μόνη δυνατή τιμή για το όριο x_∞. Σίγουρα το όνομα της οικογένειας θα εξαφανιστεί. Αν $\mathscr{R}_0 = 1$, και οι δύο ρίζες είναι ίσες με 1 και το συμπέρασμα είναι το ίδιο. Αν $\mathscr{R}_0 > 1$, τότε ο Κουρνό υποστήριξε ότι το x_∞ πρέπει να είναι ίσο με τη δεύτερη ρίζα p_0/p_2, καθώς η πιθανότητα εξαφάνισης πρέπει προφανώς να είναι 0 στην ειδική περίπτωση όπου $p_0 = 0$.

Ο Κουρνό ανέφερε εν συντομία τη γενικότερη περίπτωση όπου οι άνδρες μπορούν να έχουν το πολύ m γιους με πιθανότητες p_0, p_1, ... , p_m. Το συμπέρασμα εξαρτάται με τον ίδιο τρόπο από την τιμή του

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

του μέσου αριθμού των γιων, σε σχέση με το 1. Η εξίσωση για x_∞, η οποία είναι

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

έχει πάντα τη ρίζα $x = 1$. Έχει μόνο μία άλλη θετική ρίζα, η οποία δίνει την πιθανότητα εξαφάνισης x_∞ όταν $\mathscr{R}_0 > 1$.

Δυστυχώς το άρθρο του Μπιενεμέ και οι λίγες σελίδες στο βιβλίο του Κουρνό πέρασαν εντελώς απαρατήρητες εκείνη την εποχή. Το άρθρο έγινε αντιληπτό μόλις τη δεκαετία του 1970 και οι σελίδες του βιβλίου είκοσι χρόνια αργότερα! Εν τω μεταξύ το πρόβλημα και η λύση του είχαν ανακαλυφθεί εκ νέου από άλλους και το θέμα είχε αναπτυχθεί σημαντικά. Θα επανέλθουμε σε αυτό στα κεφάλαια 9, 17 και 18.

Ο Μπιενεμέ αναγκάστηκε να παραιτηθεί από τη θέση του στο Υπουργείο Οικονομικών μετά την επανάσταση του 1848. Η έδρα της θεωρίας πιθανοτήτων στο Πανεπιστήμιο του Παρισιού, για την οποία ήταν σίγουρα ο καλύτερος υποψήφιος, δόθηκε επίσης σε κάποιον άλλον. Παρ' όλα αυτά, ο Μπιενεμέ μπόρεσε να εργαστεί ξανά στο Υπουργείο Οικονομικών μετά το 1850, αλλά παραιτήθηκε το 1852. Αργότερα το ίδιο έτος εξελέγη στην Ακαδημία Επιστημών, όπου ήταν ειδικός στον τομέα της στατιστικής. Το 1853 απέδειξε αυτό που ορισμένα σύγχρονα εγχειρίδια αποκαλούν ανισότητα «Μπιενεμέ-Τσέμπισεφ». Το 1875 έγινε πρόεδρος της νεοσύστατης Μαθηματικής Εταιρείας της Γαλλίας. Πέθανε στο Παρίσι το 1878.

Περαιτέρω ανάγνωση

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. Brun, J., Robinet, A. (éd.): *A. Cournot, études pour le centenaire de sa mort*. Economica / Vrin, Paris (1978)
5. Cournot, A.-A.: *De l'origine et des limites de la correspondance entre l'algèbre et la géométrie*. Hachette, Paris (1847). archive.org
6. Doubleday, T.: *The True Law of Population* (1842). archive.org
7. Heyde, C.C., Seneta, E.: *I.J. Bienaymé*. Springer (1977)
8. Kendall, D.G.: The genealogy of genealogy: branching processes before (and after) 1873. *Bull. Lond. Math. Soc.* 7, 225–253 (1975)
9. Littré, É.: *Conservation, révolution et positivisme* (1852). gallica.bnf.fr
10. Malthus, T.R.: *An Essay on the Principle of Population* (1803). archive.org
11. Martin, T.: Antoine Augustin Cournot. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 152–156. Springer (2001)
12. Seneta, E.: Irenée-Jules Bienaymé. In: *ibid.*, 132–136.

Κεφάλαιο 8

Ο Μέντελ και η κληρονομικότητα (1865)

Το 1865 ο Μέντελ δημοσίευσε τα αποτελέσματα των πρωτοποριακών πειραμάτων του για τον υβριδισμό των μπιζελιών. Η ανάλυσή του χρησιμοποίησε στοιχειώδεις πτυχές της θεωρίας πιθανοτήτων. Εξέτασε επίσης ένα δυναμικό μοντέλο για έναν πληθυσμό αυτογονιμοποιούμενων φυτών. Το έργο του, το οποίο ανακαλύφθηκε εκ νέου μόλις το 1900, αποτελεί ορόσημο στην ιστορία της γενετικής.

Ο Γιόχαν Μέντελ (Mendel) γεννήθηκε το 1822 στη Μοραβία, που τότε ανήκε στην Αυστριακή Αυτοκρατορία και σήμερα αποτελεί μέρος της Τσεχικής Δημοκρατίας. Ο πατέρας του ήταν αγρότης. Με τις καλές επιδόσεις του στο γυμνάσιο και την κακή του υγεία, ο Μέντελ προτίμησε να συνεχίσει τις σπουδές του παρά να εργαστεί στο οικογενειακό αγρόκτημα. Όμως δεν είχε την οικονομική δυνατότητα να πάει στο πανεπιστήμιο. Έτσι, το 1843 εισήλθε στο αβαείο του Αγίου Θωμά στο Μπρνο, όπου πήρε το όνομα Γκρέγκορ. Σπούδασε θεολογία, αλλά παρακολούθησε και κάποια μαθήματα γεωργίας. Το 1847 χειροτονήθηκε ιερέας. Δίδαξε σε ένα γυμνάσιο για λίγα χρόνια, αλλά απέτυχε στις εξετάσεις για να γίνει απλός καθηγητής. Μεταξύ 1851 και 1853, χάρη στην υποστήριξη της ιεραρχίας του, μπόρεσε ωστόσο να συνεχίσει τις σπουδές του στο Πανεπιστήμιο της Βιέννης, όπου παρακολούθησε μαθήματα φυσικής, μαθηματικών και φυσικών επιστημών. Στη συνέχεια επέστρεψε στο Μπρνο και δίδαξε φυσική σε μια τεχνική σχολή.

Μεταξύ του 1856 και του 1863, ο Μέντελ έκανε μια σειρά πειραμάτων σε μεγάλο αριθμό φυτών στον κήπο του αβαείου του. Το 1865 παρουσίασε τα αποτελέσματά του σε δύο συνεδριάσεις της Εταιρείας Φυσικής Ιστορίας του Μπρνο, της οποίας ήταν μέλος. Το έργο του, «Πειράματα για τον υβριδισμό των φυτών», δημοσιεύτηκε στα γερμανικά το επόμενο έτος στα πρακτικά της Εταιρείας. Ο Μέντελ εξήγησε πώς είχε καταλήξει να μελετήσει τις παραλλαγές των μπιζελιών, φυτών που αναπαράγονται φυσικά με αυτογονιμοποίηση και των οποίων οι σπόροι μπορούν να πάρουν διάφορες εύκολα αναγνωρίσιμες μορφές: στρογγυλές ή ρυτιδωτές, κίτρινες ή πράσινες κ.λπ. Διασταυρώνοντας ένα φυτό που προερχόταν από μια γενεαλογική γραμμή με στρογγυλούς σπόρους και ένα φυτό που προερχόταν

Σχήμα 8.1:
Μέντελ (1822–1884)

από μια γενεαλογική γραμμή με τσαλακωμένους σπόρους, παρατήρησε ότι έπαιρνε πάντα υβρίδια που έδιναν στρογγυλούς σπόρους. Αποκάλεσε τον χαρακτήρα «στρογγυλοί σπόροι» κυρίαρχο και τον χαρακτήρα «ρυτιδωμένοι σπόροι» υπολειπόμενο. Με τον ίδιο τρόπο έδειξε ότι ο χαρακτήρας «κίτρινοι σπόροι» ήταν κυρίαρχος και ότι ο χαρακτήρας «πράσινοι σπόροι» ήταν υπολειπόμενος.

Ο Μέντελ παρατήρησε τότε ότι η αυτογονιμοποίηση φυτών που αναπτύχθηκαν από υβριδικούς σπόρους έδωσε στην πρώτη γενιά νέους σπόρους που είχαν είτε τον επικρατούντα είτε τον υπολειπόμενο χαρακτήρα σε προφανώς τυχαίες αναλογίες. Επιπλέον, παρατήρησε ότι, επαναλαμβάνοντας το πείραμα πολλές φορές, έπαιρνε κατά μέσο όρο περίπου τρεις φορές περισσότερους σπόρους με τον επικρατούντα χαρακτήρα από ό,τι με τον υπολειπόμενο χαρακτήρα. Για παράδειγμα, σε ένα πρώτο πείραμα έλαβε συνολικά 5.474 στρογγυλούς σπόρους και 1.850 ρυτιδωτούς σπόρους, που αντιστοιχούν σε αναλογία 2,96 προς 1. Ένα δεύτερο πείραμα έδωσε συνολικά 6.022 κίτρινους σπόρους και 2.001 πράσινους σπόρους, που αντιστοιχούν σε αναλογία [1] του 3,01 προς 1.

Ο Μέντελ παρατήρησε επίσης ότι μεταξύ των φυτών που αναπτύχθηκαν από τους σπόρους της πρώτης γενιάς με τον κυρίαρχο χαρακτήρα, εκείνα που έδωσαν με αυτογονιμοποίηση σπόρους είτε με τον κυρίαρχο είτε με τον υπολειπόμενο χαρακτήρα ήταν περίπου διπλάσια από εκείνα που έδωσαν σπόρους μόνο με τον κυρίαρχο χαρακτήρα. Για παράδειγ-

[1] Όπως παρατήρησε αργότερα ο Ρ. Α. Φίσερ (βλ. κεφάλαιο 14), η πιθανότητα να φτάσει κανείς σε πειραματικά αποτελέσματα τόσο κοντά στη θεωρητική τιμή είναι αρκετά μικρή. Ο Μέντελ πιθανότατα αλλοίωσε τα δεδομένα του. Για παράδειγμα, στο δεύτερο πείραμα που αφορά $n = 6.022 + 2.001 = 8.023$ σπόρους, η πιθανότητα ο λόγος να διαφέρει από το 3 κατά λιγότερο από 0,01 είναι μόνο περίπου 10 %.

μα, μεταξύ των 565 φυτών που αναπτύχθηκαν από στρογγυλούς σπόρους της πρώτης γενεάς, 372 έδωσαν τόσο στρογγυλούς όσο και ρυτιδωτούς σπόρους, ενώ 193 έδωσαν μόνο στρογγυλούς σπόρους- η αναλογία είναι ίση με 1,93. Ομοίως, μεταξύ 519 φυτών που καλλιεργήθηκαν από κίτρινους σπόρους της πρώτης γενεάς, 353 έδωσαν τόσο κίτρινους όσο και πράσινους σπόρους ενώ 166 έδωσαν μόνο κίτρινους σπόρους- η αναλογία είναι ίση με 2,13.

Για να εξηγήσει αυτά τα αποτελέσματα, ο Μέντελ είχε τη λαμπρή ιδέα να θεωρήσει τον εμφανή χαρακτήρα ενός σπόρου (φαινότυπο) ως το αποτέλεσμα της συσχέτισης δύο κρυφών παραγόντων, καθένας από τους οποίους είναι είτε επικρατών (γράφεται A) είτε υπολειπόμενος (γράφεται a). Έτσι, υπάρχουν τρεις πιθανοί συνδυασμοί (γονότυποι): AA, Aa και aa. Οι σπόροι με τους παράγοντες AA ή Aa εκδηλώνουν τον ίδιο κυρίαρχο χαρακτήρα A. Οι σπόροι με τους παράγοντες aa εκδηλώνουν τον υπολειπόμενο χαρακτήρα a. Ο Μέντελ υπέθεσε επιπλέον ότι κατά τη γονιμοποίηση, οι γυρεόκοκκοι και τα ωάρια (οι γαμέτες) μεταδίδουν μόνο έναν από τους δύο παράγοντες, τον καθένα με πιθανότητα 1/2.

Επομένως, η διασταύρωση καθαρών γενεαλογικών γραμμών AA και aa δίνει υβρίδια που έχουν όλα τους παράγοντες Aa και τον επικρατούντα χαρακτήρα A. Οι γαμέτες του υβριδίου Aa μεταδίδουν τον παράγοντα A με πιθανότητα 1/2 και τον παράγοντα a με πιθανότητα 1/2. Επομένως, η αυτογονιμοποίηση ενός φυτού που αναπτύχθηκε από έναν υβριδικό σπόρο Aa δίνει τον παράγοντα AA με πιθανότητα 1/4, τον παράγοντα Aa με πιθανότητα 1/2 και τον παράγοντα aa με πιθανότητα 1/4, όπως φαίνεται στον Πίνακα 8.1.

Πίνακας 8.1: Πιθανά αποτελέσματα της αυτογονιμοποίησης ενός υβριδίου Aa και οι πιθανότητές τους ως συνάρτηση των παραγόντων που μεταδίδονται από τους αρσενικούς γαμέτες (σε γραμμές) και από τους θηλυκούς γαμέτες (σε στήλες).

Παράγοντας Πιθανότητα	A 1/2	a 1/2
A 1/2	AA 1/4	Aa 1/4
a 1/2	Aa 1/4	aa 1/4

Ο Μέντελ παρατήρησε ότι οι αναλογίες $AA : Aa : aa$, οι οποίες ήταν $1 : 2 : 1$, μπορούσαν επίσης να προκύψουν με τον τυπικό υπολογισμό $(A + a)^2 = AA + 2Aa + aa$. Δεδομένου ότι οι σπόροι AA και Aa έχουν τον φαινομενικό χαρακτήρα A ενώ μόνο οι σπόροι aa έχουν τον φαινομενικό χαρακτήρα a, υπάρχουν πράγματι τρεις φορές περισσότεροι σπόροι με τον χαρακτήρα A από ό,τι με τον χαρακτήρα a. Επιπλέον, υπάρχουν κατά μέσο όρο διπλάσιοι σπόροι Aa από ό,τι AA. Η αυτογονιμοποίηση των φυτών που αναπτύσσονται από τα πρώτα δίνει σπόρους είτε με τον επικρατούντα χαρακτήρα (AA ή Aa) είτε με τον υπολειπόμενο χαρακτήρα (aa). Όσον αφορά την αυτογονιμοποίηση φυτών που αναπτύσσονται από σπόρους AA, δίνει πάντα σπόρους AA με τον επικρατούντα χαρακτήρα. Έτσι εξηγούνται όλες οι παρατηρήσεις.

Ο Μέντελ εξέτασε επίσης τις επόμενες γενιές. Ξεκινώντας από N υβριδικούς σπόρους Aa και υποθέτοντας για λόγους απλότητας ότι κάθε φυτό δίνει με αυτογονιμοποίηση μόνο τέσσερις νέους σπόρους, υπολόγισε ότι ο μέσος αριθμός των σπόρων $(AA)_n$, $(Aa)_n$ και $(aa)_n$ στη γενιά n θα δίνεται από τον Πίνακα 8.2, όπου για λόγους σαφήνειας της παρουσίασης τα αποτελέσματα έχουν διαιρεθεί με το N.

Πίνακας 8.2: Διαδοχικές γενιές.

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
σύνολο	1	4	16	64	256	1.024

Οι αριθμοί αυτοί προκύπτουν απλά από τους τύπους

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

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

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

οι οποίοι λένε ότι το AA δίνει μετά από αυτογονιμοποίηση τέσσερις σπόρους AA, ότι το aa δίνει τέσσερις σπόρους aa και ότι το Aa δίνει κατά μέσο όρο έναν σπόρο AA, δύο σπόρους Aa και έναν σπόρο aa. Ο Μέντελ παρατήρησε επιπλέον ότι

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

Πράγματι, από την εξίσωση (8.2) και από την αρχική συνθήκη $(Aa)_0 = 1$ προκύπτει ότι $(Aa)_n = 2^n$. Αντικαθιστώντας αυτό στην εξίσωση (8.1), παίρνουμε ότι $(AA)_{n+1} = 4\,(AA)_n + 2^n$. Αντιλαμβανόμαστε εύκολα ότι η $(AA)_n = c\,2^n$ είναι μια ειδική λύση όταν $c = -1/2$. Η γενική λύση της «ομογενούς» εξίσωσης $(AA)_{n+1} = 4(AA)_n$ είναι η $(AA)_n = C4^n$. Τέλος, προσθέτοντας αυτές τις δύο λύσεις, βλέπουμε ότι η $(AA)_n = C4^n - 2^{n-1}$ ικανοποιεί την αρχική συνθήκη $(AA)_0 = 0$ αν $C = 1/2$. Όσον αφορά την ακολουθία $(aa)_n$, ικανοποιεί την ίδια αναδρομική σχέση και την ίδια αρχική συνθήκη με την $(AA)_n$. Άρα $(aa)_n = (AA)_n$.

Συμπερασματικά, το ποσοστό των υβριδίων Aa στο συνολικό πληθυσμό, το οποίο είναι $2^n/4^n = 1/2^n$, διαιρείται δια δύο σε κάθε γενιά με αυτογονιμοποίηση.

Το έργο του Μέντελ πέρασε εντελώς απαρατήρητο κατά τη διάρκεια της ζωής του. Μερικά χρόνια αργότερα, ο Μέντελ δοκίμασε παρόμοια πειράματα και με άλλα είδη φυτών, δημοσίευσε μερικά άρθρα για τη μετεωρολογία και ερεύνησε την κληρονομικότητα των μελισσών. Αφού έγινε ηγούμενος το 1868, αφιέρωσε τον περισσότερο χρόνο του στη διαχείριση διοικητικών προβλημάτων. Πέθανε το 1884.

Μόλις το 1900 το έργο του Μέντελ ανακαλύφθηκε τελικά ξανά ανεξάρτητα και σχεδόν ταυτόχρονα από τον Ούχο Ντε Φρις στο Άμστερνταμ, τον Καρλ Κόρρενς στο Τύμπινγκεν και τον Έριχ φον Τσέρμακ στη Βιέννη. Αυτό θα ξεκινούσε μια νέα εποχή σε αυτό που σήμερα αποκαλούμε γενετική.

Περαιτέρω ανάγνωση

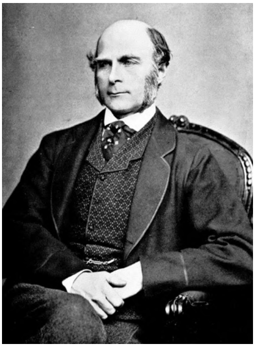
1. Bateson, W.: *Mendel's Principles of Heredity* (1913). archive.org
2. Mendel, J.G.: Versuche über Pflanzenhybriden (1866). www.esp.org
3. Fisher, R.A.: Has Mendel's work been rediscovered? *Ann. Sci.* 1, 115–137 (1936). library.adelaide.edu.au

Κεφάλαιο 9

Ο Γκάλτον, ο Γουάτσον και το πρόβλημα της εξάλειψης (1873–1875)

Το 1873 ο Βρετανός στατιστικός Γκάλτον και ο συμπατριώτης του μαθηματικός Γουάτσον εξέτασαν το πρόβλημα της εξάλειψης των οικογενειακών ονομάτων χωρίς να γνωρίζουν το έργο του Μπιενεμέ. Ο Γουάτσον παρατήρησε ότι η γεννήτρια συνάρτηση του αριθμού των ανδρών σε κάθε γενιά μπορούσε να υπολογιστεί αναδρομικά. Ανέλυσε όμως λανθασμένα την πιθανότητα εξάλειψης.

Ο Φράνσις Γκάλτον (Galton) γεννήθηκε το 1822, την ίδια χρονιά με τον Μέντελ, κοντά στο Μπέρμιγχαμ της Αγγλίας. Ήταν το μικρότερο από επτά παιδιά. Ο πατέρας του ήταν πλούσιος τραπεζίτης. Από τη μεριά της μητέρας του, ήταν ξάδελφος του Καρόλου Δαρβίνου. Ο Γκάλτον άρχισε να σπουδάζει ιατρική το 1838, αρχικά σε νοσοκομείο του Μπέρμιγχαμ και αργότερα στο Λονδίνο. Το καλοκαίρι του 1840 πραγματοποίησε το πρώτο του μεγάλο ταξίδι στην Ευρώπη μέχρι την Κωνσταντινούπολη. Στη συνέχεια σπούδασε στο Trinity College του Πανεπιστημίου του Κέιμπριτζ για τέσσερα χρόνια. Αλλά, ο πατέρας του πέθανε το 1844, αφήνοντας μια σημαντική περιουσία και ο Γκάλτον εγκατέλειψε την ιδέα να γίνει γιατρός. Ταξίδεψε στην Αίγυπτο, στο Σουδάν και στη Συρία. Τα επόμενα χρόνια της ζωής του τα πέρασε ανέμελα, περνώντας τον χρόνο του κυνηγώντας, ταξιδεύοντας με αερόστατα και σκάφη ή προσπαθώντας να βελτιώσει τον ηλεκτρικό τηλέγραφο. Το 1850 οργάνωσε μια εξερευνητική αποστολή στη Νοτιοδυτική Αφρική (σημερινή Ναμίμπια). Κατά την επιστροφή του στην Αγγλία το 1852, εξελέγη μέλος της Βασιλικής Γεωγραφικής Εταιρείας. Εκεί μπορούσε να παρακολουθεί τα νέα από τις αποστολές στην Ανατολική Αφρική που αναζητούσαν την πηγή του Νείλου. Εγκαταστάθηκε στο Λονδίνο και έγραψε ένα βιβλίο-οδηγό για ταξιδιώτες, το οποίο έγινε μπεστ σέλερ. Το 1856 εξελέγη μέλος της Βασιλικής Εταιρείας. Ενδιαφέρθηκε τότε για τη μετεωρολογία και εφηύρε τη λέξη «αντικυκλώνας». Μετά τη δημοσίευση, το 1859, από τον ξάδελφό του Δαρβίνο, του έργου «Η καταγωγή των ειδών», ο Γκάλτον στράφηκε στη μελέτη της κληρονομικότητας. Το 1869 δημοσίευσε το βιβλίο «Κληρονομική ιδιοφυΐα», στο οποίο υποστήριζε ότι οι πνευματικές ικανότητες μπορούσαν να μεταδοθούν μέσω της κληρονομικότητας.

Σχήμα 9.1: Γκάλτον (αριστερά) και Γουάτσον (δεξιά).

Το 1873 ο Αλφόνς ντε Καντόλ, Ελβετός βοτανολόγος, δημοσίευσε ένα βιβλίο με τίτλο «Ιστορία της επιστήμης και των επιστημόνων κατά τους δύο τελευταίους αιώνες», το οποίο περιείχε επίσης ένα δοκίμιο με θέμα «Η αντίστοιχη επίδραση της κληρονομικότητας, της μεταβλητότητας και της επιλογής στην ανάπτυξη του ανθρώπινου είδους και στο πιθανό μέλλον αυτού του είδους». Εκεί έκανε τις ακόλουθες παρατηρήσεις:

> «Μεταξύ των ακριβών πληροφοριών και των πολύ λογικών απόψεων του κ. Μπενουιστόν ντε Σατόνεφ, του Γκάλτον και άλλων στατιστικών, δεν είδα τη σημαντική παρατήρηση που θα έπρεπε να έχουν κάνει σχετικά με την αναπόφευκτη εξάλειψη των οικογενειακών ονομάτων. Φυσικά, κάθε όνομα πρέπει να εκλείψει [...] Ένας μαθηματικός θα μπορούσε να υπολογίσει πώς θα συνέβαινε η μείωση των ονομάτων ή των τίτλων, γνωρίζοντας την πιθανότητα να αποκτήσει κανείς θηλυκά ή αρσενικά παιδιά και την πιθανότητα να μην αποκτήσει κανένα παιδί για κάθε δεδομένο ζευγάρι.»

Πρόκειται για το ίδιο πρόβλημα που είχε μελετήσει ο Μπιενεμέ το 1845. Αλλά ο Καντόλ, ο οποίος δεν γνώριζε το έργο του Μπιενεμέ, πίστευε ότι όλες οι οικογένειες ήταν υποχρεωμένες να εξαφανιστούν. Ο Γκάλτον παρατήρησε την παραπάνω παράγραφο στο βιβλίο του Καντόλ. Καθώς και ο ίδιος δεν γνώριζε το έργο του Μπιενεμέ, ο Γκάλτον το έθεσε ως ανοιχτό πρόβλημα για τους αναγνώστες των *Educational Times*:

> «Πρόβλημα 4.001: Ένα μεγάλο έθνος, από το οποίο θα ασχοληθούμε μόνο με τους ενήλικες άνδρες, N σε αριθμό, και οι οποίοι φέρουν ξεχωριστά επώνυμα, αποικίζει μια περιοχή. Ο νόμος του πληθυσμού τους είναι τέτοιος ώστε, σε κάθε γενιά, το $a_0\%$ των ενήλικων ανδρών δεν έχει κανένα αρσενικό παιδί που να φτάνει στην ενήλικη ζωή, a_1 έχουν ένα τέτοιο αρσενικό παιδί, a_2 έχουν δύο, και ούτω καθεξής μέχρι a_5 που έχουν πέντε.
>
> Βρείτε (1) ποιο ποσοστό των επωνύμων τους θα έχει εκλείψει μετά από r γενεές- και (2) πόσες περιπτώσεις θα υπάρχουν ώστε να φέρουν το επώνυμο m άτομα.»

Σημειώστε ότι το δεύτερο μέρος του προβλήματος δεν είχε αντιμετωπιστεί από τον Μπιενεμέ. Ο Γκάλτον δεν έλαβε ικανοποιητική απάντηση από τους αναγνώστες του περιοδικού και προφανώς δεν μπόρεσε να βρει ο ίδιος τη λύση του προβλήματος. Έτσι ζήτησε από τον φίλο του Χένρυ Ουίλλιαμ Γουάτσον, έναν μαθηματικό, να προσπαθήσει να το λύσει.

Ο Γουάτσον γεννήθηκε στο Λονδίνο το 1827. Ο πατέρας του ήταν αξιωματικός του βρετανικού ναυτικού. Σπούδασε αρχικά στο King's College του Λονδίνου και στη συνέχεια στράφηκε στα μαθηματικά στο Trinity College του Πανεπιστημίου του Κέιμπριτζ από το 1846 έως το 1850, λίγα μόλις χρόνια μετά τον Γκάλτον. Έγινε διαδοχικά fellow του Trinity College, βοηθός διδασκάλου στο City of London School, λέκτορας μαθηματικών στο King's College και καθηγητής μαθηματικών στο Harrow School μεταξύ 1857 και 1865. Λάτρης του αλπινισμού, συμμετείχε σε μια αποστολή που έφτασε στην κορυφή του όρους Ρόζα στην Ελβετία το 1855. Χειροτονήθηκε διάκονος το 1856 και αγγλικανός ιερέας δύο χρόνια αργότερα. Από το 1865 μέχρι τη συνταξιοδότησή του ήταν πρύτανης του Berkswell with Barton κοντά στο Coventry, μια θέση που άφηνε αρκετό χρόνο για έρευνα.

Ο Γκάλτον και ο Γουάτσον έγραψαν από κοινού ένα άρθρο με τίτλο «Σχετικά με την πιθανότητα εξάλειψης των οικογενειών», το οποίο δημοσιεύθηκε το 1875 στο *Journal of the Royal Anthropological Institute*. Ο Γκάλτον παρουσίασε το πρόβλημα και ο Γουάτσον εξήγησε τους υπολογισμούς του και τα συμπεράσματα στα οποία είχε καταλήξει. Υπέθεσαν ότι οι άνδρες έχουν το πολύ q γιους, ενώ p_k είναι η πιθανότητα να έχουν k γιους ($k = 0, 1, 2, \ldots, q$). Με άλλα λόγια, $p_k = a_k/100$ αν χρησιμοποιήσουμε τους αρχικούς συμβολισμούς του Γκάλτον. Επομένως, $p_0 + p_1 + \cdots + p_q = 1$. Θεωρήστε την κατάσταση όπου η γενιά 0 αποτελείται από έναν μόνο άνθρωπο. Η γενιά 1 αποτελείται από s άνδρες με πιθανότητα p_s. Χρησιμοποιώντας ένα τέχνασμα που ήταν γνωστό στην εποχή του και το οποίο είχε εισαχθεί πολύ πριν από τον Αβραάμ ντε Μουάβρ, ο Γουάτσον εξέτασε τη γεννήτρια συνάρτηση

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

που συνδέεται με τις πιθανότητες p_0, ..., p_q. Ομοίως, έστω $f_n(x)$ το πολυώνυμο για το οποίο ο συντελεστής του x^s είναι η πιθανότητα να έχουμε s αρσενικά στη γενιά n ξεκινώντας από έναν άνδρα στη γενιά 0. Τότε $f_1(x) = f(x)$. Ο Γουάτσον παρατήρησε ότι

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

έναν τύπο που επιτρέπει τον αναδρομικό υπολογισμό του $f_n(x)$.

Πράγματι, έστω

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

Σημειώστε ότι υπάρχουν το πολύ q^n άνδρες στη γενιά n. Αν στη γενιά $n-1$ υπάρχουν s άνδρες με αριθμούς από 1 έως s, ονομάζουμε t_1, ..., t_s τον αριθμό των αρσενικών απογόνων τους. Σε μια τέτοια περίπτωση, θα υπάρχουν t άνδρες στη γενιά n με πιθανότητα ίση με

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

Όταν $s = 0$, πρέπει να γίνει κατανοητό ότι η πιθανότητα αυτή είναι ίση με 1 εάν $t = 0$ και ίση με 0 εάν $t \geqslant 1$. Επομένως

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

Προκύπτει ότι

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

Ειδικότερα, η πιθανότητα x_n εξάλειψης του οικογενειακού ονόματος εντός n γενεών είναι ίση με $p_{0,n}$, η οποία είναι ίδια με την $f_n(0)$. Ως πρώτο παράδειγμα, ο Γουάτσον πήρε

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

δηλαδή $q=3$ και $p_0=p_1=p_2=1/3$. Υπολόγισε τα πολυώνυμα $f_n(x)$ για $n=1,\ldots,4$ χρησιμοποιώντας την εξίσωση (9.2). Για παράδειγμα, έλαβε

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

και $f_2(0)=13/27\approx 0{,}481$. Ο υπολογισμός του $f_n(x)$ για $n\geqslant 3$ γίνεται πολύ κουραστικός, τόσο κουραστικός που ο Γουάτσον έκανε ήδη ένα λάθος για $n=4$. Εφόσον $x_5=f_5(0)=f_4(f(0))$, μπόρεσε να αποφύγει τον υπολογισμό του $f_5(x)$ και πήρε τον ακόλουθο κατάλογο πιθανοτήτων εξάλειψης $x_n=f_n(0)$:

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

Οι σωστές τιμές είναι $x_4\approx 0{,}632$ και $x_5\approx 0{,}677$, όπως μπορεί να ελεγχθεί με τη χρήση του απλού τύπου $x_n=f(x_{n-1})$ που προέκυψε από τον Μπιενεμέ. Όπως θα δούμε στο κεφάλαιο 17, ο τελευταίος τύπος μπορεί επίσης να προκύψει από την εξίσωση (9.2).

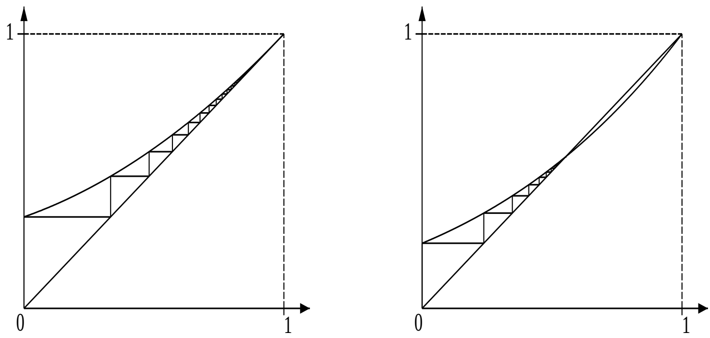
Ο Γουάτσον παρατήρησε ότι κάθε άνθρωπος έχει κατά μέσο όρο $\mathscr{R}_0=p_1+2\,p_2+\cdots+q\,p_q$ γιους και ότι $\mathscr{R}_0=1$ στο πρώτο του παράδειγμα. Έτσι, θα μπορούσε κανείς να σκεφτεί ότι αν ο αρχικός αριθμός των αρσενικών μελών της οικογένειας ήταν αρκετά μεγάλος, το μέγεθος της οικογένειας θα παρέμενε περίπου σταθερό. Παρ΄ όλα αυτά ο Γουάτσον ισχυρίστηκε ότι η πιθανότητα εξάλειψης x_n συγκλίνει στο 1 όταν $n\to+\infty$, αν και αρκετά αργά. Με άλλα λόγια, ολόκληρη η οικογένεια θα εξαλειφθεί, όπως είχε αποφανθεί ο Καντόλ. Το σχήμα 9.2α, το οποίο δεν έχει σχεδιαστεί στο αρχικό άρθρο, και τα αποτελέσματα του Μπιενεμέ επιβεβαιώνουν ότι αυτό το συμπέρασμα για το πρώτο παράδειγμα είναι σωστό.

Ως δεύτερο παράδειγμα, ο Γουάτσον εξέτασε τη διωνυμική κατανομή πιθανότητας

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

για την οποία η γεννήτρια συνάρτηση (9.1) είναι $f(x)=(a+bx)^q/(a+b)^q$. Υπολόγισε το $f_2(x)$ και το $x_2=f_2(0)$. Σε αυτό το σημείο συνειδητοποίησε ότι $x_2=f(x_1)$ και ότι $x_n=f(x_{n-1})$ για όλα τα n. Νόμιζε όμως ότι αυτός ο τύπος ίσχυε μόνο για την ειδική διωνυμική περίπτωση (9.3). Εφαρμόζοντάς τον στην περίπτωση όπου $q=5$, $a=3$ και $b=1$, έλαβε

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



Σχήμα 9.2: Γραφική παράσταση των συναρτήσεων $y = f(x)$ και $y = x$. Η πιθανότητα εξάλειψης $x_n = f(x_{n-1})$ μέσα σε n γενεές είναι το ύψος του n-οστού «βήματος της σκάλας». Αριστερά: $f(x) = (1+x+x^2)/3$. Δεξιά: $f(x) = (3+x)^5/4^5$.

Ο Γουάτσον συνειδητοποίησε ότι το x_n πρέπει να συγκλίνει σε ένα όριο x_∞ καθώς $n \to +\infty$, το οποίο ικανοποιεί την ικανοποίηση $x_\infty = f(x_\infty) = (a+bx_\infty)^q/(a+b)^q$. Παρατήρησε ότι $x = 1$ είναι μια λύση αυτής της εξίσωσης, αλλά δεν συνειδητοποίησε ότι μπορεί να υπάρχουν και άλλες λύσεις όταν $\mathscr{R}_0 > 1$. Έτσι κατέληξε λανθασμένα στο συμπέρασμα, παραπλανημένος από τον Καντόλ, ότι η εξάλειψη συμβαίνει σε κάθε περίπτωση ($x_\infty = 1$), συμπεριλαμβανομένου και του αριθμητικού παραδείγματος που μόλις είχε εξετάσει. Το σχήμα 9.2β δείχνει ότι αυτό δεν ισχύει!

Ο Γουάτσον παρατήρησε ότι ο μέσος αριθμός των γιων σε αυτό το αριθμητικό παράδειγμα ήταν μεγαλύτερος από 1 (μπορεί κανείς να δείξει ότι $\mathscr{R}_0 = qb/(a+b) = 5/4$), πράγμα που σημαίνει ότι ο πληθυσμός τείνει να αυξάνεται εκθετικά. Αυτό όμως δεν τον βοήθησε να ανακαλύψει το λάθος του. Υπέθεσε μάλιστα ότι η εξάλειψη του οικογενειακού ονόματος ήταν βέβαιη για κάθε κατανομή πιθανότητας (p_k), δηλαδή όχι μόνο για τη διωνυμική περίπτωση. Θα επιστρέψουμε σε αυτό το πρόβλημα στα κεφάλαια 17 και 18.

Ο Γκάλτον συνέχισε τη στατιστική μελέτη των οικογενειών του με ένα βιβλίο με τίτλο «Άγγλοι άνδρες της επιστήμης, η φύση και η διαπαιδαγώγησή τους», το οποίο επικεντρώθηκε στη γενεαλογία των μελών της Βασιλικής Εταιρείας. Ενδιαφέρθηκε επίσης για την ανθρωπομετρία, τη μέτρηση του ανθρώπινου σώματος. Εκμεταλλεύτηκε μια διεθνή έκθεση του 1884 στο Λονδίνο για να συλλέξει στοιχεία για μεγάλο αριθμό ανθρώπων. Τα αποτελέσματά του δημοσιεύτηκαν το 1889 σε ένα βιβλίο με τίτλο «Φυσική κληρονομικότητα», στο παράρτημα του οποίου αναπαράγεται το άρθρο που είχε γραφτεί σε συνεργασία με τον Γουάτσον. Το βιβλίο αυτό εισήγαγε επίσης κάποιο νέο στατιστικό λεξιλόγιο, όπως το «περιφέρεια» και το «τεταρτημόριο», καθώς και τη λέξη «ευγονική», δηλαδή τη βελτίωση του ανθρώπινου είδους από την άποψη των κληρονομικών χαρακτήρων. Μετά το 1888 ο Γκάλτον ανέπτυξε την τεχνική αναγνώρισης δακτυλικών αποτυπωμάτων που θα χρησιμοποιούνταν λίγα χρόνια αργότερα από τη βρετανική αστυνομία. Συνέχισε επίσης να μελετά τον αντίστοιχο ρόλο της κληρονομικότητας (φύση) και του περιβάλλοντος (ανατροφή) στα σωματικά και διανοητικά χαρακτηριστικά των διδύμων, στο μέγεθος των μπιζελιών που αναπτύσσονται επί πολλές γενιές ή στο χρώμα των ποντικιών που εκτρέφονται στο εργαστήριο. Αυτό τον οδήγησε στην έννοια του «συντελεστή συσχέτισης» μεταξύ δύο μεταβλητών. Το 1904 ιδρύθηκε το Εργαστήριο Γκάλτον στο πλαίσιο του University College του Λονδίνου. Ο Γκάλτον χρίστηκε ιππότης το 1909 και πέθανε το 1911.

Ο Γουάτσον δημοσίευσε αρκετά βιβλία, ιδίως μια πραγματεία για την κινητική θεωρία των αερίων το 1876 και μια πραγματεία για τη μαθηματική θεωρία του ηλεκτρισμού και του μαγνητισμού σε δύο τόμους (1885 και 1889). Εξελέγη μέλος της Βασιλικής Εταιρείας το 1881 και πέθανε στο Μπράιτον το 1903.

Το 1924, στον δεύτερο τόμο της βιογραφίας του Γκάλτον, ο Καρλ Πίρσον συνόψισε το άρθρο για την εξαφάνιση των οικογενειακών ονομάτων χωρίς να παρατηρήσει το λάθος. Το σφάλμα αυτό θα παρατηρηθεί τελικά το 1930 (βλ. κεφάλαιο 18).

Περαιτέρω ανάγνωση

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

Κεφάλαιο 10

Ο Λότκα και η θεωρία του ευσταθούς πληθυσμού (1907–1911)

Το 1907 ο Αμερικανός χημικός Άλφρεντ Λότκα άρχισε να μελετά τη σχέση μεταξύ του ρυθμού γεννήσεων, των ρυθμών θανάτου ανά ηλικία και του ρυθμού αύξησης του πληθυσμού χρησιμοποιώντας ένα μοντέλο συνεχούς χρόνου. Το 1911 δημοσίευσε ένα άλλο άρθρο για το ίδιο θέμα μαζί με τον Σαρπ, το οποίο περιλάμβανε επίσης τους ειδικούς κατά ηλικία δείκτες γονιμότητας. Η πεπλεγμένη εξίσωση που δίνει το ρυθμό αύξησης του πληθυσμού συχνά ονομάζεται «εξίσωση του Λότκα».

Ο Άλφρεντ Τζέιμς Λότκα γεννήθηκε από Αμερικανούς γονείς το 1880 στη Λέμπεργκ, η οποία αποτελούσε μέρος της Αυστροουγγρικής Αυτοκρατορίας (σημερινό Λβιβ της Ουκρανίας). Σπούδασε πρώτα στη Γαλλία και τη Γερμανία και το 1901 απέκτησε πτυχίο φυσικής και χημείας από το Πανεπιστήμιο του Μπέρμιγχαμ στην Αγγλία. Στη συνέχεια, πέρασε ένα χρόνο στη Λειψία, όπου ο Βίλχελμ Όστβαλντ, ο οποίος έμελλε να λάβει το βραβείο Νόμπελ Χημείας το 1909, έδωσε έμφαση στο ρόλο της θερμοδυναμικής στη χημεία και τη βιολογία. Ο Λότκα εγκαταστάθηκε στη Νέα Υόρκη το 1902 και άρχισε να εργάζεται για την General Chemical Company.

Σχήμα 10.1:
Λότκα (1880–1949)

Το 1907 και το 1911[1], ο Λοτκα ξεκίνησε τη μελέτη της δυναμικής των πληθυσμών με ηλικιακή δομή χωρίς να γνωρίζει για το έργο του Όιλερ πάνω στο ίδιο θέμα (βλ. Κεφάλαιο 3). Σε αντίθεση με τον Όιλερ υπέθεσε ότι ο χρόνος και η ηλικία είναι συνεχείς μεταβλητές. Έστω $B(t)$ ο ρυθμός γεννήσεων ανδρών (ο αριθμός των γεννήσεων ανδρών ανά μονάδα χρόνου) τη χρονική στιγμή t, $p(x)$ η πιθανότητα να είναι κανείς ακόμα ζωντανός στην ηλικία x και $h(x)$ η γονιμότητα στην ηλικία x: $h(x)\,dx$ είναι η πιθανότητα για έναν άνδρα να αποκτήσει έναν νεογέννητο γιο μεταξύ της ηλικίας x και $x+dx$ για απειροστό dx. Τότε

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

είναι το προσδόκιμο ζωής κατά τη γέννηση. Επιπλέον, $B(t-x)\,p(x)\,dx$ είναι ο αριθμός των αρσενικών που γεννήθηκαν μεταξύ των χρόνων $t-x$ και $t-x+dx$, οι οποίοι είναι ακόμη ζωντανοί κατά τον χρόνο t. Αυτά τα αρσενικά έχουν $B(t-x)\,p(x)\,h(x)\,dx$ γιους ανά μονάδα χρόνου τη χρονική στιγμή t. Έτσι, ο συνολικός ρυθμός γεννήσεων ανδρών τη χρονική στιγμή t είναι

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

Αναζητώντας μια εκθετική λύση για αυτή την ολοκληρωτική εξίσωση με άγνωστο $B(t)$ της μορφής

$$B(t) = b\,e^{rt},$$

ο Λότκα έλαβε διαιρώντας και τις δύο πλευρές με $B(t)$ την εξίσωση

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

η οποία τώρα ονομάζεται «εξίσωση του Λότκα» από τους δημογράφους[2]. Ο Όιλερ είχε συναγάγει την ανάλογη πεπλεγμένη εξίσωση (3.1) για τον ρυθμό ανάπτυξης όταν ο χρόνος και η ηλικία είναι διακριτές μεταβλητές. Ο Λότκα παρατήρησε ότι η δεξιά πλευρά της (10.1) είναι μια φθίνουσα συνάρτηση του r η οποία τείνει στο $+\infty$ όταν $r \to -\infty$ και η οποία τείνει στο 0 όταν $r \to +\infty$. Επομένως, υπάρχει μια μοναδική τιμή του r, ονομάστε

[1] Το δεύτερο άρθρο γράφτηκε σε συνεργασία με τον Σαρπ, έναν μαθηματικό από το Πανεπιστήμιο Κορνέλ

[2] Ο Ρ. Α. Φίσερ κατέληξε ανεξάρτητα στην ίδια εξίσωση το 1927 και αργότερα ερμήνευσε τη ρίζα r^* ως μέτρο της «δαρβινικής καταλληλότητας» στη θεωρία της εξέλιξης μέσω φυσικής επιλογής.

την r^*, τέτοια ώστε να ισχύει η εξίσωση (10.1). Επίσης, $r^* > 0$ αν και μόνο αν

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

Η παράμετρος $\mathscr{R}_0$ (ο συμβολισμός εισήχθη από τους Δουβλίν και Λότκα το 1925) είναι ο αναμενόμενος αριθμός των γιων που μπορεί να αποκτήσει ένας άνθρωπος κατά τη διάρκεια της ζωής του.

Ο Λότκα είκασε[3] ότι, ανεξάρτητα από την αρχική ηλικιακή δομή του πληθυσμού, ο αριθμός των γεννήσεων ανδρών ανά μονάδα χρόνου ήταν πράγματι τέτοιος ώστε $B(t) \sim b\, e^{r^* t}$ όταν $t \to +\infty$, όπου b είναι μια σταθερά. Ο συνολικός πληθυσμός δίνεται τότε από τη σχέση

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

Προκύπτει, επομένως, ότι το $P(t)$ αυξάνεται ή μειώνεται όπως το $e^{r^* t}$ όταν $t \to +\infty$: ο ρυθμός αύξησης είναι ίσος με το r^*. Επιπλέον, η ηλικιακή δομή του πληθυσμού, που δίνεται από την ποσότητα $B(t-x)\, p(x)/\; P(t)$, συγκλίνει στην

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

Αυτό ο Λότκα το ονόμασε «ευσταθή πληθυσμό»: η πυραμίδα ηλικιών διατηρεί το ίδιο σχήμα στο χρόνο, αλλά ο συνολικός πληθυσμός αυξάνεται ή μειώνεται εκθετικά. Το συμπέρασμα είναι επομένως το ίδιο με το μοντέλο διακριτού χρόνου του Όιλερ. Αλλά η μελέτη του Λότκα λαμβάνει υπόψη την εξάρτηση της γονιμότητας από την ηλικία. Έτσι είναι κατά κάποιο τρόπο πιο γενική από το μοντέλο του Όιλερ.

Ο Λότκα συνέχισε να ασχολείται με αυτό το θέμα καθ' όλη τη διάρκεια της ζωής του. Το 1908–1909 συνέχισε τις σπουδές του στο Πανεπιστήμιο Κορνέλ για να πάρει μεταπτυχιακό τίτλο σπουδών. Εργάστηκε στο Εθνικό Γραφείο Προτύπων από το 1909 έως το 1911 και ως συντάκτης του περιοδικού *Scientific American Supplement* από το 1911 έως το 1914. Το 1912 έλαβε διδακτορικό δίπλωμα από το Πανεπιστήμιο του Μπέρμιγχαμ συγκεντρώνοντας τα άρθρα που είχε δημοσιεύσει από το 1907 για τη δυναμική του πληθυσμού και τη δημογραφία. Κατά τη διάρκεια του Πρώτου Παγκοσμίου Πολέμου, εργάστηκε και πάλι για την General Chemical Company για τον τρόπο δέσμευσης του αζώτου από την ατμόσφαιρα. Το 1920

[3] Αυτό αποδείχθηκε αυστηρά το 1941 από τον Ουίλλιαμ Φέλλερ, ο οποίος ήταν τότε καθηγητής μαθηματικών στο Πανεπιστήμιο Μπράουν των ΗΠΑ. Μια πιθανοθεωρητική προσέγγιση αναπτύχθηκε το 1968 από τους Κραμπ, Μόντε και Γιαγκερς.

ένα από τα άρθρα του για τις βιολογικές ταλαντώσεις (βλ. Κεφάλαιο 13) έκανε βαθιά εντύπωση στον Ρέιμοντ Περλ, καθηγητή βιομετρίας στο Πανεπιστήμιο Τζονς Χόπκινς, ο οποίος μόλις είχε «ανακαλύψει» τη λογιστική εξίσωση (βλ. Κεφάλαιο 6). Ελπίζοντας να βρει δουλειά στο Ινστιτούτο Ιατρικών Ερευνών Ροκφέλερ στη Νέα Υόρκη, ο Λότκα εργάστηκε πάνω στα μαθηματικά μοντέλα που είχε αναπτύξει ο Ρος για την ελονοσία (βλ. Κεφάλαιο 12). Τελικά πήρε μια διετή υποτροφία από το Πανεπιστήμιο Τζονς Χόπκινς, η οποία του επέτρεψε να γράψει ένα βιβλίο με τίτλο «Στοιχεία Φυσικής Βιολογίας», το οποίο εκδόθηκε το 1925. Στη συνέχεια έγινε επικεφαλής του ερευνητικού τμήματος της Metropolitan Life Insurance Company στη Νέα Υόρκη. Επικεντρώθηκε στη μαθηματική ανάλυση δημογραφικών ζητημάτων και δημοσίευσε αρκετά βιβλία σε συνεργασία με έναν συνάδελφό του, τον στατιστικό και αντιπρόεδρο της εταιρείας Λούις Ισραήλ Δουβλίν: «Η χρηματική αξία ενός ανθρώπου» (1930), «Το μήκος της ζωής» (1936) και «Είκοσι πέντε χρόνια προόδου της υγείας» (1937). Εξελέγη πρόεδρος της Ένωσης Πληθυσμού της Αμερικής για το 1938–1939. Μεταξύ των διαφόρων στατιστικών μελετών του, ο «νόμος του Λότκα» (που ανάγεται στο 1926) δηλώνει ότι ο αριθμός των συγγραφέων που έχουν γράψει n άρθρα σε ένα δεδομένο επιστημονικό πεδίο μειώνεται λίγο-πολύ σαν $1/n^2$ καθώς αυξάνεται το n.

Ο Λότκα δημοσίευσε επίσης ένα βιβλίο στα γαλλικά με τίτλο «Αναλυτική θεωρία των βιολογικών συσχετίσεων». Το πρώτο μέρος, το οποίο ήταν περισσότερο φιλοσοφικό, κυκλοφόρησε το 1934. Το δεύτερο πιο τεχνικό μέρος, που δημοσιεύθηκε το 1939, συνόψιζε όλες τις έρευνές του για την ανθρώπινη δημογραφία από το 1907. Στο βιβλίο του ο Λότκα παρουσίασε επίσης τη συμβολή του στο πρόβλημα της εξάλειψης των οικογενειακών ονομάτων. Μετά τη δημοσίευση, το 1930, του πρώτου άρθρου του Στέφενσεν για το θέμα (βλ. Κεφάλαιο 18), είχε εφαρμόσει τη θεωρία στα δεδομένα που περιείχε η απογραφή του 1920 για τον πληθυσμό των λευκών στις ΗΠΑ. Παρατήρησε ότι η παρατηρούμενη κατανομή $(p_k)_{k\geqslant 0}$ του αριθμού των γιων προσεγγίζεται καλά από έναν φθίνοντα γεωμετρικό νόμο για όλα τα $k \geqslant 1$:

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

με $a = 0{,}4825$, $b = 0{,}2126$ και $c = 1 - b/(1-a)$. Με αυτόν τον τρόπο, $\sum_{k\geqslant 0} p_k = 1$. Η σχετική γεννήτρια συνάρτηση είναι

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

Οι δύο λύσεις της εξίσωσης $x = f(x)$ είναι $x = 1$ και $x = a/c$. Η πιθανότητα εξάλειψης x_∞ είναι η μικρότερη από αυτές τις δύο λύσεις (βλέπε Κεφάλαιο 7). Με τις αριθμητικές τιμές για τις ΗΠΑ βρήκε $x_\infty \approx 0{,}819$, ενώ ο μέσος αριθμός των γιων ήταν $\mathscr{R}_0 = f'(1) = (1-a)^2/b \approx 1{,}260$. Παρά το ότι ο μέσος αριθμός παιδιών (συμπεριλαμβανομένων των γιων και των θυγατέρων) είναι κοντά στο 2,5, η πιθανότητα εξάλειψης του οικογενειακού ονόματος είναι πάνω από 80%.

Ο Λότκα εξελέγη πρόεδρος της Αμερικανικής Στατιστικής Ένωσης το 1942. Συνταξιοδοτήθηκε το 1947 και πέθανε το 1949 στο Νιου Τζέρσεϊ. Μια νέα έκδοση του βιβλίου του 1925 κυκλοφόρησε το 1956 με τον ελαφρώς διαφορετικό τίτλο «Στοιχεία Μαθηματικής Βιολογίας».

Περαιτέρω ανάγνωση

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. Jagers, P.: Age-dependent branching processes allowing immigration. *Theor. Probab. Appl.* 13, 225–236 (1968).
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, Berlin (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

Κεφάλαιο 11

Ο νόμος Χάρντι-Βάινμπεργκ (1908)

Το 1908 ο Βρετανός μαθηματικός Χάρντι και ο Γερμανός γιατρός Βάινμπεργκ ανακάλυψαν ανεξάρτητα ότι σε έναν απείρως μεγάλο πληθυσμό που ζευγαρώνει τυχαία σύμφωνα με τους νόμους του Μέντελ, οι συχνότητες των γονότυπων που προκύπτουν από δύο αλληλόμορφα παραμένουν σταθερές από γενιά σε γενιά. Το μαθηματικό τους μοντέλο αποτέλεσε ένα από τα σημεία εκκίνησης της γενετικής των πληθυσμών.

Ο Γκόντφρεϊ Χάρολντ Χάρντι (Hardy) γεννήθηκε το 1877 στο Σάρρεϋ της Αγγλίας. Οι γονείς του ήταν δάσκαλοι. Σπούδασε μαθηματικά στο Trinity College του Πανεπιστημίου του Κέιμπριτζ από το 1896, έγινε υπότροφος του κολεγίου του το 1900 και λέκτορας μαθηματικών το 1906. Μετά από ένα πρώτο βιβλίο με θέμα την «Ολοκλήρωση συναρτήσεων μίας μεταβλητής» (1905), δημοσίευσε το 1908 το έργο «Ένα μάθημα θεωρητικών μαθηματικών», το οποίο επανεκδόθηκε πολλές φορές και μεταφράστηκε σε πολλές ξένες γλώσσες.

Σχήμα 11.1:
Χάρντι (1877–1947)

Εκείνη την εποχή, η εκ νέου ανακάλυψη του έργου του Μέντελ είχε εγείρει κάποιες αμφιβολίες. Ορισμένοι βιολόγοι αναρωτήθηκαν γιατί οι κυρίαρχοι χαρακτήρες δεν γίνονταν συχνότεροι από γενιά σε γενιά. Ο Ρέντζιναλντ Πάνετ, ο οποίος είχε γράψει ένα βιβλίο με τίτλο «Μεντελισμός» το 1905, έθεσε το ερώτημα στον Χάρντι, με τον οποίο έπαιζαν μαζί κρίκετ στο Κέιμπριτζ. Ο Χάρντι έγραψε τη λύση του σε ένα άρθρο με τίτλο «Μεντελικές αναλογίες σε μικτό πληθυσμό», το οποίο δημοσιεύτηκε το 1908. Για να απλοποιήσει την ανάλυση, φαντάστηκε την κατάσταση ενός μεγάλου πληθυσμού όπου η επιλογή του σεξουαλικού συντρόφου θα ήταν τυχαία. Επιπλέον, περιόρισε την προσοχή του σε δύο μόνο παράγοντες (ή «αλληλόμορφα») A και a, με τον A να είναι κυρίαρχος και τον a υπολειπόμενο. Για τη γενιά n, έστω p_n η συχνότητα του «γονότυπου» AA, $2q_n$ του Aa και r_n του aa. Φυσικά, $p_n + 2q_n + r_n = 1$. Ο Χάρντι υπέθεσε επίσης ότι κανένας από αυτούς τους γονότυπους δεν οδηγούσε σε υπερβολική θνησιμότητα ή σε μείωση της γονιμότητας σε σύγκριση με τους δύο άλλους γονότυπους. Οι συχνότητες στη γενιά $n+1$ μπορούν εύκολα να υπολογιστούν παρατηρώντας ότι ένα τυχαία επιλεγμένο άτομο στη γενιά n μεταδίδει το αλληλόμορφο A με πιθανότητα $p_n + q_n$: είτε ο γονότυπος είναι AA και το αλληλόμορφο A μεταδίδεται σίγουρα είτε ο γονότυπος είναι Aa και το αλληλόμορφο A μεταδίδεται με 50% πιθανότητα. Ομοίως, το αλληλόμορφο a μεταδίδεται με πιθανότητα $q_n + r_n$. Συνεπώς, μπορεί κανείς να κατασκευάσει τον πίνακα 11.1 με τον ίδιο τρόπο όπως τον πίνακα 8.1.

Πίνακας 11.1: Υπολογισμός των συχνοτήτων των γονότυπων στη γενιά $n+1$ από τις συχνότητες των αλληλόμορφων των γονέων (οι γραμμές αφορούν τη μητέρα, οι στήλες τον πατέρα).

Αλληλόμορφα Συχνότητα	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 $(q_n + r_n)^2$

Οι συχνότητες των γονότυπων AA, Aa και aa στη γενεά $n+1$ είναι αντίστοιχα p_{n+1}, $2q_{n+1}$ και r_{n+1}. Έτσι, ο Χάρντι διαπίστωσε ότι

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

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

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

Στη συνέχεια, διερεύνησε υπό ποιες συνθήκες οι συχνότητες των γονότυπων θα μπορούσαν να παραμείνουν σταθερές κατά τη διάρκεια των γενεών και να είναι ίσες με p, $2q$ και r. Δεδομένου ότι εξ ορισμού $p + 2q + r = 1$, βλέπουμε ότι οι εξισώσεις (11.1)-(11.3) δίνουν όλες την ίδια συνθήκη $q^2 = pr$.

> Για παράδειγμα, η πρώτη εξίσωση δίνει $p = (p+q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$, η οποία είναι ισοδύναμη με $p(1-p-2q) = q^2$ και τελικά με $pr = q^2$.

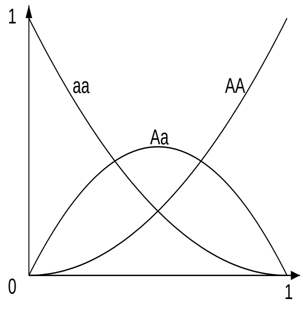
Ξεκινώντας από αυθαίρετες αρχικές συνθήκες $(p_0, 2q_0, r_0)$ με $p_0 + 2q_0 + r_0 = 1$, ο Χάρντι παρατήρησε ότι

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

Η κατάσταση $(p_1, 2q_1, r_1)$ είναι επομένως ήδη μια ισορροπία. Έτσι, η $(p_n, 2q_n, r_n)$ παραμένει ίση με την $(p_1, 2q_1, r_1)$ για όλα τα $n \geqslant 1$. Αν θέσουμε $x = p_0 + q_0$ για τη συχνότητα του αλληλόμορφου A στη γενιά 0, τότε $1 - x = q_0 + r_0$ είναι η συχνότητα του αλληλόμορφου a. Χρησιμοποιώντας το σύστημα (11.1)–(11.3) για άλλη μια φορά, έχουμε

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

για κάθε $n \geqslant 1$ (Σχήμα 11.2).



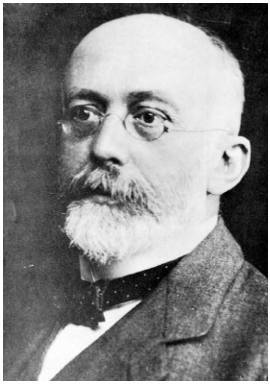
Σχήμα 11.2: Γραφικές παραστάσεις των συναρτήσεων x^2, $2x(1-x)$ και $(1-x)^2$ που αντιστοιχούν στις συχνότητες ισορροπίας των γονότυπων AA, Aa και aa.

Συμπερασματικά, οι παραπάνω υποθέσεις οδηγούν στο νόμο σύμφωνα με τον οποίο οι συχνότητες των γονότυπων AA, Aa και aa παραμένουν αμετάβλητες κατά τη διάρκεια των γενεών. Η θεωρία του Μέντελ δεν οδηγεί σε προοδευτική αύξηση της συχνότητας του κυρίαρχου χαρακτήρα, όπως είχε αρχικά θεωρηθεί.

Μερικά χρόνια αργότερα, ο Φίσερ θα έδινε έμφαση σε ένα σημαντικό επακόλουθο αυτού του νόμου: σε μια πρώτη προσέγγιση (δηλαδή αν υποθέσουμε ότι οι υποθέσεις του μοντέλου είναι ρεαλιστικές), ένας πληθυσμός διατηρεί σταθερή γενετική διακύμανση. Η παρατήρηση αυτή λύνει ένα από τα προβλήματα που έθετε η θεωρία του Δαρβίνου για την εξέλιξη μέσω της φυσικής επιλογής. Πράγματι, ο Δαρβίνος πίστευε, όπως και οι σύγχρονοί του, ότι σε κάθε γενιά τα φυσιολογικά χαρακτηριστικά των παιδιών ήταν ένα είδος μέσου όρου των χαρακτηριστικών των δύο γονέων, με τον κάθε γονέα να συνεισφέρει το μισό. Η ιδέα αυτή είχε αργότερα μελετηθεί διεξοδικά με τη χρήση στατιστικής από τον Φράνσις Γκάλτον και τον διάδοχό του στο εργαστήριο βιομετρίας, Καρλ Πίρσον. Αν ήταν αληθινή, η διακύμανση αυτών των χαρακτηριστικών σε έναν πληθυσμό θα έπρεπε να διαιρείται δια του δύο σε κάθε γενιά και σύντομα θα υπήρχε τέτοια ομοιογένεια που η φυσική επιλογή, που υποτίθεται ότι εξηγεί την εξέλιξη, θα ήταν αδύνατη. Θα χρειαστούν ωστόσο αρκετά χρόνια για να απορριφθεί αυτός ο μηχανισμός υπολογισμού του μέσου όρου, με τους βιομετρικούς να υπερασπίζονται την άποψη του Δαρβίνου και να διστάζουν να παραδεχτούν ότι οι νόμοι του Μέντελ είναι απαραίτητοι για την κατανόηση της εξέλιξης.

Μετά την εργασία αυτή το 1908, ο Χάρντι επέστρεψε στα θεωρητικά μαθηματικά. Στην αυτοβιογραφία του, «Η απολογία ενός μαθηματικού», ισχυρίζεται μάλιστα με υπερηφάνεια ότι απέφυγε ανακαλύψεις με πρακτική χρησιμότητα. Το 1910 εξελέγη μέλος της Βασιλικής Εταιρείας. Το 1913 ανακάλυψε το ινδικό παιδί-θαύμα Ραμανούτζαν και τον κάλεσε να εργαστεί στο Κέιμπριτζ. Μετά τον Πρώτο Παγκόσμιο Πόλεμο, έγινε καθηγητής στο Πανεπιστήμιο της Οξφόρδης και συνέχισε μια γόνιμη συνεργασία με τον συμπατριώτη του Λίτλγουντ. Μεταξύ του 1931 και του 1942 ήταν και πάλι καθηγητής στο Κέιμπριτζ. Δημοσίευσε πολλά βιβλία, συχνά σε συνεργασία: «Τάξεις του απείρου» (1910), «Η γενική θεωρία των σειρών του Ντίριχλετ» με τον Μαρσέλ Ρης (1915), «Ανισότητες» με τους Λίτλγουντ και Πόλια (1934), «Εισαγωγή στη Θεωρία Αριθμών» με τον Έντουαρντ Ράιτ (1938), «Ραμανούτζαν» (1940), «Σειρές Φουριέ» με τον Ρογκοζίνσκι (1944) και «Αποκλίνουσες σειρές» (1949). Πέθανε στο Κέιμπριτζ το 1947.

Αρκετές δεκαετίες αργότερα, οι άνθρωποι παρατήρησαν ότι ο νόμος του Χάρντι για τις γονιδιακές συχνότητες είχε επίσης ανακαλυφθεί το ίδιο έτος 1908 από έναν Γερμανό γιατρό, τον Βίλχελμ Βάινμπεργκ (Weinberg). Ο Βάινμπεργκ γεννήθηκε στη Στουτγάρδη το 1862. Αφού σπούδασε στο Τύμπινγκεν και στο Μόναχο μέχρι το διδακτορικό του στην ιατρική, είχε εργαστεί αρκετά χρόνια σε νοσοκομεία του Βερολίνου, της Βιέννης και της Φρανκφούρτης. Είχε εγκατασταθεί το 1889 στη Στουτγάρδη ως γενικός γιατρός και μαιευτήρας. Παρά το γεγονός ότι ήταν πολύ απασχολημένος με την εργασία του, είχε βρει χρόνο να γράψει πολλά άρθρα σε γερμανικά επιστημονικά περιοδικά. Το 1901 είχε μελετήσει από στατιστική άποψη τη συχνότητα των διδύμων του ίδιου φύλου. Το άρθρο



Σχήμα 11.3:
Βάινμπεργκ (1862–1937)

του 1908, στο οποίο εξηγούσε τον ίδιο νόμο που είχε βρει ο Χάρντι, είχε δημοσιευτεί σε τοπικό επιστημονικό περιοδικό και δεν είχε γίνει αντιληπτό. Σε αντίθεση όμως με τον Χάρντι, είχε συνεχίσει τη μελέτη αυτή τα επόμενα χρόνια, ανακαλύπτοντας για παράδειγμα τη γενίκευση στην περίπτωση που υπάρχουν περισσότερα από δύο αλληλόμορφα. Είχε επίσης συμβάλει στον τομέα της ιατρικής στατιστικής. Ο Βάινμπεργκ πέθανε το 1937. Μετά την εκ νέου ανακάλυψη του άρθρου του 1908, οι γενετιστές ονόμασαν το νόμο της σταθερότητας των συχνοτήτων των γονότυπων ως «νόμο των Χάρντι-Βάινμπεργκ».

Σήμερα ο νόμος αυτός χρησιμοποιείται συχνά ως εξής. Αν ένα σπάνιο υπολειπόμενο αλληλόμορφο a δεν έχει καμία επίδραση στην επιβίωση ή τη γονιμότητα και αν γνωρίζουμε τη συχνότητα x^2 του γονότυπου aa επειδή το aa παράγει έναν συγκεκριμένο φαινότυπο, τότε μπορούμε να υπολογίσουμε το x και να εκτιμήσουμε τη συχνότητα $2x(1-x) \approx 2x$ του γονότυπου Aa. Για παράδειγμα, αν η συχνότητα του aa είναι $1/20.000$, τότε έχουμε $x \approx 1/140$. Επομένως, $2x \approx 1/70$ είναι η συχνότητα του γονότυπου Aa. Το υπολειπόμενο αλληλόμορφο a, το οποίο μπορεί να φαίνεται πολύ σπάνιο από την επιθεώρηση των φαινοτύπων, στην πραγματικότητα δεν είναι τόσο σπάνιο.

Περαιτέρω ανάγνωση

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

Κεφάλαιο 12

Ο Ρος και η ελονοσία (1911)

Το 1911 ο Βρετανός γιατρός Ρόναλντ Ρος, ο οποίος είχε ήδη λάβει το βραβείο Νόμπελ το 1902 για το έργο του σχετικά με την ελονοσία, μελέτησε ένα σύστημα διαφορικών εξισώσεων που μοντελοποιούσε την εξάπλωση της ασθένειας αυτής. Έδειξε ότι η ελονοσία μπορεί να επιμείνει μόνο εάν ο αριθμός των κουνουπιών είναι πάνω από ένα ορισμένο όριο. Επομένως, δεν είναι απαραίτητο να σκοτωθούν όλα τα κουνούπια για την εξάλειψη της ελονοσίας. Αρκεί να σκοτωθεί μόνο ένα ορισμένο κλάσμα. Παρόμοια επιδημικά μοντέλα αναπτύχθηκαν αργότερα από τους Κέρμακ και ΜακΚέντρικ.

Ο Ρόναλντ Ρος (Ross) γεννήθηκε το 1857 στη Βόρεια Ινδία, όπου ο πατέρας του ήταν αξιωματικός του βρετανικού στρατού. Σπούδασε ιατρική στο Λονδίνο, αλλά προτίμησε να γράφει ποιήματα και δράματα. Αφού εργάστηκε για ένα χρόνο σε ένα πλοίο ως χειρουργός, κατάφερε να ενταχθεί στην ινδική ιατρική υπηρεσία το 1881. Το ιατρικό του έργο στην Ινδία του άφηνε άφθονο ελεύθερο χρόνο, κατά τη διάρκεια του οποίου έγραφε λογοτεχνικά έργα και μάθαινε στον εαυτό του κάποια μαθηματικά. Με άδεια στην Αγγλία το 1888, απέκτησε δίπλωμα δημόσιας υγείας και μελέτησε τη βακτηριολογία, μια νέα επιστήμη που δημιουργήθηκε λίγα χρόνια νωρίτερα από τον Παστέρ και τον Κοχ. Επιστρέφοντας στην Ινδία, ο Ρος άρχισε να μελετά την ελονοσία. Κατά τη διάρκεια της δεύτερης άδειας του το 1894, συνάντησε στο Λονδίνο τον Πάτρικ Μάνσον, ειδικό στην τροπική ιατρική, ο οποίος του έδειξε στο μικροσκόπιο αυτό που είχε παρατηρήσει ο Γάλλος στρατιωτικός γιατρός Αλφόνς Λαβεράν το 1880: το αίμα των ασθενών με ελονοσία περιέχει παράσιτα. Ο Μάνσον πρότεινε ότι τα παράσιτα θα μπορούσαν να προέρχονται από κουνούπια, επειδή ο ίδιος είχε ανακαλύψει στην Κίνα το παράσιτο μιας άλλης τροπικής ασθένειας (φιλαρίαση) στα έντομα αυτά. Ωστόσο, πίστευε ότι οι άνθρωποι μολύνονταν από το παράσιτο όταν έπιναν νερό μολυσμένο από τα κουνούπια. Από το 1895 έως το 1898, ο Ρος συνέχισε την έρευνά του στην Ινδία και δοκίμασε την ιδέα του Μάνσον. Το 1897 ανακάλυψε στο στομάχι ενός συγκεκριμένου είδους κουνουπιού που δεν είχε μελετήσει προηγουμένως (ανωφελή) κάποια παράσιτα παρόμοια με εκείνα που είχε παρατηρήσει ο Λαβεράν. Αφού οι ανώτεροί του τον έστειλαν στην Καλκούτα κατά τη διάρκεια μιας εποχής όπου τα κρούσματα ελονοσίας ήταν σπάνια, αποφάσισε να μελετήσει την ελονοσία σε πτηνά κλουβιών. Βρήκε το παράσιτο στους σιελογόνους αδένες των κουνουπιών του είδους των ανωφελών και κατάφερε να μολύνει πειραματικά υγιή πτηνά αφήνοντας τα κουνούπια να τα τσιμπήσουν: αυτό απέδειξε ότι η ελονοσία μεταδίδεται με τα τσιμπήματα των κουνουπιών και όχι με την κατάποση μολυσμένου νερού. Το 1899 ο Ρος εγκατέλειψε την Ινδική Ιατρική Υπηρεσία για να διδάξει στη Σχολή Τροπικής Ιατρικής του Λίβερπουλ, η οποία είχε δημιουργηθεί ένα χρόνο νωρίτερα. Το 1901 εξελέγη μέλος της Βασιλικής Εταιρείας και το 1902 έλαβε το βραβείο Νόμπελ Φυσιολογίας ή Ιατρικής για το έργο του σχετικά με την ελονοσία. Ταξίδεψε στην Αφρική, στον Μαυρίκιο και στην περιοχή της Μεσογείου για να διαδώσει την καταπολέμηση των κουνουπιών. Η μέθοδος ήταν επιτυχής στην Αίγυπτο κατά μήκος της διώρυγας του Σουέζ, κατά μήκος της υπό κατασκευή διώρυγας του Παναμά, στην Κούβα και στη Μαλαισία. Ήταν λιγότερο επιτυχής σε ορισμένες άλλες περιοχές. Ο Ρος δημοσίευσε μια «Έκθεση για την πρόληψη της ελονοσίας στον Μαυρίκιο» το 1908 και το βιβλίο «Η πρόληψη της ελονοσίας» το 1910.

Σχήμα 12.1:
Ρος (1857–1932)

Παρά την απόδειξη του ρόλου ορισμένων κουνουπιών στη μετάδοση της ελονοσίας, ο Ρος αντιμετώπισε σκεπτικισμό όταν ισχυρίστηκε ότι η ελονοσία θα μπορούσε να εξαλειφθεί απλώς και μόνο με τη μείωση του αριθμού των κουνουπιών. Στη δεύτερη έκδοση του βιβλίου του με τίτλο «Η πρόληψη της ελονοσίας» που εκδόθηκε το 1911, προσπάθησε να κατασκευάσει μαθηματικά μοντέλα της μετάδοσης της ελονοσίας προκειμένου να υποστηρίξει τον ισχυρισμό του. Ένα από τα μοντέλα του αποτελούνταν από ένα σύστημα δύο διαφορικών εξισώσεων. Ας εισαγάγουμε τους ακόλουθους συμβολισμούς:

- N: συνολικός ανθρώπινος πληθυσμός σε μια δεδομένη περιοχή,
- $I(t)$: αριθμός των ανθρώπων που έχουν μολυνθεί από ελονοσία τη χρονική στιγμή t,
- n: συνολικός πληθυσμός κουνουπιών (θεωρούμενος σταθερός),
- $i(t)$: τον αριθμό των κουνουπιών που έχουν μολυνθεί από την ελονοσία,
- b: συχνότητα τσιμπήματος των κουνουπιών,
- p (αντίστοιχα p'): πιθανότητα μετάδοσης της ελονοσίας από τον άνθρωπο στο κουνούπι (αντίστοιχα από το κουνούπι στον άνθρωπο) κατά τη διάρκεια ενός τσιμπήματος,
- a: ρυθμός με τον οποίο οι άνθρωποι αναρρώνουν από την ελονοσία,
- m: θνησιμότητα κουνουπιών.

Κατά τη διάρκεια ενός μικρού χρονικού διαστήματος dt, κάθε μολυσμένο κουνούπι τσιμπάει $b\,dt$ ανθρώπους, μεταξύ των οποίων ένα κλάσμα ίσο με $\frac{N-I}{N}$ δεν έχει ακόμη μολυνθεί. Λαμβάνοντας υπόψη την πιθανότητα μετάδοσης p', υπάρχουν $b\,p'\,i\,\frac{N-I}{N}\,dt$ νέοι μολυσμένοι άνθρωποι. Κατά τη διάρκεια του ίδιου χρονικού διαστήματος, ο αριθμός των ανθρώπων που αναρρώνουν είναι $a I\,dt$. Συνεπώς,

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

Ομοίως, κάθε μη μολυσμένο κουνούπι τσιμπάει $b\,dt$ ανθρώπους, μεταξύ των οποίων ένα κλάσμα ίσο με I/N είναι ήδη μολυσμένο. Λαμβάνοντας υπόψη την πιθανότητα μετάδοσης p, υπάρχουν $b\,p\,(n-i)\,\frac{I}{N}\,dt$ νέα μολυσμένα κουνούπια. Εν τω μεταξύ, υποθέτοντας ότι η μόλυνση δεν επηρεάζει τη θνησιμότητα, ο αριθμός των κουνουπιών που πεθαίνουν είναι $m\,i\,dt$. Έτσι

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

Δεδομένου ότι η ελονοσία υπάρχει μόνιμα στις περισσότερες μολυσμένες χώρες, ο Ρος εξέτασε μόνο τις στάσιμες καταστάσεις του συστήματος των δύο εξισώσεων: ο αριθμός των μολυσμένων ανθρώπων $I(t)$ και ο αριθμός των μολυσμένων κουνουπιών $i(t)$ παραμένουν σταθεροί στο χρόνο ($dI/dt = 0$ και $di/dt = 0$). Αρχικά υπάρχει πάντα η στάσιμη κατάσταση με $I = 0$ και $i = 0$, η οποία αντιστοιχεί στην απουσία ελονοσίας. Δεύτερον, ο Ροσς αναζήτησε μια στάσιμη κατάσταση τέτοια ώστε $I > 0$ και $i > 0$ και βρήκε ότι

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

> Διαιρώντας τις εξισώσεις σταθερής κατάστασης με το γινόμενο $I \times i$, το πρόβλημα μετατρέπεται σε ένα γραμμικό σύστημα δύο εξισώσεων με δύο αγνώστους $1/I$ και $1/i$,
>
> $$\frac{bp'}{I} - \frac{a}{i} = \frac{bp'}{N}\;, \quad -\frac{m}{I} + \frac{bpn}{Ni} = \frac{bp}{N}\,.$$
>
> Η λύση του λαμβάνεται εύκολα.

Μπορεί κανείς να παρατηρήσει ότι $I > 0$ και $i > 0$ αν ο αριθμός των κουνουπιών είναι πάνω από ένα κρίσιμο κατώφλι:

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

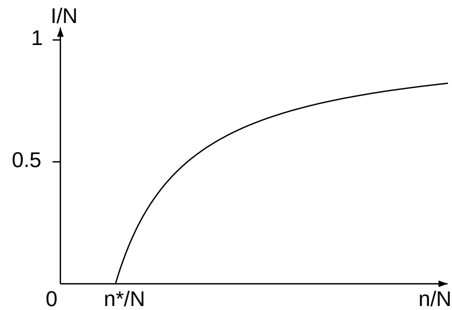
Στην περίπτωση αυτή η στάσιμη κατάσταση αντιστοιχεί στην κατάσταση όπου η ασθένεια είναι ενδημική, δηλαδή μόνιμα παρούσα. Ο Ρος κατέληξε στο συμπέρασμα ότι αν ο αριθμός των κουνουπιών n μειωθεί κάτω από το κρίσιμο όριο n^*, τότε η μόνη εναπομένουσα στάσιμη κατάσταση είναι $I = 0$ και $i = 0$, οπότε η ελονοσία θα πρέπει να εξαλειφθεί. Ειδικότερα, δεν είναι απαραίτητο να εξοντωθούν όλα τα κουνούπια για να εξαλειφθεί η ελονοσία. Αυτό ακριβώς το σημείο ήθελε να τονίσει ο Ρος με το μοντέλο του.

Για να καταδείξει τη θεωρία του, ο Ρος αναζήτησε εύλογες αριθμητικές τιμές για τις παραμέτρους του μοντέλου του. Υπέθεσε ότι

- η θνησιμότητα των κουνουπιών είναι τέτοια ώστε μόνο το ένα τρίτο από αυτά να είναι ακόμη ζωντανά μετά από δέκα ημέρες- έτσι $e^{-10m} = \frac{1}{3}$ και $m = (\log 3)/10$ ανά ημέρα,
- οι μισοί άνθρωποι εξακολουθούν να είναι μολυσμένοι μετά από τρεις μήνες, οπότε $e^{-90a} = 1/2$ και $a = (\log 2)/90$ ανά ημέρα,

- ένα στα οκτώ κουνούπια τσιμπάει κάθε μέρα, οπότε $e^{-b} = 1 - 1/8$ και $b = \log(8/7)$ ανά ημέρα.
- τα μολυσμένα κουνούπια δεν είναι συνήθως μολυσματικά κατά τη διάρκεια των πρώτων δέκα ημερών μετά τη μόλυνσή τους, επειδή τα παράσιτα πρέπει να περάσουν από διάφορα στάδια μετασχηματισμού. Δεδομένου ότι το ένα τρίτο των κουνουπιών μπορεί να επιβιώσει δέκα ημέρες, ο Ρος υπέθεσε ότι περίπου το ένα τρίτο όλων των μολυσμένων κουνουπιών είναι μολυσματικά: $p' = 1/3$,
- $p = 1/4$.

Ο Ρος θα μπορούσε τότε να υπολογίσει με τον τύπο (12.1) το κλάσμα των μολυσμένων I/N στον ανθρώπινο πληθυσμό ως συνάρτηση του λόγου n/N του πληθυσμού των κουνουπιών προς τον ανθρώπινο πληθυσμό. Παρουσίασε τα αποτελέσματά του σε έναν πίνακα που είναι ισοδύναμος με το Σχήμα 12.2.



Σχήμα 12.2: Το κλάσμα I/N των μολυσμένων ανθρώπων ως συνάρτηση του λόγου n/N μεταξύ του πληθυσμού των κουνουπιών και του ανθρώπινου πληθυσμού.

Το σχήμα της καμπύλης δείχνει ότι το κλάσμα των μολυσμένων ανθρώπων είναι υψηλότερο από 50% ήδη αν ο λόγος n/N είναι λίγο πάνω από την κρίσιμη τιμή n^*/N. Αλλά το κλάσμα αυτό δεν αλλάζει πολύ όταν ο λόγος n/N αυξάνεται περαιτέρω. Αυτό εξηγεί γιατί η συσχέτιση μεταξύ του αριθμού των κουνουπιών και της παρουσίας ελονοσίας δεν είχε παρατηρηθεί ποτέ πριν. Ο Ρος παρατήρησε, ωστόσο, ότι η αριθμητική τιμή του κατωφλίου n^*/N ήταν πολύ ευαίσθητη σε μικρές μεταβολές του ρυθμού τσιμπήματος b, αλλά αυτό δεν άλλαζε τη συνολική μορφή της καμπύλης στο Σχήμα 12.2. Η ποιοτική του εξήγηση είναι πιο σημαντική από τα ποσοτικά αποτελέσματα, τα οποία υποφέρουν από την αβεβαιότητα που περιβάλλει τις αριθμητικές τιμές των παραμέτρων.

Για να ερμηνεύσουμε το κρίσιμο κατώφλι n^* που ανακάλυψε ο Ρος[1], θεωρήστε έναν μολυσμένο άνθρωπο που εισάγεται σε έναν πληθυσμό ανθρώπων και κουνουπιών που είναι και οι δύο απαλλαγμένοι από ελονοσία. Αυτός ο άνθρωπος παραμένει μολυσμένος κατά μέσο όρο κατά τη διάρκεια μιας χρονικής περιόδου ίσης με $1/a$. Δέχεται bn/N τσιμπήματα ανά μονάδα χρόνου, οπότε κατά μέσο όρο $bn/(aN)$ τσιμπήματα συνολικά όσο είναι μολυσμένος. Επομένως, μολύνει κατά μέσο όρο $bpn/(aN)$ κουνούπια. Καθένα από αυτά τα μολυσμένα κουνούπια ζει κατά μέσο όρο για χρονικό διάστημα ίσο με $1/m$, τσιμπάει b/m ανθρώπους και μολύνει bp'/m ανθρώπους. Συνολικά, μετά τη μετάδοση από τον πρώτο μολυσμένο άνθρωπο στα κουνούπια και από αυτά τα κουνούπια σε άλλους ανθρώπους, ο μέσος αριθμός των νέων μολυσμένων ανθρώπων είναι το γινόμενο των δύο προηγούμενων αποτελεσμάτων, δηλ.

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

Αυτό το $\mathscr{R}_0$ είναι ο αριθμός των δευτερογενών ανθρώπινων κρουσμάτων που οφείλονται σε ένα πρωτογενές ανθρώπινο κρούσμα. Έτσι, η διαδικασία μόλυνσης που συμβαίνει συνεχώς στο χρόνο μπορεί επίσης να θεωρηθεί μέσω διαδοχικών γενεών. Η ελονοσία μπορεί να εισβάλει στον πληθυσμό μόνο εάν $\mathscr{R}_0 > 1$. Αυτή η συνθήκη είναι ακριβώς ισοδύναμη με την $n > n^*$.

Συμπερασματικά, ο Ρος τάχθηκε γενικότερα υπέρ της μαθηματικής μοντελοποίησης στην επιδημιολογία:

> «Στην πραγματικότητα, όλη η επιδημιολογία, που ασχολείται με τη διακύμανση της νόσου από χρόνο σε χρόνο ή από τόπο σε τόπο, πρέπει να εξετάζεται μαθηματικά, όσες μεταβλητές και αν εμπλέκονται, αν πρόκειται να εξεταστεί επιστημονικά. Το να λέμε ότι μια ασθένεια εξαρτάται από ορισμένους παράγοντες δεν σημαίνει ότι λέμε πολλά, μέχρι να μπορέσουμε επίσης να σχηματίσουμε μια εκτίμηση για το πόσο επηρεάζει ο κάθε παράγοντας το συνολικό αποτέλεσμα. Και η μαθηματική μέθοδος θεραπείας δεν είναι στην πραγματικότητα τίποτε άλλο παρά η εφαρμογή προσεκτικής συλλογιστικής στα επίμαχα προβλήματα.»

Ο Ρος χρίστηκε ιππότης το 1911. Μετακόμισε στο Λονδίνο και έγινε σύμβουλος του βρετανικού στρατού κατά τη διάρκεια του Πρώτου Πα-

[1] Αυτή η ερμηνεία τονίστηκε μόνο πολύ καιρό μετά την εργασία του Ρος.

γκοσμίου Πολέμου. Το 1923 δημοσίευσε την αυτοβιογραφία του, «Απομνημονεύματα με πλήρη αναφορά στο μεγάλο πρόβλημα της ελονοσίας και τη λύση του». Το 1926 εγκαινιάστηκε το Ινστιτούτο Τροπικών Ασθενειών Ρος (σήμερα μέρος της Σχολής Υγιεινής και Τροπικής Ιατρικής του Λονδίνου), του οποίου έγινε διευθυντής. Ο Ρος πέθανε στο Λονδίνο το 1932.

Περαιτέρω ανάγνωση

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)

Κεφάλαιο 13

Ο Λότκα, ο Βολτέρρα και το σύστημα θηρευτή-θηράματος (1920–1926)

Το 1920 ο Άλφρεντ Λότκα μελέτησε ένα μοντέλο θηρευτή-θηράματος και έδειξε ότι οι πληθυσμοί μπορούν να ταλαντώνονται μόνιμα. Ανέπτυξε τη μελέτη αυτή στο βιβλίο του «Στοιχεία Φυσικής Βιολογίας» του 1925. Το 1926 ο ιταλός μαθηματικός Βίτο Βολτέρρα έτυχε να ενδιαφερθεί για το ίδιο μοντέλο για να απαντήσει σε ένα ερώτημα που έθεσε ο βιολόγος Ουμπέρτο ντ΄ Ανκόνα: Γιατί τα ψάρια-θηρευτές που έπιαναν οι ψαράδες στην Αδριατική Θάλασσα ήταν περισσότερα κατά τη διάρκεια του Πρώτου Παγκοσμίου Πολέμου, όταν η αλιευτική προσπάθεια ήταν χαμηλή;

Το 1920 ο Λότκα δημοσίευσε ένα άρθρο με τίτλο «Αναλυτικό σημείωμα για ορισμένες ρυθμικές σχέσεις στα οργανικά συστήματα». Ήδη για μερικά χρόνια, είχε ενδιαφερθεί για ορισμένες χημικές αντιδράσεις που παρουσίαζαν παράξενες παροδικές ταλαντώσεις σε εργαστηριακά πειράματα. Σκοπός του άρθρου του ήταν να υποδείξει ότι ένα σύστημα δύο βιολογικών ειδών θα μπορούσε να ταλαντώνεται ακόμη και μόνιμα. Το παράδειγμα που εξέτασε ήταν αυτό ενός πληθυσμού φυτοφάγων ζώων που τρέφονται με φυτά. Σε αναλογία με τις εξισώσεις που χρησιμοποιούνται στη χημική κινητική, έστω $x(t)$ η συνολική μάζα των φυτών και $y(t)$ η συνολική μάζα των φυτοφάγων τη χρονική στιγμή t. Ο Λότκα χρησιμοποίησε ως μοντέλο το ακόλουθο σύστημα διαφορικών εξισώσεων

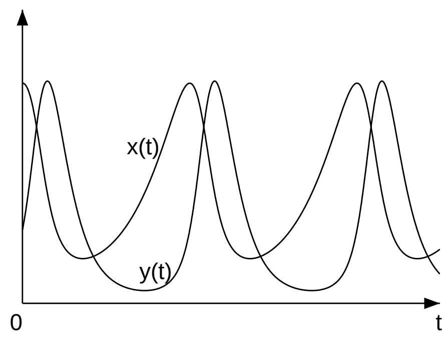
$$\frac{dx}{dt} = ax - bxy, \tag{13.1}$$

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

όπου οι παράμετροι a, b, c και d είναι όλες θετικές. Η παράμετρος a είναι ο ρυθμός αύξησης των φυτών όταν δεν υπάρχουν φυτοφάγα ζώα, ενώ c είναι ο ρυθμός μείωσης του πληθυσμού των φυτοφάγων ζώων όταν δεν υπάρχουν φυτά. Οι όροι $-bxy$ και dxy εκφράζουν ότι όσο περισσότερα ζώα και φυτά υπάρχουν, τόσο μεγαλύτερη είναι η μεταφορά μάζας από τα φυτά προς τα ζώα (η μεταφορά περιλαμβάνει κάποια απώλεια μάζας, οπότε $d \leqslant b$). Θέτοντας $dx/dt = 0$ και $dy/dt = 0$, ο Λοτκα παρατήρησε ότι υπάρχουν δύο στάσιμες καταστάσεις:

- $(x=0, y=0)$, ο πληθυσμός των φυτοφάγων ζώων έχει εξαφανιστεί και δεν υπάρχουν πλέον φυτά,
- $(x=c/d, y=a/b)$, συνυπάρχουν φυτοφάγα και φυτά.

Έγραψε, επίσης, χωρίς απόδειξη ότι αν τη χρονική στιγμή $t=0$, $(x(0), y(0))$ δεν είναι μία από αυτές τις δύο στάσιμες καταστάσεις, τότε οι συναρτήσεις $x(t)$ και $y(t)$ ταλαντώνονται περιοδικά: υπάρχει ένας αριθμός $T>0$ τέτοιος ώστε $x(t+T)=x(t)$ και $y(t+T)=y(t)$ για όλα τα $t>0$ (σχήμα 13.1)[1]. Αν για παράδειγμα τα φυτά είναι άφθονα, τότε ο πληθυσμός των φυτοφάγων θα αυξηθεί, προκαλώντας μείωση της συνολικής μάζας των φυτών. Όταν η μάζα αυτή δεν επαρκεί για να θρέψει τα φυτοφάγα ζώα, κάποια ζώα πεθαίνουν από την πείνα και η συνολική μάζα των φυτών θα αρχίσει να αυξάνεται ξανά μέχρι να φτάσει σε επίπεδο ίσο με την αρχική της τιμή. Το φαινόμενο θα επαναληφθεί.



Σχήμα 13.1: Ταλαντώσεις της συνολικής μάζας των φυτών $x(t)$ και της συνολικής μάζας των φυτοφάγων $y(t)$ ως συναρτήσεων του χρόνου.

Ο Λότκα μελέτησε το μοντέλο λίγο περισσότερο σε ένα δεύτερο άρθρο που δημοσιεύθηκε το 1920 με τίτλο «Ανεμπόδιστες ταλαντώσεις που προκύπτουν από τον νόμο της δράσης των μαζών». Εξήγησε γιατί το σύστημα μπορούσε να ταλαντώνεται με περιοδικό τρόπο. Αυτό προκύπτει από το γεγονός ότι το σημείο $(x(t), y(t))$ πρέπει να παραμείνει σε μια κλειστή τροχιά στο επίπεδο με x στον οριζόντιο άξονα και y στον κατακόρυφο άξονα- ακριβέστερα, στο τεταρτημόριο όπου $x \geqslant 0$ και $y \geqslant 0$ (σχήμα 13.2).

[1] Η περίοδος T εξαρτάται από τις αρχικές συνθήκες, αλλά ο Λότκα συνειδητοποίησε αυτό το γεγονός μόλις το 1925.

Πράγματι, διαιρώντας την εξίσωση (13.1) με την εξίσωση (13.2), λαμβάνουμε μετά από κάποια αναδιάταξη

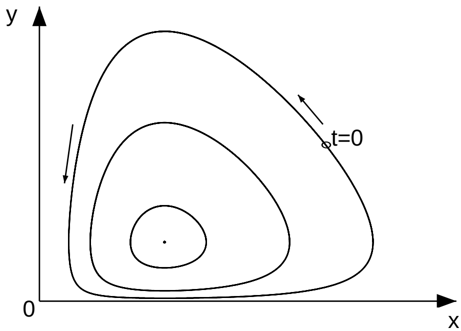
$$\left(-\frac{c}{x}+d\right)\frac{dx}{dt}=\left(\frac{a}{y}-b\right)\frac{dy}{dt}.$$

Η ολοκλήρωση δίνει

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

όπου K είναι μια σταθερά που εξαρτάται μόνο από την αρχική συνθήκη. Επομένως, το σημείο $(x(t),y(t))$ παραμένει στην καμπύλη $dx-c\log x = a\log y - by + K$, η οποία τυχαίνει να είναι μια κλειστή καμπύλη (σχήμα 13.2).

Σχήμα 13.2: Διάγραμμα με τη συνολική μάζα των φυτών $x(t)$ στον οριζόντιο άξονα και τη συνολική μάζα των φυτοφάγων $y(t)$ στον κατακόρυφο άξονα. Οι τρεις κλειστές καμπύλες γύρω από τη σταθερή κατάσταση αντιστοιχούν σε διαφορετικές αρχικές συνθήκες.



Η τροχιά του $(x(t),y(t))$ περικυκλώνει τη στάσιμη κατάσταση $(\frac{c}{d},\frac{a}{b})$ αριστερόστροφα, όπως μπορεί εύκολα να γίνει αντιληπτό μελετώντας το πρόσημο του dx/dt και του dy/dt. Κοντά στη στάσιμη κατάσταση, το σύστημα παρουσιάζει μικρές ταλαντώσεις με περίοδο ίση με $2\pi/\sqrt{ac}$.

Πράγματι, έστω $x=\frac{c}{d}+x^*$ και $y=\frac{a}{b}+y^*$ όπου $|x^*|\ll\frac{c}{d}$ και $|y^*|\ll\frac{a}{b}$. Τότε

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

Από αυτές τις δύο εξισώσεις, λαμβάνουμε

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

Οι εξισώσεις αυτές είναι οι ίδιες με αυτές των ταλαντώσεων του απλού εκκρεμούς στη φυσική. Η περίοδος είναι $2\pi/\sqrt{ac}$.

Ο Ρέιμοντ Περλ, ο οποίος είχε κοινοποιήσει το πρώτο άρθρο του 1920 στα *Proceedings of the National Academy of Sciences*, βοήθησε τον Λότκα να πάρει μια διετή υποτροφία από το Πανεπιστήμιο Τζονς Χόπκινς για να γράψει ένα βιβλίο με τίτλο «Στοιχεία Φυσικής Βιολογίας». Το βιβλίο εκδόθηκε το 1925. Στην ενότητα που συνοψίζει την εργασία του 1920 αναφερόταν επίσης ότι συστήματα δύο ειδών, ενός είδους ξενιστή και ενός είδους παρασίτου ή ενός είδους θηράματος και ενός είδους θηρευτή, θα μπορούσαν να περιγραφούν από το ίδιο μοντέλο (13.1)–(13.2). Δυστυχώς το βιβλίο του Λότκα δεν τράβηξε μεγάλη προσοχή όταν δημοσιεύτηκε. Ωστόσο, ο διάσημος μαθηματικός Βολτέρρα ανακάλυψε ανεξάρτητα το ίδιο μοντέλο λίγο αργότερα, ενώ μελετούσε ένα πρόβλημα αλιείας.

Ο Βίτο Βολτέρρα γεννήθηκε στο εβραϊκό γκέτο της Ανκόνα το 1860, λίγο πριν από την ενοποίηση της Ιταλίας, όταν η πόλη ανήκε ακόμη στο Παπικό Κράτος. Ήταν μοναχοπαίδι. Ο πατέρας του, έμπορος υφασμάτων, πέθανε όταν ο Βίτο ήταν δύο ετών και άφησε την οικογένεια χωρίς χρήματα. Καλός μαθητής στο γυμνάσιο, ο Βολτέρρα κατάφερε να συνεχίσει τις σπουδές του παρά τη φτώχεια, αρχικά στο Πανεπιστήμιο της Φλωρεντίας και αργότερα στη Scuola Normale Superiore της Πίζας. Το 1882 απέκτησε διδακτορικό στη φυσική και τον επόμενο χρόνο έγινε καθηγητής μηχανικής στο Πανεπιστήμιο της Πίζας. Το 1892 εντάχθηκε στο Πανεπιστήμιο του Τορίνο και το 1900 μετακινήθηκε σε έδρα μαθηματικής φυσικής στο Πανεπιστήμιο La Sapienza της Ρώμης. Έγινε γερουσιαστής το 1905. Πολλές από τις διαλέξεις που έδωσε στη Ρώμη ή σε ξένα πανεπιστήμια δημοσιεύτηκαν σε βιβλίο: «Τρία μαθήματα σχετικά με ορισμένες πρόσφατες προόδους στη μαθηματική φυσική» (Πανεπιστήμιο Κλαρκ, 1909), «Μαθήματα σχετικά με τις ολοκληρωτικές και ολοκληρωδιαφορικές εξισώσεις» (Ρώμη, 1910), «Μαθήματα σχετικά με τις γραμμικές συναρτήσεις» (Παρίσι, 1912), «Θεωρία των μεταθετών συναρτήσεων» (Πρίνστον, 1912). Υπηρέτησε ως αξιωματικός του ιταλικού στρατού κατά τη διάρκεια του Πρώτου Παγκοσμίου Πολέμου και ήταν επικεφαλής του γραφείου πολεμικών εφευρέσεων. Μετά τον πόλεμο, συμμετείχε ενεργά στην ίδρυση της Ιταλικής Μαθηματικής Ένωσης (1922) και του Ιταλικού Εθνικού Συμβουλίου Έρευνας (1923) και έγινε ο πρώτος πρόεδρος του τελευταίου.

Έγινε επίσης πρόεδρος της Διεθνούς Επιτροπής για την Επιστημονική Μελέτη της Μεσογείου (1923) και πρόεδρος της Accademia dei Lincei (1924). Μια άλλη μονογραφία, γραμμένη σε συνεργασία με τον Πέρες, «Μαθήματα για τη σύνθεση και τις μεταθετές συναρτήσεις», εκδόθηκε το 1924.

Σχήμα 13.3: Βολτέρρα (1860–1940), ο οποίος ανακηρύχθηκε επίτιμος διδάκτορας του Πανεπιστημίου του Κέιμπριτζ το 1900.

Το 1925, σε ηλικία 65 ετών, ο Βολτέρρα άρχισε να ενδιαφέρεται για μια μελέτη του ζωολόγου Ουμπέρτο Ντ΄ Ανκόνα, ο οποίος αργότερα θα γινόταν γαμπρός του, σχετικά με το ποσοστό των χόνδρινων ψαριών (όπως καρχαρίες και σαλάχια) που ευρίσκονταν στην αλιεία κατά τα έτη 1905-1923 σε τρία λιμάνια της Αδριατικής Θάλασσας: Τεργέστη, Φιούμε[2] και Βενετία. Ο Ντ΄ Ανκόνα είχε παρατηρήσει ότι το ποσοστό αυτών των ψαριών είχε αυξηθεί κατά τη διάρκεια του Α΄ Παγκοσμίου Πολέμου, όταν η αλιευτική προσπάθεια είχε μειωθεί (Πίνακας 13.1).

Καθώς τα χόνδρινα ψάρια είναι θηρευτές των μικρότερων ψαριών, φάνηκε ότι η μείωση της αλιευτικής προσπάθειας ευνοούσε τα θηρευτικά είδη. Ο Βολτέρρα, ο οποίος δεν γνώριζε το έργο του Λότκα, εξήγησε αυτή την παρατήρηση χρησιμοποιώντας το ίδιο μοντέλο

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

όπου $x(t)$ συμβολίζει τον αριθμό των θηραμάτων και $y(t)$ τον αριθμό των θηρευτών. Παρατήρησε, όπως και ο Λοτκα, ότι το σύστημα αυτό μπορεί να ταλαντώνεται περιοδικά με περίοδο T που εξαρτάται από την αρχική

[2]Σήμερα Ριέκα στην Κροατία.

Πίνακας 13.1: Ποσοστό χόνδρινων ψαριών στην αλιεία της Τεργέστης, του Φιούμε και της Βενετίας πριν, κατά τη διάρκεια και μετά τον Πρώτο Παγκόσμιο Πόλεμο.

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

συνθήκη (x_0, y_0). Παρατήρησε επίσης ότι

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

Ολοκληρώνοντας σε μία περίοδο T (έτσι ώστε $x(0) = x(T)$ και $y(0) = y(T)$), έλαβε

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

Έτσι, ο μέσος όρος κατά τη διάρκεια μιας περιόδου τόσο του αριθμού των θηραμάτων όσο και του αριθμού των θηρευτών είναι ανεξάρτητος από τις αρχικές συνθήκες. Επιπλέον, αν η αλιευτική προσπάθεια μειωθεί, ο ρυθμός αύξησης a των θηραμάτων αυξάνεται, ενώ ο ρυθμός εξαφάνισης c των θηρευτών μειώνεται. Επομένως, ο μέσος όρος του $x(t)$ μειώνεται και ο μέσος όρος του $y(t)$ αυξάνεται: το ποσοστό των θηρευτών αυξάνεται. Αυτό ακριβώς είχε παρατηρηθεί για τις στατιστικές αλιείας από την Αδριατική Θάλασσα.

Ο Βολτέρρα δημοσίευσε το άρθρο του για πρώτη φορά στα ιταλικά το 1926. Μια αγγλική περίληψη εμφανίστηκε λίγους μήνες αργότερα στο *Nature*. Ο Λότκα ενημέρωσε τον Βολτέρρα και άλλους επιστήμονες για τη μελέτη του στα συστήματα θηρευτή-θηράματος που είχε προηγηθεί. Αλλά το άρθρο του 1920 και το βιβλίο του 1925 δεν θα αναφέρονταν πάντα. Ο Λότκα εργαζόταν τότε ήδη για μια ασφαλιστική εταιρεία, οπότε η εργασία του επικεντρώθηκε στην ανθρώπινη δημογραφία. Ο Βολτέρρα συνέχισε να εργάζεται πάνω σε παραλλαγές του συστήματος θηρευτή-θηράματος για μια δεκαετία. Το 1928-1929 έδωσε μια σειρά διαλέξεων στο νεοσύστατο Ινστιτούτο Ανρί Πουανκαρέ στο Παρίσι. Οι σημειώσεις αυτών των διαλέξεων δημοσιεύτηκαν το 1931 με τον τίτλο «Μαθήματα για τη μαθηματική θεωρία του αγώνα για τη ζωή». Το 1935 ο Βολτέρρα δημοσίευσε σε συνεργασία με τον Ουμπέρτο Ντ΄ Ανκόνα ένα άλλο βιβλίο με θέμα «Οι βιολογικές συσχετίσεις από μια μαθηματική οπτική».

Παρόλο που το μοντέλο θηρευτή-θηράματος φαίνεται να εξηγεί σωστά τα δεδομένα της αλιείας, η συζήτηση σχετικά με τον ρεαλισμό των απλουστευμένων μοντέλων στην οικολογία μόλις είχε αρχίσει και εξακολουθεί να αποτελεί αντικείμενο επιστημονικής διαμάχης. Σήμερα, το μοντέλο θηρευτή-θηράματος είναι επίσης γνωστό ως μοντέλο Λότκα-Βολτέρρα και είναι ένα από τα πιο συχνά αναφερόμενα στην οικολογία.

Το 1931 ο Βολτέρρα αρνήθηκε να υποταχθεί στον Μουσολίνι. Έχασε την καθηγητική του θέση στο πανεπιστήμιο της Ρώμης και αποκλείστηκε από τις ιταλικές επιστημονικές ακαδημίες, των οποίων ήταν ένα από τα πιο διάσημα μέλη. Από τότε παρέμεινε κυρίως εκτός Ιταλίας, ταξιδεύοντας στην Ευρώπη και δίνοντας διαλέξεις. Δημοσίευσε μαζί με τον Πέρες τον πρώτο τόμο μιας «Γενικής Θεωρίας των Συναρτησοειδών» (1936) και ένα βιβλίο με τον Χοστίνσκι για τις «Απειροστές Γραμμικές Πράξεις» (1938). Πέθανε στη Ρώμη το 1940.

Περαιτέρω ανάγνωση

1. Goodstein, J.R.: *The Volterra Chronicles, The Life and Times of an Extraordinary Mathematician 1860-1940*. American Mathematical Society (2007)
2. Guerraggio, A., Nastasi, P.: *Italian Mathematics between the Two World Wars*. Birkhäuser, Basel (2005)
3. Israel, G., Gasca, A.M.: *The Biology of Numbers – The Correspondence of Vito Volterra on Mathematical Biology*. Birkhäuser, Basel (2002)
4. Kingsland, S.E.: *Modeling Nature, Episodes in the History of Population Ecology*, 2nd edn. University of Chicago Press (1995)
5. Lotka, A.J.: Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 6, 410–415 (1920) pnas.org
6. Lotka, A.J.: Undamped oscillations derived from the law of mass action. *J. Amer. Chem. Soc.* 42, 1595–1599 (1920) archive.org
7. Lotka, A.J.: *Elements of Physical Biology*. Williams & Wilkins, Baltimore (1925) archive.org
8. Volterra, V.: Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. Accad. Lincei* 6, 31–113 (1926) → *Opere matematiche*, vol. 5, Accademia nazionale dei Lincei, Roma (1962) liberliber.it

9. Volterra, V.: Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118, 558–560 (1926). → L.A. Real, J.H. Brown (eds.) *Foundations of Ecology*, 283–285. University of Chicago Press (1991)
10. Volterra, V.: *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Gauthier-Villars, Paris (1931) gallica.bnf.fr
11. Volterra, V., D'Ancona, U.: *Les Associations biologiques au point de vue mathématique*. Hermann, Paris (1935)
12. Whittaker, E.T.: Vito Volterra 1860–1940. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 3, 690–729 (1941)

Κεφάλαιο 14

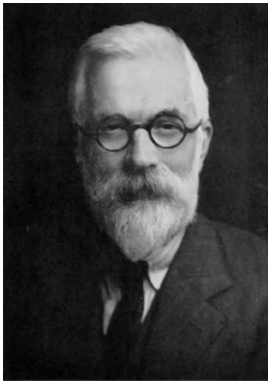
Ο Φίσερ και η φυσική επιλογή (1922)

Το 1922 ο Βρετανός μαθηματικός βιολόγος Ρόναλντ Φίσερ δημοσίευσε ένα πολύ σημαντικό άρθρο για τη γενετική των πληθυσμών. Αυτό το κεφάλαιο εξετάζει μόνο ένα τμήμα του άρθρου, το οποίο επικεντρώνεται σε μια παραλλαγή του μοντέλου Χάρντι-Βάινμπεργκ που περιλαμβάνει τη φυσική επιλογή. Ο Φίσερ έδειξε ότι αν το ετερόζυγο ευνοείται, τότε και τα δύο αλληλόμορφα μπορούν να συνυπάρχουν. Εάν ευνοείται το ένα από τα δύο ομόζυγα, τότε το άλλο αλληλόμορφο εξαλείφεται. Το υποκείμενο πρόβλημα είναι αυτό της ερμηνείας του γιατί ορισμένα γονίδια μπορούν να έχουν πολλά αλληλόμορφα.

Ο Ρόναλντ Αϊλμερ Φίσερ (Fisher) γεννήθηκε στο Λονδίνο το 1890, και ήταν το τελευταίο από τα έξι παιδιά της οικογένειάς του. Ο πατέρας του ήταν δημοπράτης, αλλά αργότερα κήρυξε πτώχευση. Ο Φίσερ σπούδασε μαθηματικά και φυσική στο Κολλέγιο Γκόνβιλ και Κάιους του Πανεπιστημίου του Κέιμπριτζ μεταξύ 1909 και 1913. Η γενετική αναπτυσσόταν γρήγορα εκείνη την εποχή. Από το 1911, ο Φίσερ συμμετείχε στις συνεδριάσεις της Ευγονικής Εταιρείας που ξεκίνησε ο Γκάλτον. Άρχισε να επικεντρώνεται σε στατιστικά προβλήματα που σχετίζονταν με το έργο του Γκάλτον και του Μέντελ. Αφού ολοκλήρωσε τις πανεπιστημιακές του σπουδές, πέρασε ένα καλοκαίρι δουλεύοντας σε μια φάρμα στον Καναδά και στη συνέχεια εργάστηκε για την Merchantile and General Investment Company στο Σίτι του Λονδίνου. Λόγω της ακραίας μυωπίας του, δεν μπόρεσε να συμμετάσχει στον Πρώτο Παγκόσμιο Πόλεμο παρότι είχε προσφερθεί εθελοντικά. Πέρασε αυτά τα χρόνια διδάσκοντας σε γυμνάσια. Στον ελεύθερο χρόνο του, φρόντιζε ένα αγρόκτημα και συνέχιζε την έρευνά του. Κατέληξε σε σημαντικά νέα αποτελέσματα που συνέδεαν τους συντελεστές συσχέτισης με τη Μεντελική γενετική. Το 1919 άρχισε να εργάζεται ως στατιστικός στον Πειραματικό Σταθμό Rothamsted, ο οποίος επικεντρωνόταν στη γεωργία.

Το 1922 ο Φίσερ δημοσίευσε ένα άρθρο με τίτλο «Περί του λόγου της κυριαρχίας». Μεταξύ πολλών άλλων σημαντικών νέων ιδεών, το άρθρο αυτό εξέταζε ένα μαθηματικό μοντέλο που συνδύαζε τους νόμους του Μέντελ και την ιδέα της φυσικής επιλογής που τόνισε ο Δαρβίνος για τη

Σχήμα 14.1:
Φίσερ (1890–1962)



θεωρία της εξέλιξης. Ο Φίσερ εξέτασε την ίδια κατάσταση με τον Χάρντι με δύο αλληλόμορφα A και a και με την υπόθεση του τυχαίου ζευγαρώματος. Υπέθεσε όμως ότι τα άτομα με τους γονότυπους AA, Aa και aa έχουν διαφορετική θνησιμότητα πριν φτάσουν στην ενηλικίωση, μιμούμενος έτσι τη φυσική επιλογή. Θέτοντας p_n, $2q_n$ και r_n για τις συχνότητες των τριών γονότυπων μεταξύ των ενήλικων ατόμων στη γενιά n, υπάρχουν αντίστοιχα $(p_n+q_n)^2$, $2(p_n+q_n)(q_n+r_n)$ και $(q_n+r_n)^2$ νεογέννητα στη γενιά $n+1$ που έχουν αυτούς τους γονότυπους. Έστω u, v και w οι αντίστοιχες πιθανότητες επιβίωσης από τη γέννηση έως την ενηλικίωση. Τότε οι συχνότητες των γονοτύπων μεταξύ των ενήλικων ατόμων στη γενιά $n+1$ είναι p_{n+1}, $2q_{n+1}$ και r_{n+1} με

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

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

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

όπου θέτουμε για λόγους ευκολίας

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

Θυμούμενοι ότι $p_n+2q_n+r_n=1$, βλέπουμε ότι όταν $u=v=w$ (δηλαδή όταν δεν υπάρχει φυσική επιλογή), το σύστημα (14.1)-(14.3) ανάγεται στο σύστημα (11.1)-(11.3) που μελετήθηκε από τον Χάρντι.

Έστω $x_n = p_n+q_n$ η συχνότητα του αλληλόμορφου A μεταξύ των ενήλικων ατόμων της γενιάς n. Τότε $q_n+r_n = 1-x_n$ είναι η συχνότητα του αλληλόμορφου a. Προσθέτοντας (14.1) και (14.2), έχουμε

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

Η εξίσωση αυτή μπορεί να ξαναγραφεί στη μορφή

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

Υπάρχουν πάντα τουλάχιστον δύο στάσιμες καταστάσεις όπου η συχνότητα x_n παραμένει σταθερή μέσω των γενεών: $x=0$ (ο πληθυσμός αποτελείται εξ ολοκλήρου από ομοζυγωτικούς aa) και $x=1$ (ο πληθυσμός αποτελείται εξ ολοκλήρου από ομοζυγωτικούς AA).

Χρησιμοποιώντας την εξίσωση (14.4), μπορεί κανείς να δείξει ότι αν ο ομόζυγος AA έχει περισσότερες πιθανότητες επιβίωσης από τους δύο άλλους γονότυπους ($u>v$ και $u>w$), τότε το αλληλόμορφο a θα εξαφανιστεί προοδευτικά από τον πληθυσμό. Αυτή η περίπτωση δεν θα πρέπει να είναι πολύ συχνή στη φύση, αν γνωρίζουμε ότι συνυπάρχουν και τα δύο αλληλόμορφα. Αν, ωστόσο, ο ετερόζυγος Aa έχει ένα επιλεκτικό πλεονέκτημα έναντι των ομόζυγων AA και aa ($v>u$ και $v>w$), τότε οι τρεις γονότυποι μπορούν να συνυπάρχουν στον πληθυσμό. Αυτή είναι η πιο συνηθισμένη περίπτωση και μπορεί να εξηγήσει την «ζωντάνια» των υβριδίων που παρατηρείται από τους αγρότες.

Πράγματι, η στάσιμη κατάσταση $x=1$ είναι ευσταθής όταν $u>v$ επειδή $x_{n+1}-x_n \approx (1-x_n)\,(u-v)/u$ όταν x_n είναι κοντά στο 1. Ο πληθυσμός τείνει σε αυτή τη στάσιμη κατάσταση. Η στάσιμη κατάσταση $x=1$ είναι ασταθής όταν $u<v$, οπότε υπάρχει μια τρίτη στάσιμη κατάσταση

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

με $0<x^*<1$. Επιπλέον, μπορούμε να ελέγξουμε ότι αυτή είναι ευσταθής. Η στάσιμη κατάσταση x^* αντιστοιχεί σε ένα μείγμα μεταξύ των τριών γονότυπων.

Συνεπώς, συνδυάζοντας απλώς τους νόμους του Μέντελ και μια υπόθεση φυσικής επιλογής (εδώ, διαφορετικές πιθανότητες επιβίωσης για τους τρεις γονότυπους), μπορούμε να εξηγήσουμε τις δύο καταστάσεις συνύπαρξης ή εξαφάνισης των γονότυπων. Μετά τον Φίσερ, το μοντέλο αυτό αναπτύχθηκε επίσης από τον Χάλντεϊν (βλ. Κεφάλαιο 17) και από τον Ράιτ (βλ. Κεφάλαιο 19).

Εν αναμονή του Κεφαλαίου 20, παρατηρήστε ότι αν ο A είναι πλήρως επικρατών και ο ομόζυγος aa μειονεκτεί σε σχέση με τους δύο άλλους γονότυπους, και αν οι αριθμοί $u : v : w$ είναι σε αναλογία $1 : 1 : 1-\varepsilon$, τότε η εξίσωση (14.4) γίνεται

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

για $\varepsilon \ll 1$. Εάν η επιβίωση του ετερόζυγου Aa βρίσκεται στο μέσο της απόστασης μεταξύ της επιβίωσης των δύο ομόζυγων, τότε οι αριθμοί $u : v : w$ βρίσκονται σε αναλογία $1 : 1-\varepsilon/2 : 1-\varepsilon$ και

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

όταν $\varepsilon \ll 1$.

Στο Rothamsted ο Φίσερ ανέλυσε μακροχρόνια δεδομένα σχετικά με τις αποδόσεις των καλλιεργειών και τη μετεωρολογία. Αλλά συνέβαλε επίσης σημαντικά στη στατιστική μεθοδολογία. Το 1925 δημοσίευσε ένα βιβλίο με τίτλο «Στατιστικές μέθοδοι για ερευνητές», το οποίο γνώρισε μεγάλη επιτυχία και ανατυπώθηκε πολλές φορές. Έγινε μέλος της Βασιλικής Εταιρείας το 1929. Το 1930 ο Φίσερ δημοσίευσε ένα βιβλίο με θέμα «Η γενετική θεωρία της φυσικής επιλογής», ορόσημο στην ιστορία της γενετικής των πληθυσμών. Έγινε καθηγητής ευγονικής στο University College του Λονδίνου το 1933, διαδεχόμενος τον Καρλ Πίρσον στο Εργαστήριο Γκάλτον. Το 1943 μετακινήθηκε σε έδρα γενετικής στο Πανεπιστήμιο του Κέιμπριτζ, αυτή τη φορά διαδεχόμενος τον Πάνετ (βλ. Κεφάλαιο 11). Δημοσίευσε επίσης αρκετά βιβλία: (1935), «Η θεωρία της αναπαραγωγής» (1949) και «Στατιστικές μέθοδοι και επιστημονική συμπερασματολογία» (1956). Ανακηρύχθηκε ιππότης το 1952, εγκαταστάθηκε στην Αυστραλία μετά τη συνταξιοδότησή του το 1959 και πέθανε στην Αδελαΐδα το 1962. Θα επιστρέψουμε σε ένα άλλο μέρος του έργου του στο κεφάλαιο 20.

Περαιτέρω ανάγνωση

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)

Κεφάλαιο 15

Ο Γιουλ και η εξέλιξη (1924)

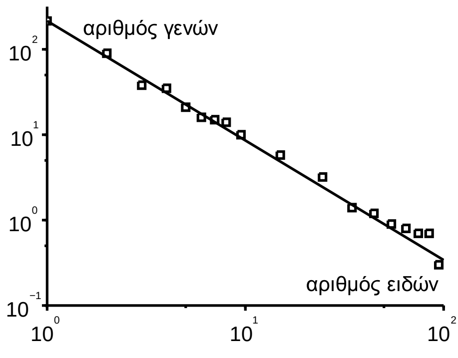
Το 1924 ο Βρετανός στατιστικός Γιουλ μελέτησε ένα μοντέλο εξέλιξης όπου τα είδη μπορούν να παράγουν νέα είδη με μικρές μεταλλάξεις και τα γένη μπορούν να παράγουν νέα γένη με μεγάλες μεταλλάξεις. Σκοπός του ήταν να εξηγήσει την κατανομή του αριθμού των ειδών μέσα στα γένη, όπου τα περισσότερα γένη περιέχουν μόνο ένα είδος και λίγα γένη περιέχουν μεγάλο αριθμό ειδών. Η στοχαστική «διαδικασία γέννησης» που εισήγαγε ο Γιουλ στο μοντέλο του εξακολουθεί να αποτελεί βασικό εργαλείο στη μελέτη των φυλογενετικών δέντρων και σε πολλούς άλλους τομείς.

Ο Τζορτζ Ουδνή Γιουλ (Yule) γεννήθηκε στη Σκωτία το 1871, ενώ ο πατέρας του είχε υψηλόβαθμη θέση στη βρετανική διοίκηση στην Ινδία. Σε ηλικία 16 ετών ο Γιουλ άρχισε να σπουδάζει στο University College του Λονδίνου για να γίνει μηχανικός. Το 1892 άλλαξε προσανατολισμό και πέρασε ένα χρόνο κάνοντας έρευνα στη Βόννη υπό την επίβλεψη του φυσικού Χάινριχ Χερτζ, ο οποίος λίγα χρόνια νωρίτερα είχε αποδείξει την ύπαρξη ηλεκτρομαγνητικών κυμάτων. Όταν ο Γιουλ επέστρεψε στην Αγγλία, ο Καρλ Πίρσον του προσέφερε μια θέση βοηθού καθηγητή στα εφαρμοσμένα μαθηματικά στο University College. Ο Γιουλ, ακολουθώντας τον Πίρσον, άρχισε να επικεντρώνεται στη στατιστική. Το 1911 δημοσίευσε το βιβλίο «Εισαγωγή στη θεωρία της στατιστικής», το οποίο ανατυπώθηκε 14 φορές. Τον επόμενο χρόνο μετακόμισε στο Πανεπιστήμιο του Κέιμπριτζ. Το ερευνητικό του έργο ασχολήθηκε με θεωρητικές πτυχές της στατιστικής αλλά και με εφαρμογές στη γεωργία και την επιδημιολογία. Έγινε μέλος της Βασιλικής Εταιρείας το 1922.

Το 1924 ο Γιουλ δημοσίευσε ένα άρθρο με τίτλο «Μια μαθηματική θεωρία της εξέλιξης βασισμένη στα συμπεράσματα του Δρ Γουίλις». Ο Γουίλις ήταν ένας συνάδελφος από τη Βασιλική Εταιρεία, ο οποίος είχε δημοσιεύσει το 1922 ένα βιβλίο με τίτλο «Ηλικία και περιοχή, μια μελέτη για τη γεωγραφική κατανομή και την καταγωγή των ειδών». Είχε μελετήσει την κατανομή των ειδών μεταξύ των διαφόρων γενών στην ταξινόμηση των φυτών και των ζώων. Τα στοιχεία που είχε συγκεντρώσει έδειχναν ότι τα περισσότερα γένη περιείχαν μόνο ένα είδος, ότι όλο και

Σχήμα 15.1:
Γιουλ (1871–1951)

λιγότερα γένη περιείχαν μεγαλύτερο αριθμό ειδών και ότι υπήρχαν ακόμη λίγα γένη που περιείχαν μεγάλο αριθμό ειδών. Στον πίνακα 15.1 παρουσιάζονται τα δεδομένα που αφορούν τα φίδια, τις σαύρες και δύο οικογένειες σκαθαριών (τα Chrysomelidae και τα Cerambycinae). Τα 1.580 είδη σαυρών που ήταν γνωστά εκείνη την εποχή είχαν ταξινομηθεί σε 259 γένη, εκ των οποίων 105 γένη περιείχαν μόνο ένα είδος, 44 μόνο δύο είδη, 23 μόνο τρία είδη κ.λπ. και δύο γένη περιείχαν περισσότερα από εκατό είδη. Για άλλες οικογένειες ζώων και φυτών, η κατανομή των γενών ανάλογα με τον αριθμό των ειδών που περιέχουν είχε πολύ παρόμοια μορφή.



Σχήμα 15.2: Ο αριθμός των γενών σε συνάρτηση με τον αριθμό των ειδών που περιέχουν, με δεκαδική λογαριθμική κλίμακα. Δεδομένα για τα Chrysomelidae. Για την εξομάλυνση των διακυμάνσεων όταν το n (ο αριθμός των ειδών) είναι μεγάλος, τα γένη καταμετρήθηκαν για εύρος τιμών n όπως στον πίνακα 15.1. Ο μέσος αριθμός γενών για μία μόνο τιμή του n μπορεί έτσι να είναι μικρότερος από 1.

Ο Γιουλ πρότεινε στον Γουίλις να προσπαθήσει να απεικονίσει τα δεδομένα του σε ένα γράφημα με λογαριθμική κλίμακα. Αυτό έδωσε ένα εντυπωσιακό αποτέλεσμα (Σχήμα 15.2): ο λογάριθμος του αριθμού Q_n των γενών που περιέχουν n είδη μειώνεται λίγο πολύ γραμμικά με το $\log(n)$. Με άλλα λόγια, υπάρχουν σταθερές $\alpha > 0$ και $\beta > 0$ τέτοιες ώστε $Q_n \approx \alpha n^{-\beta}$: η κατανομή ακολουθεί ένα νόμο «δύναμης». Στο άρθρο του το 1924, ο Γιουλ αναζήτησε ένα μαθηματικό μοντέλο εξέλιξης που θα μπορούσε να εξηγήσει μια τέτοια στατιστική κατανομή.

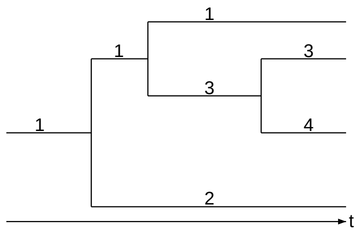
Πίνακας 15.1: Τα στοιχεία συγκεντρώθηκαν από τον Γουίλις.

Αριθμός ειδών	Chrysomelidae	Αριθμός γενών Cerambycinae	Φίδια	Σαύρες
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
σύνολο	627	1.024	293	259

Για το σκοπό αυτό φαντάστηκε αρχικά ένα στοχαστικό μοντέλο συνεχούς χρόνου[1] για την αύξηση του αριθμού των ειδών μέσα σε ένα γένος (Σχήμα 15.3). Ξεκινώντας με ένα μόνο είδος σε χρόνο $t = 0$, υπέθεσε ότι

[1] Ο ΜακΚέντρικ (βλ. Κεφάλαιο 16) είχε ήδη αρχίσει να μελετά τέτοια μοντέλα στη δυναμική των πληθυσμών σε μια εργασία που δημοσιεύθηκε το 1914.

η πιθανότητα για ένα είδος να γεννήσει μέσω μετάλλαξης ένα νέο είδος του ίδιου γένους κατά τη διάρκεια ενός «μικρού» χρονικού διαστήματος dt (στη χρονική κλίμακα της εξέλιξης) ήταν ίση με $r\,dt$ με $r > 0$.



Σχήμα 15.3: Προσομοίωση της εξέλιξης του αριθμού των ειδών εντός ενός γένους. Το είδος 1 παράγει τα είδη 2 και 3. Το είδος 3 παράγει το είδος 4.

Έστω $p_n(t)$ η πιθανότητα να υπάρχουν n είδη τη χρονική στιγμή t (n είναι ακέραιος αριθμός αλλά t είναι πραγματικός αριθμός). Για τον υπολογισμό του $p_n(t+dt)$, ο Γιουλ εξέτασε διάφορες περιπτώσεις:

- αν υπάρχουν $n-1$ είδη τη χρονική στιγμή t, κάθε είδος έχει πιθανότητα $r\,dt$ να δημιουργήσει ένα νέο είδος μεταξύ t και $t+dt$- στο όριο $dt \to 0$, θα υπάρχουν n είδη τη χρονική στιγμή $t+dt$ με πιθανότητα $(n-1)\,r\,dt$,
- αν υπάρχουν n είδη τη χρονική στιγμή t, θα υπάρχουν $n+1$ είδη τη χρονική στιγμή $t+dt$ με πιθανότητα $n\,r\,dt$.

Έτσι, το $p_n(t)$ δίνεται από το ακόλουθο σύστημα διαφορικών εξισώσεων

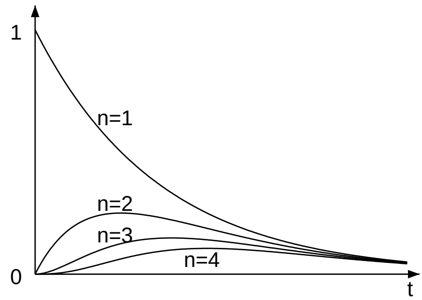
$$\frac{dp_1}{dt} = -r\,p_1\,, \tag{15.1}$$

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

για όλα τα $n \geqslant 2$. Από την πρώτη εξίσωση, έχουμε $p_1(t) = e^{-rt}$ επειδή $p_1(0) = 1$. Μπορούμε να δείξουμε ότι η λύση της δεύτερης εξίσωσης που ικανοποιεί την αρχική συνθήκη $p_n(0) = 0$ είναι

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

για όλα τα $n \geqslant 2$ (Σχήμα 15.4). Έτσι, σε κάποια σταθερή χρονική στιγμή t, η κατανομή των πιθανοτήτων $(p_n(t))_{n\geqslant 1}$ είναι «γεωμετρική» με λόγο μεταξύ δύο διαδοχικών όρων ίσο με $1-e^{-rt}$.



Σχήμα 15.4: Η πιθανότητα $p_n(t)$ να υπάρχουν n είδη του ίδιου γένους τη χρονική στιγμή t, για $1 \leqslant n \leqslant 4$.

Πράγματι, παρατηρούμε πρώτα ότι η εξίσωση (15.2) είναι ισοδύναμη με την

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

από την οποία μπορούμε να υπολογίσουμε διαδοχικά τις $p_2(t)$, $p_3(t)$... Παίρνουμε $p_2(t) = e^{-rt}\,(1-e^{-rt})$, στη συνέχεια $p_3(t) = e^{-rt}\,(1-e^{-rt})^2$, γεγονός που υποδηλώνει τον τύπο (15.3) για τη γενική λύση. Τέλος, μπορεί κανείς να ελέγξει ότι ο τύπος αυτός είναι λύση της εξίσωσης (15.4).

Ο Γιουλ συμπέρανε επίσης από τον τύπο (15.3) ότι ο αναμενόμενος αριθμός ειδών αυξάνεται εκθετικά με το χρόνο: $\sum_{n=1}^{+\infty} n\, p_n(t) = e^{rt}$.

Πράγματι, παρατηρούμε πρώτα ότι για $|x| < 1$,

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

Επομένως

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

Ειδικότερα, εάν T είναι ο χρόνος διπλασιασμού που ορίζεται από την σχέση $e^{rT} = 2$, τότε η κατανομή πιθανότητας $(p_n(t))_{n\geqslant 1}$ του αριθμού των ειδών τη χρονική στιγμή $t = T$ είναι γεωμετρική με λόγο 1/2: 1/2, 1/4, 1/8, 1/16... Τη χρονική στιγμή $t = kT$, είναι γεωμετρική με λόγο $1 - 1/2^k$ και $p_1(kT) = 1/2^k$.

Ο Γιουλ εξέτασε στη συνέχεια, παράλληλα με την αύξηση του αριθμού των ειδών που ανήκουν στο ίδιο γένος, μια παρόμοια διαδικασία που οφείλεται σε μεγαλύτερες μεταλλάξεις που οδηγούν στη δημιουργία νέων γενών. Έστω $s\,dt$ η πιθανότητα για ένα υπάρχον γένος να δημιουργήσει ένα νέο γένος κατά τη διάρκεια ενός μικρού χρονικού διαστήματος dt. Όπως και προηγουμένως, υποθέτοντας ότι υπάρχει μόνο ένα γένος τη χρονική στιγμή $t = 0$, ο αναμενόμενος αριθμός γενών τη χρονική στιγμή t είναι e^{st}. Ο μέσος αριθμός των γενών που δημιουργούνται ανά μονάδα χρόνου τη χρονική στιγμή t είναι η παράγωγος $s e^{st}$. Στο όριο [2] για $t \to +\infty$, ο μέσος αριθμός των γενών που τη χρονική στιγμή t υπήρχαν μεταξύ x και $x + dx$ μονάδων χρόνου είναι τότε $s e^{s(t-x)}\,dx$. Η πιθανότητα τη χρονική στιγμή t για ένα τυχαία επιλεγμένο γένος να έχει υπάρξει μεταξύ x και $x + dx$ χρονικών μονάδων είναι $s e^{-sx}\,dx$.

Εάν ένα γένος που επιλέγεται τυχαία τη χρονική στιγμή t έχει υπάρξει μεταξύ x και $x + dx$ χρονικών μονάδων, η πιθανότητα το γένος αυτό να περιέχει n είδη είναι, σύμφωνα με τον τύπο (15.3), ίση με $e^{-rx}(1 - e^{-rx})^{n-1}$ για όλα τα $n \geqslant 1$. Έτσι, η πιθανότητα q_n για ένα γένος που επιλέγεται τυχαία σε χρόνο t να περιέχει n είδη είναι

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

Θέτουμε $u = r/s$. Ένας εύκολος υπολογισμός δείχνει ότι $q_1 = 1/(1 + u)$ και ότι

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

για όλα τα $n \geqslant 2$.

Πράγματι, έχουμε $(1 - e^{-rx})^{n-1} = (1 - e^{-rx})^{n-2}(1 - e^{-rx})$. Άρα

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

[2] Ο Γιουλ εξέτασε επίσης την περίπτωση που το t δεν μπορεί να θεωρηθεί πολύ μεγάλο σε σχέση με το χρόνο διπλασιασμού του e^{st}. Οι υπολογισμοί είναι λίγο πιο περίπλοκοι αλλά τα τελικά αποτελέσματα δεν διαφέρουν πολύ.

Ολοκληρώνοντας κατά μέρη, έχουμε

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

Ο τύπος (15.5) δείχνει ότι η ακολουθία των πιθανοτήτων $(q_n)_{n\geqslant 1}$ είναι φθίνουσα. Έτσι, το μέγιστο επιτυγχάνεται για $n=1$: τα περισσότερα γένη περιέχουν μόνο ένα είδος. Αυτό ακριβώς είχαν δείξει τα δεδομένα. Επιπλέον, η μείωση του q_n προς το 0 όταν το n τείνει στο άπειρο είναι σχετικά αργή, επειδή $q_n/q_{n-1} \to 1$. Αυτό μπορεί να εξηγήσει γιατί ορισμένα γένη περιέχουν μεγάλο αριθμό ειδών. Πιο συγκεκριμένα, ο Γιουλ έδειξε ότι το $\log q_n$ μειώνεται γραμμικά με το $\log(n)$.

Εισάγετε τη συνάρτηση Γάμμα του Όιλερ

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

Τότε $\Gamma(n+1) = n! = n \times (n-1) \times \cdots \times 2 \times 1$ όταν n είναι ακέραιος και $\Gamma(z+1) = z\Gamma(z)$. Έτσι, η (15.5) παίρνει τη μορφή

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

Αλλά η προσέγγιση του Στέρλινγκ δίνει

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

Ομοίως, $\log\Gamma(n+1+1/u) \approx n\log n - n + (\frac{1}{u}+\frac{1}{2})\log n + \mathrm{C}$. Οπότε, τελικά

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

Σκεφτείτε για παράδειγμα την περίπτωση των σαυρών. Η παράμετρος u μπορεί να εκτιμηθεί από το ποσοστό $q_1 = 1/(1+u)$ των γενών που περιέχουν μόνο ένα είδος. Σύμφωνα με τον πίνακα 15.1, έχουμε $q_1 = 105/259$ οπότε $u \approx 1{,}467$. Μπορούμε στη συνέχεια να υπολογίσουμε τη θεωρητική πιθανότητα q_n και τον αναμενόμενο αριθμό Q_n των γενών που περιέχουν n είδη πολλαπλασιάζοντας το q_n με τον συνολικό αριθμό των ειδών, ο οποίος είναι 259 (Πίνακας 15.2). Ο Γιουλ παρατήρησε ότι η συμφωνία μεταξύ των παρατηρήσεων και των υπολογισμών είναι σχετικά καλή[3] δεδομένης της απλότητας του μοντέλου, το οποίο δεν λαμβάνει υπόψη του για παράδειγμα τους κατακλυσμούς που έχουν περάσει τα είδη κατά τη διάρκεια εκατομμυρίων ετών εξέλιξης.

Μετά το 1931 ο Γιουλ αποσύρθηκε σταδιακά από το Πανεπιστήμιο του Κέιμπριτζ. Άρχισε να ενδιαφέρεται για τη στατιστική κατανομή του μήκους των προτάσεων για την αναγνώριση των συγγραφέων των βιβλίων. Το εφάρμοσε αυτό ιδίως στο βιβλίο που είχε εκδώσει ο Τζον Γκροντ (βλ. κεφάλαιο 2), αλλά πιθανώς εμπνεύστηκε από τον Ουίλλιαμ Πέτι. Το 1944 δημοσίευσε ένα βιβλίο με θέμα «Η στατιστική μελέτη του λογοτεχνικού λεξιλογίου». Πέθανε το 1951.

Πίνακας 15.2: Σύγκριση μεταξύ δεδομένων και θεωρίας στην περίπτωση των σαυρών (1.580 είδη ταξινομημένα σε 259 γένη).

Αριθμός ειδών ανά γένος	Παρατηρούμενος αριθμός γενών	Υπολογισμένος αριθμός γενών
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
σύνολο	259	259

[3] Για τον αριθμό των γενών που περιέχουν περισσότερα από 100 είδη, ο Γιουλ πέτυχε καλύτερη προσαρμογή από ό,τι στον Πίνακα 15.2 θεωρώντας ότι το t δεν ήταν μεγάλο σε σύγκριση με τον χρόνο διπλασιασμού e^{st}.

Σήμερα το μοντέλο του Γιουλ εξακολουθεί να χρησιμοποιείται για την ανάλυση των «φυλογενετικών δέντρων» (τα γενεαλογικά δέντρα των ειδών). Αυτά τα δέντρα, παρόμοια με εκείνο της εικόνας 15.3, είναι περισσότερο γνωστά χάρη στα νέα δεδομένα που προέρχονται από τη μοριακή βιολογία. Όμως οι εφαρμογές της στοχαστικής διαδικασίας που ορίζεται από τις εξισώσεις (15.1)-(15.2) δεν περιορίζονται στη θεωρία της εξέλιξης. Η διαδικασία αυτή αποτελεί δομικό στοιχείο πολλών μοντέλων στη δυναμική των πληθυσμών, από το μικροσκοπικό επίπεδο (για τη μοντελοποίηση, για παράδειγμα, αποικιών βακτηρίων) έως το μακροσκοπικό επίπεδο (για τη μοντελοποίηση της έναρξης μιας επιδημίας). Ονομάζεται «διαδικασία καθαρής γέννησης» ή «διαδικασία Γιουλ». Μια απλή παραλλαγή περιλαμβάνει μια πιθανότητα $m\,dt$ να πεθάνει κάποιος κατά τη διάρκεια οποιουδήποτε μικρού χρονικού διαστήματος dt: το αναμενόμενο μέγεθος του πληθυσμού τη χρονική στιγμή t για αυτή τη διαδικασία γέννησης-θανάτου είναι τότε $e^{(r-m)t}$. Όσον αφορά την κατανομή πιθανότητας (15.5), μερικές φορές ονομάζεται κατανομή Γιουλ. Οι κατανομές με ουρές που ικανοποιούν νόμους δύναμης (power laws) έχουν προσελκύσει μεγάλη προσοχή σε διάφορους τομείς της επιστήμης. Η μελέτη των επιδημιών σε τυχαία δίκτυα με κατανομή βαθμού με νόμο δύναμης είναι ένα μόνο παράδειγμα.

Περαιτέρω ανάγνωση

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

Κεφάλαιο 16

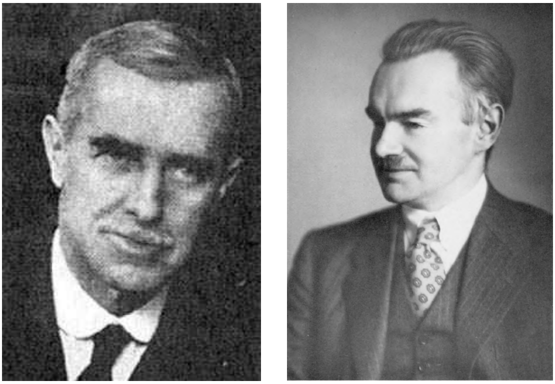
Οι ΜακΚέντρικ και Κέρμακ για τη μοντελοποίηση επιδημιών (1926–1927)

Το 1926 ο ΜακΚέντρικ μελέτησε ένα στοχαστικό μοντέλο επιδημίας και βρήκε μια μέθοδο για τον υπολογισμό της πιθανότητας μια επιδημία να φτάσει σε ένα ορισμένο τελικό μέγεθος. Ανακάλυψε επίσης τη μερική διαφορική εξίσωση που διέπει τους πληθυσμούς με ηλικιακή διάρθρωση σε ένα πλαίσιο συνεχούς χρόνου. Το 1927 οι Κέρμακ και ΜακΚέντρικ μελέτησαν ένα ντετερμινιστικό μοντέλο επιδημίας και βρήκαν μια εξίσωση για το τελικό μέγεθος της επιδημίας, η οποία δίνει έμφαση σε ένα ορισμένο κατώφλι για την πυκνότητα του πληθυσμού. Μεγάλες επιδημίες μπορούν να εμφανιστούν πάνω αλλά όχι κάτω από αυτό το κατώφλι. Οι εργασίες αυτές χρησιμοποιούνται ακόμη σε μεγάλο βαθμό στη σύγχρονη επιδημιολογία.

Ο Άντερσον Γκρέι ΜακΚέντρικ (McKendrick) γεννήθηκε το 1876 στο Εδιμβούργο, όντας το τελευταίο από τα πέντε παιδιά της οικογένειάς του. Σπούδασε ιατρική στο Πανεπιστήμιο της Γλασκώβης, όπου ο πατέρας του ήταν καθηγητής φυσιολογίας. Το 1900 εντάχθηκε στην ινδική ιατρική υπηρεσία. Πριν πάει στην Ινδία, συνόδευσε τον Ρόναλντ Ρος σε μια αποστολή για την καταπολέμηση της ελονοσίας στη Σιέρα Λεόνε. Στη συνέχεια υπηρέτησε στον στρατό για 18 μήνες στο Σουδάν. Κατά την άφιξή του στην Ινδία, διορίστηκε γιατρός σε μια φυλακή της Βεγγάλης, όπου προσπάθησε να ελέγξει τη δυσεντερία. Το 1905 εντάχθηκε στο νέο Κεντρικό Ινστιτούτο Ιατρικών Ερευνών στο Kasauli (στη βόρεια Ινδία). Ασχολήθηκε με τη λύσσα, αλλά σπούδασε και μαθηματικά. Το 1920, έχοντας προσβληθεί από τροπική ασθένεια, επέστρεψε στο Εδιμβούργο και έγινε επιθεωρητής του εργαστηρίου του Βασιλικού Κολλεγίου Ιατρών.

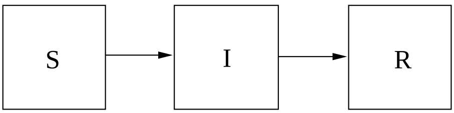
Το 1926 ο ΜακΚέντρικ δημοσίευσε ένα άρθρο σχετικά με τις «Εφαρμογές των μαθηματικών σε ιατρικά προβλήματα», το οποίο περιείχε αρκετές νέες ιδέες. Συγκεκριμένα, εισήγαγε ένα μαθηματικό μοντέλο συνεχούς χρόνου για τις επιδημίες που λάμβανε υπόψη του τη στοχαστική πτυχή της μόλυνσης και της ανάρρωσης.

Θεωρήστε έναν πληθυσμό μεγέθους N με αρχικά μόνο ένα μολυσμένο άτομο. Οι άνθρωποι μπορούν να περάσουν διαδοχικά από τρεις κατα-



Σχήμα 16.1: ΜακΚέντρικ (1876-1943) και Κέρμακ (1898-1970)

στάσεις: την ευαίσθητη (ή ευπαθή, ευάλωτη) κατάσταση S (Susceptible), τη μολυσμένη κατάσταση I (Infected) και την κατάσταση ανάρρωσης R (Recovered) (Σχήμα 16.2)[1].



Σχήμα 16.2: Πιθανές καταστάσεις: ευαίσθητος (S), μολυσμένος (I), θεραπευμένος (R).

Έστω $p_{i,r}(t)$ η πιθανότητα ο πληθυσμός να περιέχει τη χρονική στιγμή t ακριβώς i άτομα στην κατάσταση I και r άτομα στην κατάσταση R, όπου i και r είναι ακέραιοι αριθμοί έτσι ώστε $1 \leqslant i + r \leqslant N$. Στην περίπτωση αυτή ο πληθυσμός λέγεται ότι βρίσκεται στην κατάσταση (i,r). Ο αριθμός των ευπαθών ατόμων είναι $s = N - i - r$. Ακολουθώντας την εργασία του Ρος για την ελονοσία (βλέπε Κεφάλαιο 12), ο ΜακΚέντρικ υπέθεσε ότι, κατά τη διάρκεια ενός μικρού χρονικού διαστήματος dt, η πιθανότητα να εμφανιστεί μια νέα μόλυνση είναι ίση με $asi\ dt$ (δηλαδή ανάλογη τόσο με τον αριθμό των ευπαθών ατόμων όσο και με τον αριθμό των μολυσμένων ατόμων). Η πιθανότητα για μια νέα ανάρρωση είναι ίση με $bi\ dt$. Τόσο το a όσο και το b είναι θετικές παράμετροι. Για τον υπολογισμό του

[1] Το μοντέλο του Ντάνιελ Μπερνούλι (βλ. Κεφάλαιο 4) περιλάμβανε τις καταστάσεις S και R αλλά όχι I, καθώς η διάρκεια της μόλυνσης ήταν πολύ μικρότερη από το μέσο προσδόκιμο ζωής.

$p_{i,r}(t+dt)$ θα πρέπει να διακριθούν διάφορες περιπτώσεις:

- ο πληθυσμός βρίσκεται στην κατάσταση $(i-1,r)$ τη χρονική στιγμή t και μια νέα μόλυνση μεταφέρει τον πληθυσμό στην κατάσταση (i,r) μεταξύ t και $t+dt$- η πιθανότητα αυτού του γεγονότος είναι $as(i-1)\,dt$ με $s=N-(i-1)-r$,
- ο πληθυσμός βρίσκεται στην κατάσταση (i,r) τη χρονική στιγμή t και μια νέα μόλυνση μεταφέρει τον πληθυσμό στην κατάσταση $(i+1,r)$ μεταξύ t και $t+dt$- η πιθανότητα αυτού του γεγονότος είναι $asidt$ με $s=N-i-r$,
- ο πληθυσμός βρίσκεται στην κατάσταση $(i+1,r-1)$ τη χρονική στιγμή t και μια νέα ανάρρωση μεταφέρει τον πληθυσμό στην κατάσταση (i,r) μεταξύ t και $t+dt$- η πιθανότητα αυτού του γεγονότος είναι $b(i+1)\,dt$,
- ο πληθυσμός βρίσκεται στην κατάσταση (i,r) τη χρονική στιγμή t και μια νέα ανάρρωση μεταφέρει τον πληθυσμό στην κατάσταση $(i-1,r+1)$ μεταξύ t και $t+dt$- η πιθανότητα αυτού του γεγονότος είναι $bi\ dt$.

Ως εκ τούτου, ο ΜακΚέντρικ έλαβε τις εξισώσεις

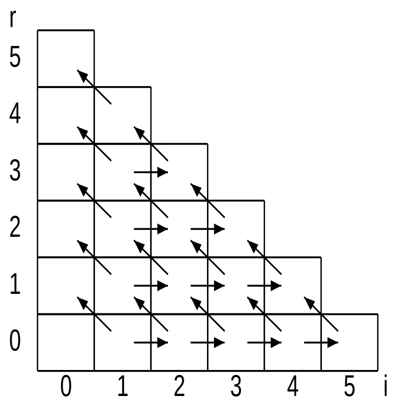
$$\begin{aligned}\frac{dp_{i,r}}{dt} &= a\,(N-i-r+1)\,(i-1)\,p_{i-1,r} - a\,(N-i-r)\,i\,p_{i,r}\\ &\quad + b\,(i+1)\,p_{i+1,r-1} - b\,i\,p_{i,r}\end{aligned} \tag{16.1}$$

για $1\leqslant i+r\leqslant N$. Ο πρώτος όρος στη δεξιά πλευρά λείπει όταν $i=0$, ενώ ο τρίτος όρος λείπει όταν $r=0$. Οι αρχικές συνθήκες είναι $p_{i,r}(0)=0$ για όλα τα (i,r) εκτός από $p_{1,0}(0)=1$.

Με αυτό το μοντέλο ο ΜακΚέντρικ κατάφερε να υπολογίσει την πιθανότητα να τελειώσει η επιδημία με n άτομα να έχουν μολυνθεί, η οποία είναι το όριο του $p_{0,n}(t)$ όταν $t\to+\infty$. Πράγματι, δεν χρειάζεται να λύσουμε το σύστημα (16.1). Αρκεί να παρατηρήσουμε ότι εφόσον υπάρχουν i μολυσμένα άτομα και r αναρρωμένα άτομα, η πιθανότητα μιας νέας μόλυνσης κατά τη διάρκεια ενός μικρού χρονικού διαστήματος dt είναι $a(N-i-r)idt$ και η πιθανότητα μιας νέας ανάρρωσης είναι $bi\ dt$. Έτσι, οι πιθανότητες μετάβασης (όπως συνήθως ονομάζονται στη θεωρία των Μαρκοβιανών αλυσίδων) από την κατάσταση (i,r) στην κατάσταση $(i+1,r)$ ή στην κατάσταση $(i-1,r+1)$ είναι αντίστοιχα

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

για όλα τα $i \geqslant 1$ (Σχήμα 16.3).



Σχήμα 16.3: Διάγραμμα που δείχνει τις πιθανές καταστάσεις ενός πληθυσμού με $N=5$ (i στον οριζόντιο άξονα, r στον κατακόρυφο άξονα) και τις πιθανές μεταβάσεις λόγω μόλυνσης (οριζόντια βέλη) ή ανάρρωσης (άλλα βέλη).

Έστω $q_{i,r}$ η πιθανότητα να περάσει ο πληθυσμός από την κατάσταση (i,r) κατά τη διάρκεια της επιδημίας. Δεδομένου ότι $i=1$ και $r=0$ όταν $t=0$, έχουμε $q_{1,0}=1$. Οι άλλες καταστάσεις επιτυγχάνονται είτε μετά από μόλυνση είτε μετά από ανάρρωση:

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

Ο πρώτος όρος της δεξιάς πλευράς λείπει όταν $i=0$ ή $i=1$. Ο δεύτερος όρος λείπει όταν $r=0$. Από αυτόν τον τύπο, μπορούμε πρώτα να υπολογίσουμε $(q_{i,0})_{2\leqslant i\leqslant N}$, μετά $(q_{i,1})_{0\leqslant i\leqslant N-1}$, μετά $(q_{i,2})_{0\leqslant i\leqslant N-2}$ κ.λπ. Η πιθανότητα η επιδημία να μολύνει τελικά n άτομα είναι $q_{0,n}$. Το 1926 τέτοιοι υπολογισμοί ήταν αρκετά κουραστικοί. Έτσι ο ΜακΚέντρικ περιορίστηκε σε παραδείγματα που αφορούσαν πολύ μικρούς πληθυσμούς, για παράδειγμα μια οικογένεια. Με $N=5$ άτομα και $b/a=2$, έλαβε τον Πίνακα 16.1. Οι μεγαλύτερες πιθανότητες αντιστοιχούν στην περίπτωση που μόνο ένα άτομο της οικογένειας έχει μολυνθεί και στην περίπτωση που ολόκληρη η οικογένεια έχει μολυνθεί.

Το ίδιο άρθρο του 1926 περιέχει επίσης μια νέα διατύπωση των δημογραφικών προβλημάτων όταν ο χρόνος θεωρείται συνεχής μεταβλητή. Για dx απείρως μικρό, έστω $P(x,t)\,dx$ ο πληθυσμός με ηλικία μεταξύ x και $x+dx$ τη χρονική στιγμή t. Έστω $m(x)$ η θνησιμότητα στην ηλικία x.

Πίνακας 16.1: Πιθανότητα μια επιδημία σε μια πενταμελή οικογένεια να μολύνει n άτομα όταν $b/a = 2$.

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

Τότε

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

για h απείρως μικρό. Εισάγετε τις μερικές παραγώγους της συνάρτησης $P(x,t)$:

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

Χρησιμοποιώντας ότι

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

ο ΜακΚέντρικ συνήγαγε την ακόλουθη μερική διαφορική εξίσωση:

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

Μια τέτοια εξίσωση εμφανίζεται φυσικά σε πληθυσμιακά προβλήματα που δομούνται από μια συνεχή μεταβλητή, όπως η ηλικία στη δημογραφία (βλέπε κεφάλαιο 25) ή ο χρόνος από τη μόλυνση στην επιδημιολογία.

Το 1921, ο Ουίλλιαμ Όγκιλβυ Κέρμακ (Kermack) διορίστηκε υπεύθυνος του χημικού τμήματος του Εργαστηρίου του Βασιλικού Κολλεγίου Ιατρών στο Εδιμβούργο. Ο Κέρμακ γεννήθηκε το 1898 σε μια μικρή πόλη της Σκωτίας. Σπούδασε στο Πανεπιστήμιο του Αμπερντίν και άρχισε να κάνει έρευνα στον τομέα της οργανικής χημείας σε ένα βιομηχανικό εργαστήριο στην Οξφόρδη. Παρά το γεγονός ότι τυφλώθηκε τελείως μετά από έκρηξη στο εργαστήριό του στο Εδιμβούργο το 1924, συνέχισε το χημικό του έργο με τη βοήθεια συναδέλφων και φοιτητών. Ο Κέρμακ άρχισε επίσης να συνεργάζεται με τον ΜακΚέντρικ στη μαθηματική μοντελοποίηση των επιδημιών. Ξεκινώντας το 1927, δημοσίευσαν μαζί μια σειρά από «Συνεισφορές στη μαθηματική θεωρία των επιδημιών», όπου μελετούσαν ντετερμινιστικά μοντέλα επιδημιών. Έστω N το μέγεθος του πληθυσμού με N αρκετά μεγάλο. Υποθέστε όπως και στο άρθρο του 1926 ότι οι άνθρωποι μπορούν να είναι είτε ευπαθείς, είτε μολυσμένοι, είτε θεραπευμένοι. Εάν η ασθένεια είναι θανατηφόρα τότε η τρίτη κατάσταση είναι στην πραγματικότητα ο θάνατος. Έστω $S(t)$, $I(t)$ και $R(t)$ ο αριθμός των ατόμων σε κάθε μία από τις τρεις καταστάσεις. Το μοντέλο είναι (σε απλοποιημένη μορφή) ένα σύστημα τριών διαφορικών εξισώσεων:

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

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

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

Ως εκ τούτου, ο αριθμός των νέων λοιμώξεων ανά μονάδα χρόνου είναι, όπως και στο στοχαστικό μοντέλο του 1926, ανάλογος τόσο του αριθμού των ευπαθών ατόμων όσο και του αριθμού των μολυσμένων ατόμων. Στην αρχή της επιδημίας, τη χρονική στιγμή $t = 0$, ένας ορισμένος αριθμός ατόμων έχει μολυνθεί: $S(0) = N - I_0$, $I(0) = I_0$ και $R(0) = 0$, υποθέτοντας $0 < I_0 < N$.

Αν και το σύστημα (16.2)-(16.4) δεν έχει κλειστή λύση, αρκετές από τις ιδιότητές του μπορούν να αποδειχθούν:

- ο συνολικός πληθυσμός $S(t) + I(t) + R(t)$ παραμένει σταθερός και ίσος με N,
- Τα $S(t)$, $I(t)$ και $R(t)$ παραμένουν μη αρνητικά (όπως θα έπρεπε αφού πρόκειται για πληθυσμούς),
- όταν $t \to +\infty$, το $S(t)$ μειώνεται σε ένα όριο $S_\infty > 0$, το $I(t)$ τείνει στο 0 και το $R(t)$ αυξάνεται σε ένα όριο $R_\infty < N$,
- Επιπλέον, ο τύπος

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

  δίνει σε πεπλεγμένη μορφή το S_∞ και επομένως και το τελικό μέγεθος της επιδημίας $R_\infty = N - S_\infty$.

Πράγματι, βλέπουμε πρώτα ότι $\frac{d}{dt}(S + I + R) = 0$. Άρα

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

Οι εξισώσεις (16.2) και (16.3) μπορούν να επαναδιατυπωθούν ως εξής

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

Από τη μια πλευρά προκύπτει ότι

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

και από την άλλη πλευρά ότι

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

Οι εξισώσεις (16.2) και (16.4) δείχνουν ότι η συνάρτηση $S(t)$ είναι φθίνουσα και ότι η συνάρτηση $R(t)$ είναι αύξουσα (και ειδικότερα $R(t)\geqslant 0$). Εφόσον $S(t)\geqslant 0$ και $R(t)\leqslant N$, οι συναρτήσεις $S(t)$ και $R(t)$ έχουν όρια όταν $t\to+\infty$. Εφόσον $I(t)=N-S(t)-R(t)$, η $I(t)$ έχει επίσης ένα όριο όταν $t\to+\infty$, το οποίο μπορεί να είναι μόνο μηδέν, όπως φαίνεται από την ολοκλήρωση (16.4). Η εξίσωση (16.2) δείχνει επίσης ότι

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

Ολοκληρώνοντας από $t=0$ ως $t=+\infty$, βρίσκουμε

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

Η εξίσωση (16.3) μπορεί να επαναδιατυπωθεί ως εξής

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

Ολοκληρώνοντας από $t=0$ ως $t=+\infty$, έχουμε

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

Συνδυάζοντας τα δύο αποτελέσματα, λαμβάνουμε τον τύπο (16.5), ο οποίος δείχνει ότι $S_\infty>0$.

Όταν ο αρχικός αριθμός των μολυσμένων ατόμων I_0 είναι μικρός σε σύγκριση με το μέγεθος του πληθυσμού N, όπως συμβαίνει συχνά στην αρχή μιας επιδημίας σε μια πόλη, ο τύπος (16.5) μπορεί να ξαναγραφεί χρησιμοποιώντας $S_\infty = N - R_\infty$ ως εξής

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

όπου εξ' ορισμού

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

Η εξίσωση (16.6) έχει θετική λύση μόνο αν $\mathscr{R}_0 > 1$. Έτσι, οι Κέρμακ και ΜακΚέντρικ καταλήγουν στο ακόλουθο συμπέρασμα: η επιδημία μολύνει ένα μη αμελητέο κλάσμα του πληθυσμού μόνο αν $\mathscr{R}_0 > 1$. Υπάρχει ένα κατώφλι για την πυκνότητα του πληθυσμού $N^* = b/a$ κάτω από το οποίο δεν μπορεί να εμφανιστεί επιδημία.

Όταν το μέγεθος του πληθυσμού N είναι ακριβώς πάνω από αυτό το όριο ($N = N^* + \varepsilon$), συμβαίνει μια επιδημία μικρού εύρους. Από την (16.6) προκύπτει ότι $R_\infty \approx 2\varepsilon$. Άρα $S_\infty \approx N^* - \varepsilon$: η επιδημία φέρνει τον ευαίσθητο πληθυσμό τόσο κάτω από το κατώφλι N^* όσο ήταν αρχικά πάνω από αυτό.

Πράγματι, χρησιμοποιώντας την προσέγγιση $-\log(1-x) \approx x + \frac{x^2}{2}$, η εξίσωση (16.6) γίνεται

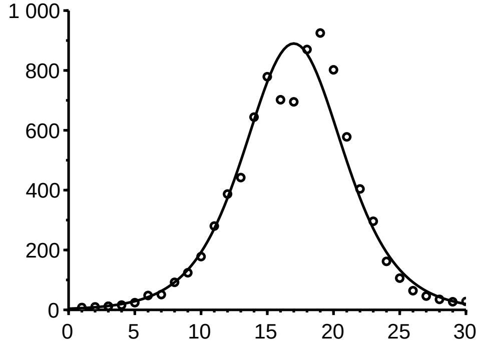
$$\frac{R_\infty}{N} + \frac{1}{2}\left(\frac{R_\infty}{N}\right)^2 \approx \mathscr{R}_0 \frac{R_\infty}{N}.$$

Έτσι

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

Όπως και στο μοντέλο ελονοσίας του Ρος (Κεφάλαιο 12), η συνθήκη $\mathscr{R}_0 > 1$ έχει μια απλή ερμηνεία. Δεδομένου ότι aN είναι ο αριθμός των ατόμων που μολύνει ένα μολυσμένο άτομο ανά μονάδα χρόνου στην αρχή της επιδημίας και δεδομένου ότι $1/b$ είναι η μέση μολυσματική περίοδος, $\mathscr{R}_0 = aN/b$ είναι ο μέσος αριθμός δευτερογενών περιπτώσεων που οφείλονται σε ένα μολυσμένο άτομο στην αρχή της επιδημίας.

Για τις θανατηφόρες ασθένειες, $R(t)$ είναι ο αθροιστικός αριθμός των θανάτων από την έναρξη της επιδημίας και dR/dt είναι ο αριθμός των θανάτων ανά μονάδα χρόνου. Οι Κέρμακ και ΜακΚέντρικ παρατήρησαν ότι η γραφική παράσταση της συνάρτησης dR/dt στο μαθηματικό τους μοντέλο έχει όντως το σχήμα καμπάνας, όπως περιμένει κανείς από μια καμπύλη επιδημίας (Σχήμα 16.4).



Σχήμα 16.4: Η καμπύλη dR/dt ως συνάρτηση του χρόνου και τα δεδομένα για τον αριθμό των θανάτων ανά εβδομάδα κατά τη διάρκεια μιας επιδημίας πανώλης στη Βομβάη το 1905-1906.

Για να υπολογίσουν το dR/dt διαίρεσαν την (16.2) με την (16.4) για να πάρουν το $dS/dR = -aS/b$. Έτσι

$$S(t) = S(0) \exp\left(-\frac{a}{b} R(t)\right).$$

Αντικαθιστώντας το στην εξίσωση (16.4) και χρησιμοποιώντας τη σχέση $S(t) + I(t) + R(t) = N$, πήραν την εξίσωση

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

η οποία εξακολουθεί να μην μπορεί να επιλυθεί σε κλειστή μορφή. Παρόλα αυτά, αν $\frac{a}{b} R(t)$ παραμένει μικρό κατά τη διάρκεια ολόκληρης της επιδημίας, η προσέγγιση $\exp(-u) \approx 1 - u + u^2/2$ δίνει

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

Πρόκειται για τη λεγόμενη εξίσωση Ρικκάτι με δύο σταθερές λύσεις, μία θετική R_+ και μία αρνητική R_-, που δίνονται από τις ρίζες του πολυωνύμου δεύτερης τάξης στο R στη δεξιά πλευρά της (16.8). Έστω $\tilde{R}(t)$ η ακριβής λύση της (16.8) και θέτουμε $Q(t) = \tilde{R}(t) - R_+$.

Τότε το $Q(t)$ ικανοποιεί μια διαφορική εξίσωση Μπερνούλι παρόμοια με αυτές που αντιμετώπισαν οι Ντάνιελ Μπερνούλι και Φερχούλστ (βλέπε (4.5) και (6.1)). Συνεπώς, μπορεί κανείς να προσαρμόσει άμεσα τον τύπο (6.2) για να συναγάγει το $Q(t)$. Ένας εύκολος αλλά κουραστικός υπολογισμός δείχνει ότι το dQ/dt είναι της μορφής

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

όπου α, β και γ είναι σταθερές που εξαρτώνται με περίπλοκο τρόπο από τις παραμέτρους του μοντέλου. Καθώς $dR/dt \approx d\tilde{R}/dt = dQ/dt$, οι Κέρμακ και ΜακΚέντρικ θα μπορούσαν να επιλέξουν (α, β, γ) για να προσαρμόσουν τα δεδομένα τους. Φυσικά, οι σύγχρονοι υπολογιστές και το λογισμικό μπορούν εύκολα να λύσουν αριθμητικά τη διαφορική εξίσωση (16.7) χωρίς να περάσουν από αυτές τις προσεγγίσεις.

Η καμπύλη για το dR/dt που προέκυψε με αυτόν τον τρόπο προσαρμόστηκε καλά στα δεδομένα για τον αριθμό των θανάτων ανά εβδομάδα κατά τη διάρκεια της επιδημίας πανώλης στη Βομβάη μεταξύ Δεκεμβρίου 1905 και Ιουλίου 1906 (Σχήμα 16.4).

Οι Κέρμακ και ΜακΚέντρικ εξέτασαν επίσης το γενικότερο μοντέλο όπου η μολυσματικότητα $a(x)$ εξαρτάται από τον χρόνο x από τη μόλυνση και όπου ο ρυθμός ανάρρωσης $b(x)$ εξαρτάται επίσης από το x. Η εξίσωση που δίνει το τελικό μέγεθος της επιδημίας (όταν ο αρχικός αριθμός των μολυσμένων περιπτώσεων είναι μικρός) εξακολουθεί να είναι η (16.6) αλλά με

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

Η παράμετρος $\mathscr{R}_0$ έχει την ίδια ερμηνεία με την προηγούμενη περίπτωση: είναι ο μέσος αριθμός δευτερογενών κρουσμάτων που οφείλονται σε ένα μολυσμένο άτομο στην αρχή της επιδημίας. Παρατηρήστε την ομοιότητα μεταξύ της (16.9) και του τύπου του Λότκα (10.2) για την $\mathscr{R}_0$ στη δημογραφία: η ηλικία αντικαθίσταται από το χρόνο από τη μόλυνση, η επιβίωση από την πιθανότητα $e^{-\int_0^x b(y)\,dy}$ να εξακολουθεί να υπάρχει μόλυνση, και η γονιμότητα από τον ρυθμό επαφής $N a(x)$.

Οι Κέρμακ και ΜακΚέντρικ ανέπτυξαν διάφορα άλλα μαθηματικά μοντέλα επιδημιών κατά τη διάρκεια της δεκαετίας του 1930. Αυτά εξακολουθούν να αποτελούν τα δομικά στοιχεία για τα περισσότερα από τα πιο σύνθετα μοντέλα που χρησιμοποιούνται σήμερα στην επιδημιολογία. Η παράμετρος $\mathscr{R}_0$ εξακολουθεί να διαδραματίζει κεντρικό ρόλο στην ανάλυση του μοντέλου.

Ο ΜακΚέντρικ συνταξιοδοτήθηκε το 1941 και πέθανε το 1943. Μεταξύ 1930 και 1933, ο Κέρμακ συνέγραψε μερικά άρθρα για τη μαθηματική φυσική με τον Ουίλλιαμ ΜακΚρί και τον Έντμουντ Γουϊτάκερ, και οι δύο από το τμήμα μαθηματικών του Πανεπιστημίου του Εδιμβούργου. Κατά τις δεκαετίες του 1930 και 1940, η ομάδα χημικών του Κέρμακ προσπάθησε να συνθέσει νέα μόρια με αντιελονοσιακή δράση, αλλά με περιορισμένη επιτυχία. Το 1938 ο Κέρμακ συνέγραψε με τον Φίλιπ Έγκελτον ένα δημοφιλές βιβλίο για τη στοιχειώδη βιοχημεία, «Το υλικό από το οποίο είμαστε φτιαγμένοι». Το 1944 εξελέγη μέλος της Βασιλικής Εταιρείας και το 1949 ανέλαβε την έδρα της βιοχημείας στο Πανεπιστήμιο του Αμπερντίν. Αργότερα διετέλεσε κοσμήτορας της Σχολής Θετικών Επιστημών. Συνταξιοδοτήθηκε το 1968 και πέθανε το 1970.

Περαιτέρω ανάγνωση

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

Κεφάλαιο 17

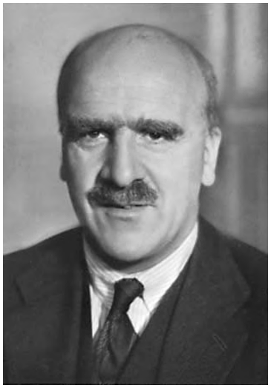
Ο Χάλντεϊν και οι μεταλλάξεις (1927)

Σε ένα άλλο τμήμα του άρθρου του 1922, ο Φίσερ εξέτασε το πρόβλημα ενός μεταλλαγμένου γονιδίου που μπορεί να μεταδοθεί σε έναν τυχαίο αριθμό απογόνων με δεδομένη κατανομή πιθανότητας. Το πρόβλημα ήταν τυπικά το ίδιο με εκείνο της εξάλειψης των οικογενειακών ονομάτων, αλλά σε γενετικό πλαίσιο. Ο Φίσερ έδειξε ότι αν η κατανομή πιθανότητας ήταν κατανομή Πουασσόν και αν το μεταλλαγμένο γονίδιο δεν είχε κανένα επιλεκτικό πλεονέκτημα, τότε το μεταλλαγμένο γονίδιο θα μπορούσε να εξαφανιστεί από τον πληθυσμό πολύ αργά. Το 1927 ο βρετανός βιολόγος Χάλντεϊν προώθησε τη μελέτη αυτού του μοντέλου περαιτέρω και έδειξε ότι η πιθανότητα να διατηρηθεί ένα μεταλλαγμένο πλεονεκτικό γονίδιο ήταν διπλάσια από το επιλεκτικό του πλεονέκτημα. Έδωσε επίσης μια πιο αυστηρή αντιμετώπιση του προβλήματος της εξάλειψης.

Ο Τζον Μπάρντον Σάντερσον Χάλντεϊν γεννήθηκε το 1892 στην Οξφόρδη, όπου ο πατέρας του ήταν καθηγητής φυσιολογίας στο πανεπιστήμιο. Ο Χάλντεϊν σπούδασε στο Κολλέγιο Ήτον και μετά το 1911 στο New College του Πανεπιστημίου της Οξφόρδης. Αφού επικεντρώθηκε στα μαθηματικά κατά το πρώτο έτος σπουδών του, στράφηκε στις ανθρωπιστικές επιστήμες. Οι σπουδές του διακόπηκαν από τον Πρώτο Παγκόσμιο Πόλεμο, κατά τη διάρκεια του οποίου υπηρέτησε στη Γαλλία και το Ιράκ. Αφού τραυματίστηκε, στάλθηκε ως στρατιωτικός εκπαιδευτής στην Ινδία. Το 1915 δημοσίευσε ένα πρώτο άρθρο που συζητούσε τα γενετικά πειράματα σε ποντίκια που είχε ξεκινήσει πριν από τον πόλεμο. Το 1919 έγινε υπότροφος του New College, διδάσκοντας φυσιολογία και μελετώντας την αναπνοή όπως ο πατέρας του. Το 1923 εντάχθηκε στο εργαστήριο βιοχημείας του Φ. Γ. Χόπκινς[1] στο Πανεπιστήμιο του Κέιμπριτζ, όπου επικεντρώθηκε στην κινητική των ενζύμων. Δημοσίευσε επίσης ένα μυθιστόρημα επιστημονικής φαντασίας, το «Δαίδαλος ή η επιστήμη και το μέλλον» (1923), και ένα δοκίμιο με τίτλο «Καλλίνικος, μια υπεράσπιση του χημικού πολέμου» (1925). Μεταξύ 1924 και 1934,

[1] Φρέντερικ Γκόουλαντ Χόπκινς, ο οποίος έλαβε το βραβείο Νόμπελ Φυσιολογίας ή Ιατρικής το 1929 για το έργο του σχετικά με τις βιταμίνες

έγραφε μια σειρά δέκα άρθρων με τίτλο «Μαθηματική θεωρία της φυσικής και τεχνητής επιλογής».



Σχήμα 17.1:
Χάλντεϊν (1892–1964)

Στο πέμπτο άρθρο της σειράς, που δημοσιεύθηκε το 1927, ο Χάλντεϊν επανεξέτασε ένα άλλο γενετικό μοντέλο που είχε μελετήσει ο Φίσερ το 1922, ένα μοντέλο που εστίαζε στις μεταλλάξεις. Ο Φίσερ είχε μελετήσει την πιθανότητα ένα μεταλλαγμένο γονίδιο να εισβάλει σε έναν πληθυσμό ή να εξαφανιστεί. Το πρόβλημα αυτό είναι τυπικά το ίδιο με εκείνο των Μπιενεμέ, Γκάλτον και Γουάτσον σχετικά με την εξαφάνιση των οικογενειακών ονομάτων. Όμως ο Φίσερ δεν έκανε καμία αναφορά σε αυτά τα έργα, αν και μπορεί να είχε διαβάσει το άρθρο των Γκάλτον και Γουάτσον που αναπαράγεται στο παράρτημα του βιβλίου του Γκάλτον «Φυσική κληρονομικότητα» του 1889. Όπως και στο Κεφάλαιο 9, ονομάζουμε p_k την πιθανότητα ένα γονίδιο να μεταβιβαστεί σε k απογόνους στην πρώτη γενιά ($k \geqslant 0$). Ο Φίσερ εξέτασε επίσης τη γεννήτρια συνάρτηση

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

με τη διαφορά ότι δεν καθόρισε κάποιο ανώτερο όριο για το k: το άθροισμα μπορεί να περιλαμβάνει άπειρο αριθμό όρων. Συνειδητοποίησε ότι, ξεκινώντας από ένα άτομο με το μεταλλαγμένο γονίδιο στη γενιά 0, η πιθανότητα να υπάρχει αυτό το γονίδιο σε k άτομα είναι ο συντελεστής του x^k στο $f_1(x) = f(x)$ για τη γενιά 1, στο $f_2(x) = f(f(x))$ για τη γενιά 2, στο $f_3(x) = f(f(f(x)))$ για τη γενιά 3 κ.λπ. Με αυτόν τον τρόπο, καθίσταται σαφές ότι ισχύει η ακόλουθη εξίσωση.

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

Αυτή η εξίσωση είναι πολύ πιο πρακτική από την εξίσωση

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

που προέκυψε από τον Γουάτσον. Συγκεκριμένα, προκύπτει από την (17.1) ότι η πιθανότητα εξάλειψης μέσα σε n γενιές $x_n = f_n(0)$ ικανοποιεί τον τύπο επανάληψης $x_n = f(x_{n-1})$, όπως είχε ήδη παρατηρήσει ο Μπιενεμέ.

Ως παράδειγμα, ο Φίσερ εξέτασε την περίπτωση ενός φυτού με μεταλλαγμένο γονίδιο που μπορεί να παράγει N σπόρους, κάθε σπόρος έχει πιθανότητα q να επιβιώσει και να παράγει ένα νέο φυτό. Η πιθανότητα p_k να έχουμε k απογόνους με το μεταλλαγμένο γονίδιο είναι διωνυμική:

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

για όλα τα $0 \leqslant k \leqslant N$ και $p_k = 0$ για $k > N$. Η γεννήτρια συνάρτηση είναι τότε $f(x) = (1-q+qx)^N$. Έστω $\mathscr{R}_0 = Nq$ ο μέσος αριθμός των σπόρων που επιβιώνουν και παράγουν ένα νέο φυτό. Όταν το N είναι μεγάλο και το q μικρό, τότε

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

Η κατανομή πιθανότητας (p_k) τείνει προς την $(e^{-\mathscr{R}_0}(\mathscr{R}_0)^k/k!)$, η οποία ονομάζεται κατανομή Πουασσόν. Στη συνέχεια, ο Φίσερ υπολόγισε την πιθανότητα εξάλειψης μέσα σε n γενιές, χρησιμοποιώντας $x_0 = 0$, $x_n \approx e^{\mathscr{R}_0(x_{n-1}-1)}$ και τις αριθμητικές τιμές $N = 80$ και $q = 1/80$. Στην περίπτωση αυτή, $\mathscr{R}_0 = Nq = 1$. Ένας κουραστικός υπολογισμός δείχνει ότι $x_{100} \approx 0{,}98$: ένα μεταλλαγμένο γονίδιο χωρίς επιλεκτικό πλεονέκτημα ($\mathscr{R}_0 = 1$) εξαφανίζεται πολύ αργά. Υπάρχει ακόμα 2% πιθανότητα το γονίδιο να υπάρχει στον πληθυσμό μετά από 100 γενιές. Το 1922 ο Φίσερ δεν προώθησε περαιτέρω τη μελέτη αυτού του μοντέλου.

Συνεχίζοντας το έργο του Φίσερ, ο Χάλντεϊν παρατήρησε για πρώτη φορά στο άρθρο του το 1927 ότι, για οποιαδήποτε κατανομή πιθανοτήτων (p_k) τέτοια ώστε $p_0 > 0$, η εξίσωση $x = f(x)$ έχει ακριβώς δύο ρίζες στο διάστημα $(0,1]$ όταν ο μέσος αριθμός των απογόνων που φέρουν το μεταλλαγμένο γονίδιο $\mathscr{R}_0$ είναι αυστηρά μεγαλύτερος από 1, δηλαδή όταν το μεταλλαγμένο γονίδιο έχει επιλεκτικό πλεονέκτημα. Επιπλέον, η πιθανότητα εξαφάνισης x_∞, η οποία είναι το όριο του x_n ως $n \to +\infty$, είναι η μικρότερη από τις δύο ρίζες του $x = f(x)$: το γονίδιο έχει μη μηδενική πιθανότητα να εγκατασταθεί στον πληθυσμό. Σε αντίθεση με τους Μπιενεμέ και Κουρνό, ο Χάλντεϊν παρείχε μια απόδειξη για το συμπέρασμα αυτό.

Πράγματι, $f'(x) \geqslant 0$ και $f''(x) \geqslant 0$ στο διάστημα $[0,1]$. Με άλλα λόγια, η συνάρτηση $f(x)$ είναι αύξουσα και κυρτή. Οι υποθέσεις $f(0) = p_0 > 0$ και $f'(1) = \mathscr{R}_0 = p_1 + 2p_2 + 3p_3 + \cdots > 1$ συνεπάγονται ότι η εξίσωση $f(x) = x$ έχει ακριβώς δύο λύσεις στο διάστημα $(0,1]$: $x = 1$ και x^* τέτοιες ώστε $0 < x^* < 1$. Ο Χάλντεϊν στη συνέχεια αναφέρθηκε σε ένα άρθρο του Γαβριήλ Κένιγκς από το 1883, το οποίο έδειξε ότι αν $x_n = f(x_{n-1})$ και $x_n \to x_\infty$, τότε $x_\infty = f(x_\infty)$ και $|f'(x_\infty)| \leqslant 1$. Όταν $f'(1) > 1$, η μόνη πιθανότητα είναι ότι $x_\infty = x^*$.

Για την περίπτωση μιας κατανομής Πουασσόν με $f(x) = e^{\mathscr{R}_0(x-1)}$ και $\mathscr{R}_0$ λίγο μεγαλύτερο από 1, η πιθανότητα εξαφάνισης x_∞ είναι πολύ κοντά στο 1. Η εξίσωση $f(x_\infty) = x_\infty$ είναι τότε ισοδύναμη με

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

Προκύπτει ότι $1 - x_\infty \approx 2(\mathscr{R}_0 - 1)$. Ο Χάλντεϊν κατέληξε στο συμπέρασμα ότι η πιθανότητα να μην εξαφανιστεί το μεταλλαγμένο γονίδιο είναι διπλάσια από το επιλεκτικό του πλεονέκτημα $\mathscr{R}_0 - 1$. Χωρίς να αναφέρει τον Χάλντεϊν, ο Φίσερ πήρε ως παράδειγμα στο βιβλίο του του 1930 την περίπτωση όπου $\mathscr{R}_0 = 1.01$, η οποία δίνει 2% πιθανότητα το μεταλλαγμένο γονίδιο να μην εξαφανιστεί.

Ο Χαλντέιν έγινε μέλος της Βασιλικής Εταιρείας το 1932. Έφυγε από το Κέιμπριτζ για να γίνει καθηγητής γενετικής και αργότερα βιομετρίας στο University College του Λονδίνου. Ενδιαφέρθηκε τότε ιδιαίτερα για την ανθρώπινη γενετική: εκτίμηση των ποσοστών μετάλλαξης, γενετικοί χάρτες των χρωμοσωμάτων κ.λπ. Εκτός από τα επιστημονικά του βιβλία («Βιολογία των ζώων» το 1927 με τον Τζούλιαν Χάξλεϋ, «Ενζυμα» το 1930 και «Οι αιτίες της εξέλιξης» το 1932, «Η βιοχημεία της γενετικής» το 1954), δημοσίευσε μεγάλο αριθμό επιστημονικών άρθρων στον τύπο (π.χ., σχετικά με την προέλευση της ζωής) και ορισμένα δοκίμια («Η ανισότητα του ανθρώπου» το 1932, «Η φιλοσοφία ενός βιολόγου» το 1935, «Η Μαρξιστική φιλοσοφία και οι επιστήμες» το 1938, «Κληρονομικότητα και πολιτική» το 1938 και «Επιστημονικές εξελίξεις» το 1947). Μετά από αρκετές επισκέψεις στην Ισπανία κατά τη διάρκεια του εμφυλίου πολέμου, προσπάθησε να πείσει τη χώρα του να κατασκευάσει καταφύγια κατά των αεροπορικών βομβαρδισμών. Κατά τη διάρκεια του Β΄ Παγκοσμίου Πολέμου, εργάστηκε πάνω σε προβλήματα αναπνοής σε υποβρύχια. Μέλος του κομμουνιστικού κόμματος από το 1942, παραιτήθηκε το 1950 λόγω της επίσημης απόρριψης της Μεντελιανής γενετικής στην ΕΣΣΔ λόγω της επιρροής του Λυσένκο. Το 1957 εγκαταστάθηκε στην Ινδία, όπου συνέχισε την έρευνά του, αρχικά στο Ινδικό Στατιστικό Ινστιτούτο στην Καλκούτα και αργότερα στο Μπουμπάνεσβαρ. Αφού έγινε Ινδός πολίτης, πέθανε το 1964.

Περαιτέρω ανάγνωση

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)

Κεφάλαιο 18

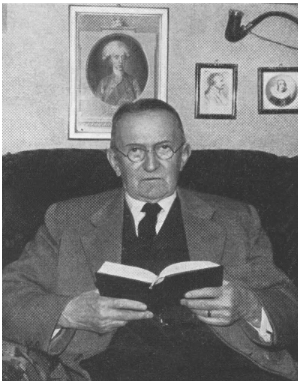
Οι Έρλανγκ και Στέφενσεν για το πρόβλημα της εξάλειψης (1929–1933)

Το 1929 ο Δανός τηλεφωνικός μηχανικός Έρλανγκ εξέτασε και πάλι το πρόβλημα της εξάλειψης των οικογενειακών ονομάτων. Ο συμπατριώτης του στατιστικός Στέφενσεν επεξεργάστηκε μια πλήρη λύση του προβλήματος. Έδειξε συγκεκριμένα ότι η αναμενόμενη τιμή του αριθμού των απογόνων σε κάθε γενιά αυξάνεται εκθετικά, φτιάχνοντας έτσι τη γέφυρα μεταξύ στοχαστικών και ντετερμινιστικών πληθυσμιακών μοντέλων.

Ο Άγκνερ Κράρουπ Έρλανγκ (Erlang) γεννήθηκε το 1878 στο Lønborg της Δανίας. Ο πατέρας του ήταν δάσκαλος. Μεταξύ 1896 και 1901, ο νεαρός Έρλανγκ σπούδασε μαθηματικά, φυσική και χημεία στο Πανεπιστήμιο της Κοπεγχάγης. Στη συνέχεια δίδαξε για αρκετά χρόνια σε γυμνάσια, ενώ διατήρησε το ενδιαφέρον του για τα μαθηματικά, ιδίως για τη θεωρία πιθανοτήτων. Γνώρισε τον Γιένσεν, αρχιμηχανικό της τηλεφωνικής εταιρείας της Κοπεγχάγης και ερασιτέχνη μαθηματικό, ο οποίος τον έπεισε το 1908 να ενταχθεί στο νέο ερευνητικό εργαστήριο της εταιρείας. Ο Έρλανγκ άρχισε να δημοσιεύει άρθρα σχετικά με τις εφαρμογές της θεωρίας πιθανοτήτων στη διαχείριση των τηλεφωνικών κλήσεων. Το 1917 ανακάλυψε έναν τύπο για τους χρόνους αναμονής, ο οποίος χρησιμοποιήθηκε γρήγορα από τις τηλεφωνικές εταιρείες σε ολόκληρο τον κόσμο. Τα άρθρα του, που δημοσιεύθηκαν αρχικά στα δανέζικα, μεταφράστηκαν στη συνέχεια σε πολλές άλλες γλώσσες.

Το 1929 ο Έρλανγκ άρχισε να ενδιαφέρεται για το ίδιο πρόβλημα της εξάλειψης που οι Μπιενεμέ, Γκάλτον και Γουάτσον είχαν μελετήσει πριν από αυτόν για τα οικογενειακά ονόματα και που οι Φίσερ και Χάλντεϊν είχαν μελετήσει για τα μεταλλαγμένα γονίδια. Όπως και οι προηγούμενοί του, δεν γνώριζε όλες τις εργασίες που είχαν δημοσιευτεί. Ονομάζοντας και πάλι p_k την πιθανότητα ένα άτομο να αποκτήσει k απογόνους, παρατήρησε ότι η πιθανότητα x_n εξαφάνισης μέσα σε n γενεές ικανοποιεί την εξής σχέση

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

Σχήμα 18.1: Έρλανγκ (1878–1929) και Στέφενσεν (1873–1961)

με $x_0 = 0$. Παρατήρησε επίσης ότι η συνολική πιθανότητα εξαφάνισης x_∞, η οποία είναι το όριο του x_n καθώς $n \to +\infty$, είναι μια λύση της εξίσωσης $x_\infty = f(x_\infty)$. Συνειδητοποίησε ότι το $x = 1$ ήταν πάντα μια λύση και ότι μια άλλη λύση υπήρχε μεταξύ 0 και 1 όταν ο μέσος αριθμός απογόνων $\mathscr{R}_0 = f'(1)$ είναι μεγαλύτερος από 1. Αλλά φαίνεται ότι δεν μπορούσε να καταλάβει ποια από αυτές τις δύο λύσεις ήταν η σωστή. Όπως και ο Γκάλτον, υπέβαλε το πρόβλημα το 1929 σε ένα δανέζικο περιοδικό μαθηματικών, το *Matematisk Tidsskrift*:

> «Ερώτηση 15. Όταν η πιθανότητα ένα άτομο να αποκτήσει k παιδιά είναι p_k, όπου $p_0 + p_1 + p_2 + \cdots = 1$, να βρείτε την πιθανότητα να πεθάνει η οικογένειά του.»

Δυστυχώς, ο Έρλανγκ πέθανε την ίδια χρονιά, το 1929, σε ηλικία 51 ετών. Μάλιστα, πέθανε άτεκνος[1].

Ένας καθηγητής αναλογιστικών μαθηματικών στο Πανεπιστήμιο της Κοπεγχάγης, ο Γιόχαν Φρεντερίκ Στέφενσεν (Steffensen), ασχολήθηκε με το ερώτημα του Έρλανγκ. Δημοσίευσε το 1930 τη λύση του στο ίδιο δανέζικο περιοδικό: η πιθανότητα εξαφάνισης x_∞ είναι πάντα η μικρότερη ρίζα της εξίσωσης $x = f(x)$ στο κλειστό διάστημα $[0,1]$, όπως είχαν ήδη παρατηρήσει οι Μπιενεμέ και Χάλντεϊν. Η απόδειξη του Στέφενσεν είναι αυτή που θα βρείτε στα σύγχρονα εγχειρίδια.

[1] Στη μνήμη του, η Διεθνής Συμβουλευτική Επιτροπή Τηλεφωνίας αποφάσισε το 1946 να ονομάσει «erlang» τη μονάδα μέτρησης της έντασης της τηλεφωνικής κίνησης. «Erlang» είναι επίσης το όνομα που δόθηκε σε μια γλώσσα προγραμματισμού από την εταιρεία Ericsson.

Πράγματι, είδαμε ότι η πιθανότητα εξαφάνισης x_∞ είναι μια λύση της σχέσης $x = f(x)$ στο κλειστό διάστημα $[0,1]$. Έστω x^* η μικρότερη τέτοια λύση. Εξ ορισμού, $x^* \leqslant x_\infty$. Ο Στέφενσεν παρατήρησε πρώτος ότι $x^* = f(x^*) \geqslant p_0 = x_1$. Υποθέστε με επαγωγή ότι $x^* \geqslant x_n$. Τότε $x^* = f(x^*) \geqslant f(x_n) = x_{n+1}$ αφού η συνάρτηση $f(x)$ είναι αύξουσα. Άρα $x^* \geqslant x_n$ για όλα τα n. Λαμβάνοντας το όριο, $x^* \geqslant x_\infty$. Άρα $x_\infty = x^*$.

Ο Στέφενσεν έδωσε, επίσης, μια πιο τυπική εξήγηση για το γιατί η $x = 1$ είναι η μόνη ρίζα του $x = f(x)$ όταν ο μέσος αριθμός απογόνων $\mathscr{R}_0 = f'(1)$ είναι μικρότερος ή ίσος με 1 (σχήμα 18.2α) και γιατί υπάρχει μόνο μια άλλη ρίζα διαφορετική από την $x = 1$ στην περίπτωση που $\mathscr{R}_0 > 1$ (σχήμα 18.2β). Παρατηρήστε ότι $\mathscr{R}_0 = f'(1)$ είναι η κλίση της συνάρτησης $f(x)$ στο $x = 1$.

Παρατήρησε ότι για οποιαδήποτε ρίζα της $x = f(x)$,

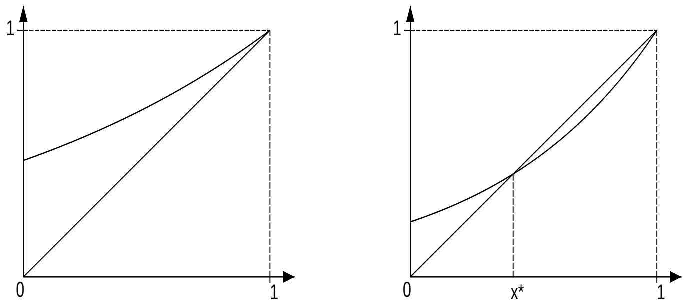
$$1 - x = 1 - f(x) = 1 - p_0 - \sum_{k=1}^{+\infty} p_k x^k = \sum_{k=1}^{+\infty} p_k (1 - x^k) \,.$$

Υποθέτοντας $x \neq 1$ και διαιρώντας με $1 - x$, έχουμε

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

Όταν το x αυξάνεται από 0 σε 1, η δεξιά πλευρά της εξίσωσης (18.1) αυξάνεται από $1 - p_0$ σε $\mathscr{R}_0 = f'(1)$. Εάν $\mathscr{R}_0 < 1$, τότε η εξίσωση (18.1) δεν έχει λύση. Αν $\mathscr{R}_0 \geqslant 1$ και αν εξαιρέσουμε την τετριμμένη περίπτωση όπου $p_1 = 1$, τότε η δεξιά πλευρά της εξίσωσης (18.1) είναι μια αυστηρά αύξουσα συνάρτηση του x. Διαφορετικά δεν θα υπήρχε κανένα $k \geqslant 2$ τέτοιο ώστε $p_k \neq 0$ και $\mathscr{R}_0$ θα ήταν ίσο με $p_1 < 1$. Συμπερασματικά, η (18.1) έχει μία και μόνο μία λύση στο διάστημα $[0,1]$ όταν $\mathscr{R}_0 \geqslant 1$.

Ο Στέφενσεν, ο οποίος ήταν επίσης πρόεδρος της Δανέζικης Αναλογιστικής Εταιρείας και της Δανέζικης Μαθηματικής Εταιρείας, προσκλήθηκε στο Πανεπιστήμιο του Λονδίνου το 1930. Ο Βρετανός συνάδελφός του Έλντερτον του μίλησε για το έργο των Γκάλτον και Γουάτσον. Το 1933 ο Στέφενσεν δημοσίευσε ένα νέο άρθρο στα χρονικά του Ινστιτούτου Ανρί Πουανκαρέ, όπου είχε δώσει μια ομιλία το 1931. Συνοψίζει τα αποτελέσματα του άρθρου του στα δανέζικα και τα συγκρίνει με εκείνα του



Σχήμα 18.2: Γραφική παράσταση των συναρτήσεων $y = x$ και $y = f(x)$ στο παράδειγμα του κεφαλαίου 17, $f(x) = e^{\mathscr{R}_0(x-1)}$, με $\mathscr{R}_0 = 0{,}75 < 1$ (αριστερά) ή $\mathscr{R}_0 = 1{,}5 > 1$ (δεξιά).

Γουάτσον. Έδειξε επίσης ότι η μέση τιμή του αριθμού των απογόνων στη γενιά n είναι ίση με $(\mathscr{R}_0)^n$.

Πράγματι, έστω $p_{k,n}$ η πιθανότητα να υπάρχουν k απόγονοι στη γενιά n, ξεκινώντας από ένα άτομο στη γενιά 0. Στο άρθρο του το 1930, ο Στέφενσεν είχε παρατηρήσει όπως και οι προηγούμενοί του ότι η γεννήτρια συνάρτηση

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

που αντιστοιχεί στη γενιά n ικανοποιεί την $f_1(x) = f(x)$ και την

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

Έστω M_n η μέση τιμή του αριθμού των απογόνων στη γενιά n. Τότε

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

Παραγωγίζοντας τον τύπο (18.2), έχουμε

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

Επομένως

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

Δεδομένου ότι $M_1 = f_1'(1) = f'(1) = \mathscr{R}_0$, προκύπτει ότι $M_n = (\mathscr{R}_0)^n$ για όλα τα n.

Ως εκ τούτου, ο αναμενόμενος αριθμός απογόνων αυξάνεται ή μειώνεται γεωμετρικά ανάλογα με το αν το $\mathscr{R}_0$ είναι μεγαλύτερο ή μικρότερο από 1. Ο αναμενόμενος αριθμός απογόνων συμπεριφέρεται όπως στα ντετερμινιστικά μοντέλα αύξησης του πληθυσμού που εξετάστηκαν από τον Όιλερ, τον Μάλθους κ.λπ. Ωστόσο, ακόμη και όταν $\mathscr{R}_0 > 1$, υπάρχει μια μη μηδενική πιθανότητα x_∞ να εξαφανιστεί η οικογένεια. Αυτή η πιθανότητα δεν εμφανίζεται στα ντετερμινιστικά μοντέλα.

Η στοχαστική διαδικασία που μελετήθηκε από τον Στέφενσεν και τους προηγούμενούς του εξακολουθεί να αποτελεί το βασικό στοιχείο πολλών πιο ρεαλιστικών μοντέλων δυναμικής πληθυσμών. Θα αναφέρουμε για τελευταία φορά αυτό το πρόβλημα στο κεφάλαιο 20. Όσον αφορά τον Στέφενσεν, παρέμεινε καθηγητής στο Πανεπιστήμιο της Κοπεγχάγης μέχρι το 1943 και πέθανε το 1961.

Περαιτέρω ανάγνωση

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. Nørdlund, N.E.: Johan Frederik Steffensen in memoriam. *Nordisk Mat. Tidsskr.* 10, 105–107 (1962)
6. Ogborn, M.E.: Johan Frederik Steffensen, 1873–1961. *J. R. Stat. Soc. Ser. A* 125, 672–673 (1962)
7. Steffensen, J.F.: Om Sandssynligheden for at Afkommet uddør. *Mat. Tidsskr. B*, 19–23 (1930) → Guttorp (1995)
8. Steffensen, J.F.: Deux problèmes du calcul des probabilités. *Ann. Inst. Henri Poincaré* 3, 319–344 (1933) archive.numdam.org

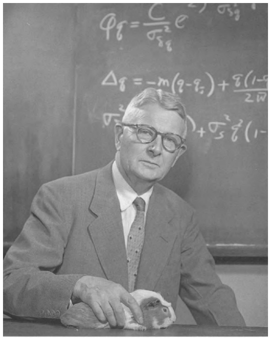
Κεφάλαιο 19

Ο Ράιτ και η τυχαία γενετική παρέκκλιση (1931)

Το 1931 ο Αμερικανός βιολόγος Σιούολ Ράιτ ανέπτυξε τη μελέτη ενός στοχαστικού μοντέλου στη γενετική των πληθυσμών, το οποίο βασίζεται στις ίδιες παραδοχές με το νόμο Χάρντι-Βάινμπεργκ, με τη διαφορά ότι ο πληθυσμός δεν θεωρείται απείρως μεγάλος. Οι συχνότητες των γονότυπων δεν είναι πλέον σταθερές. Το ένα από τα δύο αλληλόμορφα θα εξαφανιστεί στην πραγματικότητα, αλλά ίσως μετά από πολύ μεγάλο χρονικό διάστημα. Η ερμηνεία αυτού του μοντέλου παρέμεινε αντικείμενο διαμάχης μεταξύ του Ράιτ και του Φίσερ, με τον τελευταίο να εκτιμά ότι η φυσική επιλογή παίζει σημαντικότερο ρόλο στην εξέλιξη από ό,τι η στοχαστικότητα.

Ο Σιούολ Ράιτ γεννήθηκε στη Μασαχουσέτη το 1889. Έκανε τις προπτυχιακές του σπουδές σε ένα μικρό κολέγιο στο Ιλινόις, όπου ο πατέρας του δίδασκε οικονομικά. Μετά από ένα μεταπτυχιακό στη βιολογία από το Πανεπιστήμιο του Ιλινόις στην Ουρμπάνα και ένα θερινό σχολείο στο Εργαστήριο Cold Spring Harbor, ο Ράιτ έκανε διδακτορικό στο Πανεπιστήμιο του Χάρβαρντ με θέμα την κληρονομικότητα του χρώματος του τριχώματος στο ινδικό χοιρίδιο. Μεταξύ 1915 και 1925, συνέχισε να εργάζεται σε πειράματα ενδογαμίας με ινδικά χοιρίδια στο Τμήμα Ζωικής Παραγωγής του Υπουργείου Γεωργίας των Ηνωμένων Πολιτειών στην Ουάσινγκτον. Ανέπτυξε τη «μέθοδο των συντελεστών διαδρομής» για την ανάλυση αυτών των πειραμάτων. Στη συνέχεια εντάχθηκε στο τμήμα ζωολογίας του Πανεπιστημίου του Σικάγο.

Επηρεασμένος από το άρθρο του Φίσερ του 1922 για τη γενετική των πληθυσμών (βλ. Κεφάλαιο 14), ο Ράιτ έγραψε το 1925 ένα μακροσκελές άρθρο με τίτλο «Η εξέλιξη στους πληθυσμούς του Μέντελ», το οποίο τελικά δημοσιεύτηκε το 1931. Μελέτησε ειδικότερα ένα μαθηματικό μοντέλο που εμφανιζόταν εμμέσως και στο βιβλίο του Φίσερ το 1930 με θέμα «Η γενετική θεωρία της φυσικής επιλογής». Όπως και στον νόμο Χάρντι-Βάινμπεργκ, το μοντέλο αυτό εξετάζει την περίπτωση όπου υπάρχουν μόνο δύο πιθανά αλληλόμορφα A και a για έναν τόπο, αλλά ο πληθυσμός δεν υποτίθεται ότι είναι απείρως μεγάλος. Το ζητούμενο είναι να δούμε αν η άρση αυτής της παραδοχής έχει κάποια επίδραση στη γενετική σύνθεση του πληθυσμού. Έστω λοιπόν N ο συνολικός αριθμός των



Σχήμα 19.1:
Ράιτ (1889–1988)

ατόμων, ο οποίος υποτίθεται ότι είναι ο ίδιος σε όλες τις γενιές. Κάθε άτομο έχει δύο αλληλόμορφα. Έτσι υπάρχουν συνολικά $2N$ αλληλόμορφα στον πληθυσμό σε κάθε γενιά. Το μοντέλο υποθέτει επίσης ότι το ζευγάρωμα γίνεται τυχαία. Αν υπάρχουν i αλληλόμορφα A και $2N-i$ αλληλόμορφα a στη γενιά n, τότε ένα αλληλόμορφο που επιλέγεται τυχαία μεταξύ των ατόμων στη γενιά $n+1$ θα είναι A με πιθανότητα $\frac{i}{2N}$ και a με πιθανότητα $1-\frac{i}{2N}$. Επομένως, ο αριθμός των αλληλόμορφων A στη γενιά $n+1$ θα είναι ίσος με j με πιθανότητα[1]

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

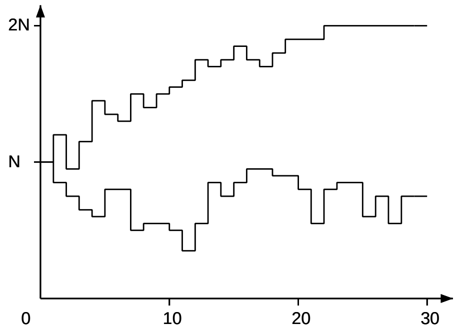
όπου $\binom{2N}{j}$ είναι ο διωνυμικός συντελεστής ίσος με $\frac{(2N)!}{j!(2N-j)!}$. Έστω X_n ο αριθμός των αλληλόμορφων A στη γενιά n: είναι μια τυχαία μεταβλητή (Σχ. 19.2).

Μπορεί κανείς να δείξει ότι η μέση τιμή της X_{n+1} γνωρίζοντας ότι $X_n = i$ είναι ίση με i: αυτό θυμίζει το νόμο Χάρντι-Βάινμπεργκ, όπου η συχνότητα του αλληλόμορφου A παραμένει σταθερή σε όλες τις γενιές.

Πράγματι, θεωρήστε τη γεννήτρια συνάρτηση

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

[1] Αυτή η διατύπωση, η οποία χρησιμοποιεί Μαρκοβιανές αλυσίδες, οφείλεται στον Μαλεκό (1944).



Σχήμα 19.2: Δύο προσομοιώσεις που δείχνουν τις μεταβολές του αριθμού X_n των αλληλόμορφων A κατά τη διάρκεια 30 γενεών αν $N = 20$ και $X_0 = 10$.

Η μέση τιμή της X_{n+1} γνωρίζοντας ότι $X_n = i$ είναι τότε

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

Ωστόσο, είναι δυνατόν σε αυτό το μοντέλο, ξεκινώντας από μια αρχική συνθήκη $X_0 = i$ με $0 < i < 2N$, το γεγονός $X_n = 0$ να συμβεί τυχαία μετά από έναν ορισμένο αριθμό γενεών. Σε μια τέτοια περίπτωση, όλα τα αλληλόμορφα θα ήταν τύπου a και το X_n θα παρέμενε ίσο με 0 σε όλες τις μελλοντικές γενιές. Η ίδια σταθεροποίηση θα συνέβαινε με το αλληλόμορφο A αν $X_n = 2N$ μετά από ορισμένο αριθμό γενεών. Συνοψίζοντας, όταν ο πληθυσμός θεωρείται απείρως μεγάλος όπως στο μοντέλο Χάρντι-Βάινμπεργκ, τα δύο αλληλόμορφα δεν μπορούν να εξαφανιστούν επειδή οι συχνότητές τους παραμένουν σταθερές. Όταν λαμβάνεται υπόψη το πεπερασμένο μέγεθος των πληθυσμών, όπως στο μοντέλο Φίσερ-Ράιτ, οι συχνότητες των δύο αλληλόμορφων κυμαίνονται και ένα από τα αλληλόμορφα μπορεί (και θα) εξαφανιστεί.

Ξεκινώντας από την κατάσταση $X_0 = i$, μπορεί κανείς εύκολα να υπολογίσει την πιθανότητα Q_i να σταθεροποιηθεί ο πληθυσμός στην κατάσταση $X = 0$. Πράγματι, η Q_i πρέπει να ικανοποιεί τις «οριακές συνθήκες»

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

Επιπλέον,

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

επειδή $p_{i,j}Q_j$ είναι η πιθανότητα σταθεροποίησης (απορρόφησης) στην κατάσταση $X=0$ ξεκινώντας, από $X_0=i$ και περνώντας από $X_1=j$. Επειδή

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

βλέπουμε χρησιμοποιώντας την (19.2) ότι η

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

είναι η λύση του συστήματος (19.3)-(19.4). Επομένως, η πιθανότητα ότι, ξεκινώντας από i αλληλόμορφα του τύπου A σε έναν πληθυσμό μεγέθους N, το σύστημα εξελίσσεται προς έναν πληθυσμό που περιέχει μόνο το αλληλόμορφο a είναι ίση με $1-\frac{i}{2N}$. Ομοίως, η πιθανότητα να εξελιχθεί προς έναν πληθυσμό που περιέχει μόνο το αλληλόμορφο A είναι ίση με $\frac{i}{2N}$.

Ο Ράιτ κατόρθωσε να δείξει ότι ο αριθμός των γενεών που μεσολαβούν μέχρι τη σταθεροποίηση σε μία από τις δύο ακραίες καταστάσεις είναι της τάξης των $2N$ γενεών (Σχ. 19.3). Για πληθυσμούς αρκετών εκατομμυρίων ατόμων, ο χρόνος αυτός θα ήταν τόσο μεγάλος ώστε οι συχνότητες των αλληλόμορφων θα μπορούσαν να θεωρηθούν σχεδόν σταθερές, όπως στον νόμο Χάρντι-Βάινμπεργκ.

Πράγματι, υποθέστε ότι υπάρχουν i_0 αλληλόμορφα τύπου A στον πληθυσμό στη γενιά 0. Έστω $u_i^{(n)}$ η πιθανότητα να υπάρχουν i αλληλόμορφα τύπου A στον πληθυσμό στη γενιά n. Τότε

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

για όλα τα $j=0,\ldots,2N$. Έχουμε ήδη δει ότι, όταν $n\to+\infty$,

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

για όλα τα $0<i<2N$. Ο Ράιτ παρατήρησε ότι αν $u_i^{(n)}=v$ για όλα τα $i=1,\ldots,2N-1$, τότε

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

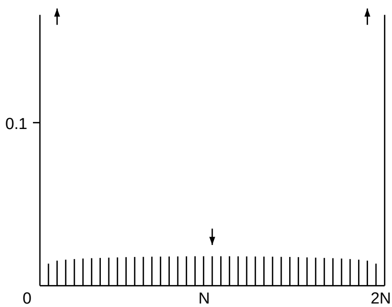
για όλα τα $1 < j < 2N$ επειδή $p_{0,j} = p_{2N,j} = 0$. Όταν το N είναι αρκετά μεγάλο, έχουμε

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

όπου η τιμή του ολοκληρώματος υπολογίζεται με διαδοχικές ολοκληρώσεις κατά μέρη. Συνδυάζοντας τις (19.5) και (19.6), καταλήγουμε τελικά για $0 < j < 2N$ στην τιμή

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

Έτσι, οι πιθανότητες $u_j^{(n)}$ για όλα τα $0 < j < 2N$ μειώνονται με ρυθμό περίπου $1/2N$ ανά γενιά. Ο ρυθμός αυτός είναι πολύ αργός αν το N είναι μεγάλο. Δεν υπάρχει σχεδόν καμία μείωση αν, για παράδειγμα, το N είναι της τάξης των εκατομμυρίων.



Σχήμα 19.3: Πιθανότητα να υπάρχουν i αλληλόμορφα A στον πληθυσμό ($i = 0, \ldots, 2N$ στον οριζόντιο άξονα) μετά από 30 γενεές αν $N = 20$ και $X_0 = 10$.

Το 1922 ο Φίσερ είχε ήδη προσπαθήσει να εκτιμήσει αυτόν τον ρυθμό σταθεροποίησης ($1/2N$), αλλά είχε χάσει τον παράγοντα 2. Σε κάθε περίπτωση, οι δύο επιστήμονες διαφωνούσαν ως προς το τυπικό μέγεθος N των αναπαραγωγικών πληθυσμών. Για τη θεωρία της εξέλιξης, το έργο του Ράιτ υπέδειξε ότι η τυχαία γενετική παρέκκλιση σε έναν μικρό πληθυσμό θα μπορούσε να είναι ένας μηχανισμός για την προέλευση των ειδών. Οι βιολόγοι που εργάζονταν πάνω στην ταξινόμηση των ειδών είχαν πράγματι παρατηρήσει ότι οι διαφορές μεταξύ ειδών ή υποειδών συχνά δεν είχαν καμία προφανή εξήγηση από την άποψη της φυσικής επιλογής. Η ιδέα αυτή βρήκε σθεναρή αντίδραση κατά τις δεκαετίες του 1940 και του 1950 από τον Φίσερ και τον συνάδελφό του Φορντ, οι οποίοι θεωρούσαν ότι η τυχαία γενετική παρέκκλιση ήταν αμελητέα σε σύγκριση με τη φυσική επιλογή. Αναφέρθηκαν ειδικότερα στη μελέτη τους για τις διακυμάνσεις των γονιδιακών συχνοτήτων σε έναν μικρό απομονωμένο πληθυσμό σκώρων (Panaxia dominula) κοντά στην Οξφόρδη, όπου οι τρεις γονότυποι για ένα συγκεκριμένο γονίδιο (κοινός ομοζυγωτικός, ετεροζυγωτικός και σπάνιος ομοζυγωτικός) μπορούσαν να διακριθούν με την όραση. Μια άλλη διάσημη διαμάχη σχετικά με την αντίστοιχη επιρροή της φυσικής επιλογής και της τυχαίας παρέκκλισης επικεντρώθηκε στα σαλιγκάρια του γένους Cepaea. Τα πιο ρεαλιστικά μοντέλα εξέλιξης συνδυάζουν πλέον την τυχαία παρέκκλιση, την επιλογή, τη μετάλλαξη, τη μετανάστευση, το μη τυχαίο ζευγάρωμα κ.λπ. Ο ρόλος της τυχαίας παρέκκλισης επανατονίστηκε αργότερα από τον Ιάπωνα επιστήμονα Μοτο Κιμούρα με την «ουδέτερη θεωρία της μοριακής εξέλιξης». Μια άλλη απόρροια ήταν η ανάπτυξη της θεωρίας της συνένωσης (που εισήχθη από τον Τζον Κίνγκμαν το 1982), η οποία ιχνηλατεί την καταγωγή των γονιδίων προς τα πίσω στον χρόνο μέχρι το σημείο όπου έχουν έναν κοινό πρόγονο.

Ο Ράιτ έγινε μέλος της Εθνικής Ακαδημίας Επιστημών το 1934. Εργάστηκε για πολλά χρόνια με τον Θεοδόσιο Ντομπζάνσκι πάνω στη γενετική φυσικών πληθυσμών μυγών (Drosophila pseudoobscura) στην περιοχή της Κοιλάδας του Θανάτου. Συνταξιοδοτήθηκε από το Πανεπιστήμιο του Σικάγο το 1955, αλλά συνέχισε άλλα πέντε χρόνια ως καθηγητής στο Πανεπιστήμιο του Ουισκόνσιν-Μάντισον. Μεταξύ 1968 και 1978 δημοσίευσε μια τετράτομη πραγματεία που συνόψιζε το έργο του με θέμα «Η εξέλιξη και η γενετική των πληθυσμών». Έλαβε το βραβείο Μπαλζάν το 1984 και πέθανε το 1988 σε ηλικία 98 ετών.

Περαιτέρω ανάγνωση

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 (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*. Chicago (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. Chicago (1969)

Κεφάλαιο 20

Η διάχυση των γονιδίων (1937)

Το 1937 ο Ρόναλντ Φίσερ και τρεις Ρώσοι μαθηματικοί, οι Κολμογκόροφ, Πετρόβσκι και Πισκούνοφ, μελέτησαν ανεξάρτητα μια μερική διαφορική εξίσωση για τη γεωγραφική εξάπλωση ενός πλεονεκτικού γονιδίου. Έδειξαν ότι η συχνότητα του γονιδίου συμπεριφερόταν σαν κύμα που ταξιδεύει με μια σαφώς καθορισμένη ταχύτητα που εξαρτάται από το πλεονέκτημα του γονιδίου και από έναν συντελεστή διάχυσης. Οι εργασίες τους αποτέλεσαν την αφετηρία για τη θεωρία των εξισώσεων αντίδρασης-διάχυσης.

Το 1937 δημοσιεύθηκαν δύο άρθρα που εισήγαγαν μια νέα προσέγγιση στη μελέτη της χωρικής ετερογένειας στη δυναμική των πληθυσμών. Ο Φίσερ ήταν ο συγγραφέας του πρώτου άρθρου, με τίτλο «Το κύμα της προόδου των πλεονεκτικών γονιδίων», το οποίο εμφανίστηκε στο περιοδικό *Annals of Eugenics*. Μελέτησε τη χωρική διάδοση ενός ευνοϊκού γονιδίου σε έναν πληθυσμό. Ως απλούστευση, θεώρησε έναν μονοδιάστατο χώρο και ονόμασε $u(x,t)$ το ποσοστό του πληθυσμού που βρίσκεται στο σημείο x τη χρονική στιγμή t και διαθέτει το ευνοϊκό γονίδιο. Έτσι $0 \leqslant u(x,t) \leqslant 1$. Για να συμπεριλάβει τη φυσική επιλογή, χρησιμοποίησε την εξίσωση (14.6) με μια συνεχή χρονική μεταβλητή

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

όπου a είναι μια θετική παράμετρος. Για μια δεδομένη τιμή του x, αναγνωρίζουμε τη λογιστική εξίσωση του Φερχούλστ (βλέπε Κεφάλαιο 6) με λύση $u(x,t)$ που τείνει στο 1 καθώς $t \to +\infty$. Επιπλέον, ο Φίσερ υπέθεσε ότι οι απόγονοι ενός ατόμου που βρίσκεται στο σημείο x με το ευνοϊκό γονίδιο δεν παραμένουν στο ίδιο σημείο αλλά διασπείρονται τυχαία στη γειτονιά του x. Σε αναλογία με τη φυσική, υποστήριξε ότι πρέπει να προσθέσουμε έναν όρο διάχυσης στην εξίσωση για το $u(x,t)$, που οδηγεί στη μερική διαφορική εξίσωση

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

Όταν ο συντελεστής επιλογής a είναι μηδέν, η εξίσωση αυτή ανάγεται στην εξίσωση διάχυσης που εισήγαγε ο Φουριέ στη θεωρία του για τη θερμότητα και αργότερα χρησιμοποιήθηκε από τον Φικ για τη διάχυση φυσικών σωματιδίων. Το 1904, ο Ρόναλντ Ρος είχε αρχίσει να εξετάζει την τυχαία διασπορά στη δυναμική των πληθυσμών. Αναρωτιόταν τότε πώς η πυκνότητα των κουνουπιών μειώνεται καθώς αυξάνεται η απόσταση από μια θέση αναπαραγωγής. Το πρόβλημα είχε υποπέσει στην αντίληψη του Καρλ Πίρσον και του Βαρόνου Ρέιλι. Μέχρι το 1937 ο όγκος της επιστημονικής βιβλιογραφίας σχετικά με τις εξισώσεις διάχυσης είχε αυξηθεί σημαντικά, ιδίως μετά το έργο του Αϊνστάιν για την κίνηση Μπράουν.

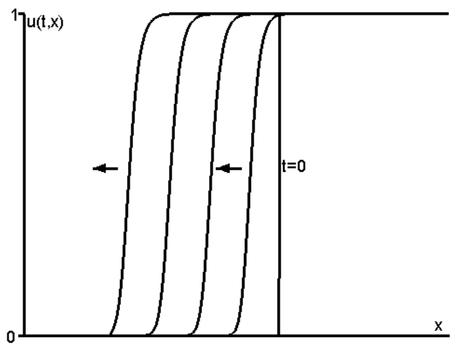
Ο Φίσερ έδειξε ότι υπάρχουν λύσεις της εξίσωσης (20.1) της μορφής $u(x,t) = U(x+vt)$ που ικανοποιούν τις τρεις συνθήκες

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

υπό την προϋπόθεση ότι $v \geqslant v^*$ όπου

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

Αυτές οι λύσεις συνδέουν τη στάσιμη κατάσταση $u = 1$ με το ευνοϊκό γονίδιο με τη στάσιμη κατάσταση $u = 0$ χωρίς τέτοιο γονίδιο. Αντιπροσωπεύουν κύματα που διαδίδονται με ταχύτητα v προς την κατεύθυνση των μειούμενων τιμών του x. Πράγματι, $u(x - vT, t + T) = u(x,t)$: το τμήμα του κύματος που βρισκόταν στη θέση x τη χρονική στιγμή t μετακινείται στη θέση $x - vT$ τη χρονική στιγμή $t + T$.



Σχήμα 20.1: Διάδοση από δεξιά προς τα αριστερά ενός ευνοϊκού γονιδίου με ταχύτητα v^*. Η γονιδιακή συχνότητα $u(t,x)$ σε $t = 0$ είναι μια Κλιμακωτή συνάρτηση.

Πράγματι, θέτοντας $z = x + vt$, ο Φίσερ παρατήρησε ότι αν $u(x,t) = U(z)$, τότε

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

Αν u είναι λύση της εξίσωσης (20.1), τότε

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

Όταν το u είναι κοντά στο 0, δηλαδή όταν το $z \to -\infty$, ο Φίσερ ανέμενε ότι το $U(z) \to 0$ και το $U'(z) \to 0$. Ονομάζοντας k το όριο του $U'(z)/U(z)$ όταν $z \to -\infty$, γνωρίζουμε από τον κανόνα του Λ' Οπιτάλ ότι το $U''(z)/U'(z)$ τείνει επίσης στο k. Επομένως, το

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

τείνει στο k^2. Διαιρώντας την εξίσωση (20.2) με $U(z)$ και αφήνοντας το z να τείνει στο $-\infty$, καταλήγουμε σε μια εξίσωση δεύτερης τάξης

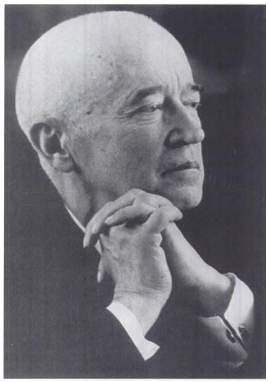
$$Dk^2 - vk + a = 0.$$

Αλλά το k πρέπει να είναι πραγματικός αριθμός. Έτσι, η διακρίνουσα αυτής της εξίσωσης πρέπει να είναι μη αρνητική: $v^2 - 4aD \geqslant 0$, ή $v \geqslant 2\sqrt{aD} = v^*$. Επομένως, $v \geqslant v^*$ είναι αναγκαία συνθήκη για την ύπαρξη ενός κύματος που διαδίδεται με ταχύτητα v. Είναι επίσης επαρκής συνθήκη, όπως εξηγείται παρακάτω.

Ο Φίσερ παρατήρησε ότι μόνο το κύμα που διαδίδεται ακριβώς με την ταχύτητα v^* επιλέγεται για μια μεγάλη κατηγορία αρχικών συνθηκών, π.χ. για την κλιμακωτή συνάρτηση: $u(x,0) = 0$ για $x < 0$, $u(x,0) = 1$ για $x \geqslant 0$. Το σχήμα 20.1 δείχνει πώς αυτή η ασυνεχής αρχική συνθήκη μετατρέπεται προοδευτικά σε ένα ομαλό κύμα που διαδίδεται προς την κατεύθυνση της μείωσης του x με ταχύτητα v^*.

Το ίδιο έτος 1937, και ανεξάρτητα από την εργασία του Φίσερ, οι Αντρέι Νικολάγεβιτς Κολμογκόροφ (Колмогоров), Ιβάν Γκεοργκίεβιτς Πετρόβσκι (Петровский)) και Νικολάι Σεμένοβιτς Πισκούνοφ (Пискунов) μελέτησαν το ίδιο πρόβλημα της διάδοσης ενός κυρίαρχου γονιδίου.

Ο Κολμογκόροφ γεννήθηκε το 1903 στο Τάμποφ της Ρωσίας. Κατά τη διάρκεια των μαθηματικών σπουδών του στο Κρατικό Πανεπιστήμιο της Μόσχας, έκανε κάποια σημαντική εργασία σχετικά με τις τριγωνομετρικές σειρές. Έγινε ερευνητής στο Ινστιτούτο Μαθηματικών και Μηχανικής το 1929 και καθηγητής πανεπιστημίου το 1931. Ασχολήθηκε με τις στοχαστικές διαδικασίες και τη σύνδεσή τους με τις διαφορικές και μερικές διαφορικές εξισώσεις. Το 1933 δημοσίευσε μια πραγματεία που έθεσε τα σύγχρονα θεμέλια της θεωρίας πιθανοτήτων. Τα ερευνητικά του ενδιαφέροντα περιλάμβαναν την τοπολογία, τη θεωρία προσέγγισης, τις Μαρκοβιανές αλυσίδες, την κίνηση Μπράουν, καθώς και εφαρμογές σε βιολογικά προβλήματα. Το 1935 δημοσίευσε ένα άρθρο για τη γενετική, στο οποίο συζητούσε τα αποτελέσματα των Χάρντι, Φίσερ και Ράιτ. Το 1936 δημοσίευσε ένα άρθρο σχετικά με μια γενίκευση του συστήματος Λότκα-Βολτέρρα.

Σχήμα 20.2: Κολμογκόροφ (1903–1987) και Πετρόβσκι (1901–1973)

Ο Πετρόβσκι γεννήθηκε το 1901 στο Σεβσκ. Σπούδασε επίσης μαθηματικά στο Κρατικό Πανεπιστήμιο της Μόσχας, όπου έγινε καθηγητής το 1933. Εργάστηκε κυρίως πάνω στη θεωρία των μερικών διαφορικών εξισώσεων και στην τοπολογία των πραγματικών αλγεβρικών καμπυλών, αλλά έγραφε επίσης μερικά άρθρα για τις συνήθεις διαφορικές εξισώσεις και για τη θεωρία των πιθανοτήτων. Ο Πισκούνοφ, ο οποίος γεννήθηκε το 1908, ήταν ένας άλλος πρώην φοιτητής μαθηματικών στο Κρατικό Πανεπιστήμιο της Μόσχας.

Κατά τη διάρκεια της δεκαετίας του 1930 ο Κολμογκόροφ είχε επαφές με τον Σερεμπρόφσκι, πρωτοπόρο της γενετικής των πληθυσμών στη Μόσχα. Τότε γινόταν όλο και πιο επικίνδυνη η υπεράσπιση της Μεντελιανής γενετικής στην ΕΣΣΔ λόγω της ανόδου του Λισένκο, ενός γεωπόνου που είχε καταφέρει να πείσει τον Στάλιν ότι η Μεντελιανή γενετική ήταν απλώς μια «αστική ψευδοεπιστήμη». Το έβδομο Διεθνές Συνέδριο Γενετικής, που είχε αρχικά προγραμματιστεί για το 1937 στη Μόσχα, ακυρώθηκε. Πολλοί σοβιετικοί γενετιστές εκτελέστηκαν ή στάλθηκαν σε στρατόπεδα εργασίας.

Στο άρθρο τους του 1937 με τίτλο «Μελέτη της εξίσωσης διάχυσης με αύξηση της ποσότητας της ουσίας και εφαρμογή της σε ένα βιολογικό πρόβλημα», το οποίο δημοσιεύθηκε στο «Δελτίο του Κρατικού Πανεπιστημίου της Μόσχας», οι Κολμογκόροφ, Πετρόβσκι και Πισκούνοφ χρησιμοποίησαν ωστόσο ένα μαθηματικό μοντέλο βασισμένο στη Μεντελιανή γενετική. Το μοντέλο τους ήταν μια μερική διαφορική εξίσωση της μορφής

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

όπου $u(x,t)$ είναι και πάλι η συχνότητα του ευνοϊκού γονιδίου στο σημείο x, τη χρονική στιγμή t. Η συνάρτηση $f(u)$ θεωρείται ότι ικανοποιεί διάφορες συνθήκες: $f(0) = f(1) = 0$, $f(u) > 0$ αν $0 < u < 1$, $f'(0) > 0$ και $f'(u) < f'(0)$ αν $0 < u \leqslant 1$. Οι συγγραφείς έδειξαν ένα αποτέλεσμα που είναι ανάλογο με αυτό του Φίσερ αλλά με μια πιο αυστηρή απόδειξη: αν η αρχική συνθήκη είναι τέτοια ώστε $0 \leqslant u(x,0) \leqslant 1$, $u(x,0) = 0$ για όλα τα $x < x_1$ και $u(x,0) = 1$ για όλα τα $x > x_2 \geqslant x_1$, τότε το γονίδιο διαδίδεται με την ταχύτητα $v^* = 2\sqrt{f'(0)\,D}$.

Η αναζήτηση μιας λύσης $u(x,t) = U(z)$ όπου $z = x + vt$ οδηγεί στην προφανή γενίκευση της εξίσωσης (20.2)

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

Αυτή η διαφορική εξίσωση δεύτερης τάξης μπορεί να ξαναγραφεί ως σύστημα διαφορικών εξισώσεων πρώτης τάξης

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

Υπενθυμίζεται ότι η $U(z)$ πρέπει να είναι τέτοια ώστε $U(z) \to 0$ καθώς $z \to -\infty$ και $U(z) \to 1$ καθώς $z \to +\infty$. Κοντά στη μόνιμη κατάσταση $(U = 0, p = 0)$ του συστήματος (20.4), έχουμε $f(U) \approx f'(0)\,U$. Έτσι, το (20.4) μπορεί να προσεγγιστεί από το γραμμικό σύστημα

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

Αναζητώντας εκθετικές λύσεις της μορφής $U(z) = U_0\,e^{kz}$ και $p(z) =$

$p_0 e^{kz}$ προκύπτει η χαρακτηριστική εξίσωση

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

όπως στο άρθρο του Φίσερ. Και πάλι το k πρέπει να είναι πραγματικό (αλλιώς το u θα ταλαντευόταν και θα έπαιρνε αρνητικές τιμές). Συνεπώς $v \geqslant 2\sqrt{f'(0)D} = v^*$. Οι δύο ρίζες για το k είναι τότε πραγματικές και θετικές. Αν $v > v^*$, οι δύο ρίζες είναι διαφορετικές και η στάσιμη κατάσταση $(U = 0, p = 0)$ είναι ένας ασταθής κόμβος. Αν $v = v^*$, οι δύο ρίζες είναι ίδιες και η $(U = 0, p = 0)$ είναι ένας ασταθής εκφυλισμένος κόμβος όπως φαίνεται στο Σχήμα 20.3. Ομοίως, το σύστημα (20.4) κοντά στη στάσιμη κατάσταση $(U = 1, p = 0)$ οδηγεί στο γραμμικό σύστημα

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

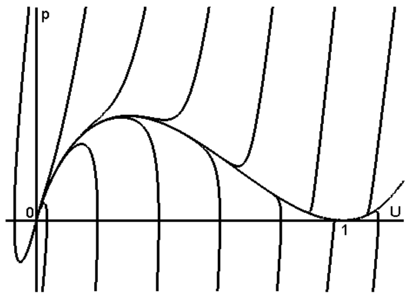
και στη χαρακτηριστική εξίσωση $Dk^2 - vk + f'(1) = 0$. Η διακρίνουσα είναι $v^2 - 4Df'(1) \geqslant 0$ αφού $f'(1) \leqslant 0$. Αν $f'(1) < 0$, υπάρχουν δύο πραγματικές ρίζες με αντίθετο πρόσημο και η $(U = 1, p = 0)$ είναι σαγματικό σημείο. Αν $f'(1) = 0$, η μία ρίζα είναι μηδέν και η άλλη θετική (βλέπε Σχήμα 20.3). Μια λεπτομερής ανάλυση δείχνει στην πραγματικότητα ότι για όλα τα $v \geqslant 2\sqrt{f'(0)D}$ υπάρχει μια μοναδική ολοκληρωτική καμπύλη που ενώνει τις δύο στάσιμες καταστάσεις $(U = 0, p = 0)$ και $(U = 1, p = 0)$, όπως στην ειδική περίπτωση του Σχ. 20.3.

Οι Κολμογκόροφ, Πετρόβσκι και Πισκούνοφ προχώρησαν να αποδείξουν αυστηρά ότι η μερική διαφορική εξίσωση (20.3) έχει μοναδική λύση $u(x,t)$ που ικανοποιεί την αρχική συνθήκη, ότι η λύση αυτή είναι τέτοια ώστε $0 < u(x,t) \leqslant 1$ για όλα τα x και $t > 0$, ότι η $u(x,t)$ παραμένει αύξουσα συνάρτηση του x αν είναι έτσι στο $t = 0$ και τέλος ότι η $u(x,t)$ όντως συγκλίνει προς ένα κυματικό προφίλ που διαδίδεται με την ταχύτητα v^*. Οι αποδείξεις είναι εκτενείς για να συνοψιστούν εδώ.

Σημειώστε ότι η συνάρτηση $f(u) = au(1-u)$ που χρησιμοποίησε ο Φίσερ ικανοποιεί όλες αυτές τις συνθήκες με $f'(0) = a$. Εμπνευσμένοι από την εξίσωση (14.5), οι Κολμογκόροφ, Πετρόβσκι και Πισκούνοφ εξέτασαν τη συνάρτηση $f(u) = au(1-u)^2$, η οποία ικανοποιεί τις ίδιες συνθήκες και δίνει την ίδια ταχύτητα διάδοσης.

Τα άρθρα του Φίσερ και των Κολμογκόροφ, Πετρόβσκι και Πισκού-

Σχήμα 20.3: Διάγραμμα (U,p) που δείχνει μερικές ολοκληρωτικές καμπύλες του συστήματος (20.5) και ειδικότερα τη μοναδική καμπύλη που ενώνει την $(U=1,p=0)$ με την $(U=0,p=0)$, η οποία είναι αυτή που δίνει το σχήμα του κύματος διάδοσης. Εδώ, $f(u)=au(1-u)^2$, $a=1$, $D=1$ και $v=v^*=2$.



νοφ αποτέλεσαν την αφετηρία για την κατασκευή πολλών μαθηματικών μοντέλων με γεωγραφική διάχυση στη γενετική, την οικολογία και την επιδημιολογία. Τα μοντέλα αυτά είναι γνωστά ως «συστήματα αντίδρασης-διάχυσης».

Όσον αφορά τον Κολμογκόροφ, από το 1938 μελέτησε επίσης το πρόβλημα της εξάλειψης των οικογενειακών ονομάτων που εξέτασαν οι Μπιενεμέ, Γκάλτον, Γουάτσον, Φίσερ, Χάλντεϊν, Έρλανγκ και Στέφενσεν: ονόμασε τη στοχαστική διαδικασία που είναι κοινή σε όλες αυτές τις εργασίες «κλαδωτή διαδικασία». Το 1939 έγινε μέλος της Ακαδημίας Επιστημών της ΕΣΣΔ. Αργότερα συνέβαλε σημαντικά στο πρόβλημα της τύρβης στη ρευστομηχανική (1941), στη θεωρία των δυναμικών συστημάτων που συνδέονται με την ουράνια μηχανική (1953) και στη θεωρία της πληροφορίας (από το 1956). Συνέβαλε επίσης στη συγγραφή μιας εγκυκλοπαίδειας και σχολικών εγχειριδίων για γυμνάσια και πανεπιστήμια, βοήθησε στην ίδρυση ενός πειραματικού λυκείου και επιμελήθηκε ένα δημοφιλές επιστημονικό περιοδικό. Έλαβε πολλά διεθνή βραβεία (μεταξύ των οποίων το βραβείο Μπαλζάν το 1962 και το βραβείο Βολφ το 1980) και πέθανε στη Μόσχα το 1987.

Ο Πετρόβσκι έγινε κοσμήτορας της Σχολής Μηχανικής και Μαθηματικών του Κρατικού Πανεπιστημίου της Μόσχας το 1940. Διετέλεσε πρύτανης του πανεπιστημίου από το 1951 έως το θάνατό του το 1973. Ήταν πλήρες μέλος της Ακαδημίας Επιστημών της ΕΣΣΔ από το 1946 και πρόεδρος του Διεθνούς Συνεδρίου Μαθηματικών που πραγματοποιήθηκε στη Μόσχα το 1966. Έγραψε επίσης εγχειρίδια για τις συνήθεις διαφορικές εξισώσεις, τις μερικές διαφορικές εξισώσεις και τις ολοκληρωτικές εξισώσεις. Ο Πισκούνοφ έγινε καθηγητής σε στρατιωτική ακαδημία. Το εγχειρίδιό του για το διαφορικό και ολοκληρωτικό λογισμό χρησιμοποιήθηκε από πολλά πολυτεχνεία. Πέθανε το 1977.

Περαιτέρω ανάγνωση

1. Fisher, R.A.: The wave of advance of advantageous genes. *Ann. Eugen.* 7, 355–369 (1937) digital.library.adelaide.edu.au
2. Kolmogorov, A.N., Petrovskii, I.G., Piskunov, N.S.: Étude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique. *Bull. Univ. État Moscou Math. Mec.* 1, 1–26 (1937) → V.M. Tikhomirov (ed.) *Selected Works of A. N. Kolmogorov*, vol. 1, 242–270. Kluwer (1991).
3. Oleinik, O.A.: I.G. Petrowsky and modern mathematics. In: *I. G. Petrowsky Selected Works*, Part I, 4–30. Gordon and Breach, 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)

Κεφάλαιο 21

Ο πίνακας Λέσλι (1945)

Το 1945 ο Βρετανός οικολόγος Π. Ξ. Λέσλι ανέλυσε ένα πινακικό μοντέλο για έναν πληθυσμό τρωκτικών με ηλικιακή δομή, προσαρμόζοντας έτσι το έργο του Λότκα σε ένα πλαίσιο διακριτού χρόνου. Τόνισε ότι ο ρυθμός αύξησης αντιστοιχεί σε μια ιδιοτιμή και η στάσιμη ηλικιακή δομή σε ένα ιδιοδιάνυσμα. Υπολόγισε επίσης αριθμητικά τον καθαρό ρυθμό αναπαραγωγής $\mathscr{R}_0$ για τον καφέ αρουραίο.

Ο Πάτρικ Χολτ Λέσλι (Leslie) γεννήθηκε το 1900 κοντά στο Εδιμβούργο στη Σκωτία. Σπούδασε στο Christ Church College του Πανεπιστημίου της Οξφόρδης και απέκτησε το 1921 πτυχίο φυσιολογίας. Δεν μπόρεσε όμως να ολοκληρώσει τις ιατρικές του σπουδές λόγω προβλημάτων υγείας. Αφού εργάστηκε για λίγα χρόνια ως βοηθός βακτηριολογίας στο τμήμα παθολογίας, στράφηκε στη στατιστική και εντάχθηκε το 1935 στο Γραφείο Πληθυσμού Ζώων, ένα νέο ερευνητικό κέντρο που ίδρυσε ο Κάρολος Έλτον. Σκοπός του κέντρου αυτού ήταν η μελέτη των διακυμάνσεων των ζωικών πληθυσμών μέσω μελετών πεδίου και εργαστηριακών πειραμάτων. Το μεγαλύτερο μέρος της έρευνας γινόταν σε τρωκτικά: ανάλυση των κύκλων του λαγού και του θηρευτή του, του λύγκα, χρησιμοποιώντας τα αρχεία της Εταιρείας του κόλπου Χάντσον στον Καναδά, παρακολούθηση της εδαφικής επέκτασης του γκρίζου σκίουρου εις βάρος του κόκκινου σκίουρου στην Αγγλία, συλλογή δεδομένων για τους κάστορες στην περιοχή της Οξφόρδης κ.ο.κ. Ο Λέσλι εφάρμοσε στα δεδομένα για τα τρωκτικά τις μεθόδους που ανέπτυξε ο Λότκα για την ανθρώπινη δημογραφία. Κατά τη διάρκεια του Β΄ Παγκοσμίου Πολέμου, η έρευνα του κέντρου επικεντρώθηκε σε μεθόδους ελέγχου των αρουραίων και των ποντικών στα σιλό.

Το 1945 ο Λέσλι δημοσίευσε το πιο διάσημο άρθρο του στο *Biometrika*, ένα περιοδικό που είχε ιδρυθεί από τους Γκάλτον, Πίρσον και Ουέλντον το 1901. Το άρθρο είχε τίτλο «Περί της χρήσης των πινάκων σε ορισμένα μαθηματικά των πληθυσμών». Ο Λέσλι εξέτασε ένα μοντέλο για την αύξηση του αριθμού των θηλυκών σε έναν ζωικό πληθυσμό, π.χ. έναν πληθυσμό αρουραίων (αλλά θα μπορούσε να είναι και άνθρωποι). Ο πληθυσμός χωρίζεται σε $K+1$ ηλικιακές ομάδες: $P_{k,n}$ είναι ο αριθμός των

Σχήμα 21.1:
Π. Ξ. Λέσλι (1900–1972)

θηλυκών ηλικίας k τη χρονική στιγμή n ($k=0,\ 1,\ \ldots,\ K,\ n=0,1,2\ldots$). Ονομάζουμε f_k τη γονιμότητα στην ηλικία k ή ακριβέστερα τον αριθμό των θυγατέρων που γεννιούνται ανά θηλυκό μεταξύ της χρονικής στιγμής n και της χρονικής στιγμής $n+1$. Τότε K είναι η μέγιστη ηλικία με μη μηδενική γονιμότητα ($f_K>0$). Ονομάστε s_k την πιθανότητα για ένα ζώο ηλικίας k να επιβιώσει τουλάχιστον μέχρι την ηλικία $k+1$. Τότε η ηλικιακή δομή του πληθυσμού δίνεται από το ακόλουθο σύνολο εξισώσεων:

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

Όλοι οι αριθμοί f_k είναι μη αρνητικοί, ενώ οι s_k ικανοποιούν την απαίτηση $0<s_k<1$. Στα τέλη του δέκατου ένατου και στις αρχές του εικοστού αιώνα, οι μαθηματικοί είχαν συνηθίσει να γράφουν τέτοια συστήματα εξισώσεων στη συνοπτική μορφή[1]

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

όπου P_n είναι το διάνυσμα-στήλη $(P_{0,n},\ldots,P_{K,n})$ και M είναι ο τετραγωνικός πίνακας (δηλαδή ο πίνακας αριθμών με $K+1$ γραμμές και $K+1$

[1] Με την έννοια ότι $P_{k,n+1}=M_{k,0}\,P_{0,n}+M_{k,1}\,P_{1,n}+\cdots+M_{k,K}\,P_{K,n}$ για όλα τα k.

στήλες)

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

Για να κατανοήσει τη συμπεριφορά του συστήματος (21.1) ως συνάρτηση του χρόνου, ο Λέσλι αναζήτησε μια γεωμετρικά αύξουσα ή φθίνουσα λύση $P_n = r^n V$. Ο αριθμός r και το διάνυσμα V πρέπει να ικανοποιούν

$$MV = rV\,. \tag{21.2}$$

Στην περίπτωση αυτή, το r ονομάζεται ιδιοτιμή και το V ιδιοδιάνυσμα του πίνακα M. Με άλλα λόγια, το πρόβλημα είναι να βρεθεί η κατανομή ηλικίας V η οποία σε κάθε χρονικό βήμα πολλαπλασιάζεται με μια σταθερά r. Ακολουθώντας την ορολογία του Λότκα, τέτοιες κατανομές ονομάζονται «στάσιμες». Επιστρέφοντας σε πιο συνηθισμένους συμβολισμούς, η εξίσωση (21.2) μπορεί να ξαναγραφεί ως εξής

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

Από τις τελευταίες K εξισώσεις προκύπτει ότι

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

Αντικαθιστώντας αυτές τις σχέσεις στην πρώτη εξίσωση, απλοποιώντας με V_0 και πολλαπλασιάζοντας με r^K, ο Λέσλι συνήγαγε τη χαρακτηριστική εξίσωση

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

Αυτή είναι μια πολυωνυμική εξίσωση για το r, βαθμού $K+1$. Έτσι υπάρχουν $K+1$ πραγματικές ή μιγαδικές ρίζες $r_1, \ldots, r_{K+1}$. Επιπλέον, ο Λέσλι παρατήρησε (χρησιμοποιώντας τον κανόνα των προσήμων του Ντεκάρτ για τα πολυώνυμα) ότι υπάρχει μόνο μία πραγματική θετική ρίζα. Ας την ονομάσουμε r_1.

Ο Λέσλι υπέδειξε επίσης ότι, υπό τις περισσότερες βιολογικά ρεαλιστικές συνθήκες (οι οποίες μπορούν να γίνουν ακριβείς χρησιμοποιώντας τη θεωρία των Περόν και Φρομπένιους για μη αρνητικούς πίνακες), η ιδιοτιμή r_1 είναι αυστηρά μεγαλύτερη από την απόλυτη τιμή όλων των άλλων πραγματικών ή μιγαδικών ιδιοτιμών (ας τις ονομάσουμε r_2, ..., r_{K+1}). Εκτός αυτού, όλες οι ρίζες της (21.3) είναι συνήθως διαφορετικές. Για κάθε ιδιοτιμή r_i, μπορεί κανείς να βρει ένα αντίστοιχο ιδιοδιάνυσμα. Έστω Q ο τετραγωνικός πίνακας μεγέθους $K+1$ του οποίου οι $K+1$ στήλες περιέχουν τα ιδιοδιανύσματα που σχετίζονται αντίστοιχα με τις $r_1,\dots,r_{K+1}$, τότε $MQ=QD$, όπου D είναι ο διαγώνιος πίνακας $[r_1,\dots,r_{K+1}]$. Επομένως $M=QDQ^{-1}$ και

$$P_n = M^n P_0 = Q D^n Q^{-1} P_0 \,.$$

Σημειώστε ότι D^n είναι ο διαγώνιος πίνακας $[(r_1)^n,\dots,(r_{K+1})^n]$ και ότι

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

όταν $n \to +\infty$ επειδή $r_1 > |r_i|$ για $i \neq 1$. Επομένως, $P_n/(r_1)^n$ συγκλίνει στο $Q\mathscr{D}Q^{-1}P_0$.

Κάθε συνιστώσα του διανύσματος ηλικιακής δομής P_n αυξάνεται ή μειώνεται όπως η $(r_1)^n$. Εάν $r_1>1$, τότε ο πληθυσμός αυξάνεται εκθετικά. Εάν $r_1<1$, τότε μειώνεται εκθετικά. Από την εξίσωση (21.3), μπορεί κανείς εύκολα να δείξει ότι η συνθήκη $r_1>1$ είναι αληθής εάν και μόνο εάν η παράμετρος $\mathscr{R}_0$, που ορίζεται από τη σχέση

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

είναι αυστηρά μεγαλύτερη από 1. Σημειώστε ότι $s_0 s_1 \cdots s_{k-1}$ είναι η πιθανότητα επιβίωσης τουλάχιστον μέχρι την ηλικία k. Έτσι, η παράμετρος $\mathscr{R}_0$ είναι ο μέσος αριθμός των θυγατέρων που γεννιούνται από ένα θηλυκό καθ᾽ όλη τη διάρκεια της ζωής του και είναι ανάλογη με τους τύπους (10.2), (12.2) και (16.9). Το παρόν μοντέλο είναι ένα είδος αναλόγου διακριτού χρόνου της εργασίας του Λότκα (βλ. κεφάλαιο 10) και μια γενίκευση που περιλαμβάνει τις εξαρτώμενες από την ηλικία γονιμότητες της εργασίας του Όιλερ (βλ. κεφάλαιο 3).

Ο Λέσλι παρουσίασε τη μέθοδό του χρησιμοποιώντας δεδομένα που δημοσίευσε ένας Αμερικανός συνάδελφός του σχετικά με τους συντελεστές γονιμότητας και επιβίωσης f_k και s_k για τον καφέ αρουραίο. Μετά από μερικές στατιστικές πράξεις για να συμπληρώσει τα δεδομένα με εύλογο τρόπο, συνήγαγε ότι $\mathscr{R}_0 \approx 26$.

Η διατύπωση των προβλημάτων της δυναμικής των πληθυσμών με τη μορφή πινάκων από τον Λέσλι χρησιμοποιείται σήμερα από πολλούς βιολόγους. Οι υπολογισμοί απλοποιούνται σημαντικά από τους σύγχρονους υπολογιστές και το επιστημονικό λογισμικό που μπορεί να υπολογίζει τις ιδιοτιμές και τα ιδιοδιανύσματα οποιουδήποτε πίνακα. Μπορεί κανείς εύκολα να υπολογίσει τόσο την παράμετρο $\mathscr{R}_0$ όσο και τον ρυθμό ανάπτυξης r_1.

Μετά τον Δεύτερο Παγκόσμιο Πόλεμο, ο Λέσλι χρησιμοποίησε τη μέθοδό του για τον υπολογισμό του ρυθμού ανάπτυξης άλλων ζωικών ειδών: πουλιών, σκαθαριών κ.λπ. Εργάστηκε, επίσης, πάνω σε στοχαστικά μοντέλα, σε μοντέλα ανταγωνισμού μεταξύ ειδών και στην ανάλυση δεδομένων ανάκτησης-επανάκτησης. Συνταξιοδοτήθηκε το 1967. Την ίδια χρονιά, αφού συνταξιοδοτήθηκε και ο Κάρολος Έλτον, το Γραφείο Πληθυσμού Ζώων έπαψε να υφίσταται ως ανεξάρτητο ερευνητικό κέντρο και έγινε μέρος του Τμήματος Ζωολογίας του Πανεπιστημίου της Οξφόρδης. Ο Λέσλι πέθανε το 1972.

Περαιτέρω ανάγνωση

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)

Κεφάλαιο 22

Η διήθηση και οι επιδημίες (1957)

Το 1957 οι Χάμερσλεϊ και Μπρόντμπεντ εξέτασαν τη διάδοση ενός «ρευστού» σε ένα άπειρο κανονικό τετράγωνο δίκτυο, όπου δύο γειτονικοί κόμβοι συνδέονται με δεδομένη πιθανότητα. Μεταξύ των πιθανών παραδειγμάτων, ανέφεραν τη διάδοση μιας επιδημίας σε έναν οπωρώνα. Έδειξαν ότι υπάρχει κρίσιμη πιθανότητα κάτω από την οποία δεν μπορεί να εμφανιστεί μεγάλη επιδημία και πάνω από την οποία εμφανίζονται μεγάλες επιδημίες με θετική πιθανότητα. Το άρθρο τους αποτέλεσε την αφετηρία της θεωρίας της διήθησης.

Ο Τζον Μάικλ Χάμερσλεϊ (Hammersley) γεννήθηκε το 1920 στη Σκωτία, όπου ο πατέρας του εργαζόταν για μια αμερικανική εταιρεία που εξήγαγε χάλυβα. Ξεκίνησε τις σπουδές του στο Emmanuel College του Πανεπιστημίου του Κέιμπριτζ, αλλά αναγκάστηκε να καταταγεί στο στρατό το 1940. Εργάστηκε στη βελτίωση των υπολογισμών για το πυροβολικό. Αφού ολοκλήρωσε τις σπουδές του το 1948, έγινε βοηθός στο Πανεπιστήμιο της Οξφόρδης στην ομάδα που εργαζόταν για τον σχεδιασμό και την ανάλυση πειραμάτων. Το 1955 εντάχθηκε στο Atomic Energy Research Establishment στο Χάργουελ κοντά στην Οξφόρδη.

Σχήμα 22.1:
Χάμερσλεϊ (1920–2004)

Ο Σάιμον Ραλφ Μπρόντμπεντ (Broadbent) γεννήθηκε το 1928. Σπούδασε μηχανική στο Κέιμπριτζ, μαθηματικά στο Magdalen College της Οξφόρδης (όπου επίσης έγραψε ποίηση) και ξεκίνησε διδακτορικό στη στατιστική στο Imperial College του Λονδίνου με θέμα «Ορισμένοι έλεγχοι για την απόκλιση από την ομοιόμορφη διασπορά». Κατά τη διάρκεια της διδακτορικής του διατριβής έλαβε κάποια υποστήριξη από τη Βρετανική Ένωση Έρευνας για την Αξιοποίηση του Άνθρακα για να διερευνήσει στατιστικά προβλήματα που θα μπορούσαν να σχετίζονται με την παραγωγή άνθρακα.

Το 1954 πραγματοποιήθηκε στη Βασιλική Στατιστική Εταιρεία του Λονδίνου ένα συμπόσιο για τις μεθόδους Μόντε Κάρλο που χρηματοδοτήθηκε από το Atomic Energy Research Establishment. Οι μέθοδοι αυτές, που ξεκίνησαν κατά τη δεκαετία του 1940 από τους Τζον φον Νόιμαν, Στανίσουαφ Ούλαμ και Νίκολας Μετρόπολις στο Εργαστήριο Λος Άλαμος, χρησιμοποιούν στοχαστικές προσομοιώσεις σε υπολογιστές για την εκτίμηση άγνωστων μαθηματικών ποσοτήτων. Ο Χάμερσλεϊ παρουσίασε στο συμπόσιο του Λονδίνου μια εργασία που είχε ετοιμάσει σε συνεργασία με τον Μόρτον, έναν συνάδελφό του από το Χάργουελ. Η εργασία δημοσιεύθηκε επίσης στο *Journal of the Royal Statistical Society*. Κατά τη διάρκεια της συζήτησης που ακολούθησε την παρουσίαση στο συμπόσιο, ο Μπρόντμπεντ ανέφερε ένα ενδιαφέρον πρόβλημα που θα μπορούσε να μελετηθεί με τη χρήση κάποιας μεθόδου Μόντε Κάρλο: δεδομένου ενός κανονικού δικτύου πόρων σε δύο ή τρεις διαστάσεις, έτσι ώστε δύο γειτονικοί πόροι να συνδέονται με πιθανότητα p, ποιο ποσοστό του δικτύου θα γέμιζε από ένα αέριο αν αυτό εισαγόταν μέσω ενός από αυτούς τους πόρους; Ο Μπρόντμπεντ σκεφτόταν στην πραγματικότητα τον σχεδιασμό των μασκών αερίων για τους ανθρακωρύχους και ειδικότερα το μέγεθος των πόρων που ήταν απαραίτητο για τη λειτουργία τους.

Ο Χάμερσλεϊ άρχισε στη συνέχεια να συνεργάζεται με τον Μπρόντμπεντ πάνω σε αυτό το πρόβλημα της μάσκας αερίου. Συνειδητοποίησαν ότι επρόκειτο απλώς για το πρωταρχικό μιας οικογένειας προβλημάτων που δεν είχαν ακόμη μελετηθεί: τη ντετερμινιστική διάδοση ενός «ρευστού» (η έννοια εξαρτάται από το πλαίσιο) σε ένα τυχαίο μέσο. Ο Χάμερσλεϊ το ονόμασε «διήθηση», κατ΄ αναλογία με αυτό που συμβαίνει σε μια καφετιέρα. Επίσης, στο Atomic Energy Research Establishment, ο Χάμερσλεϊ είχε πρόσβαση σε μερικούς από τους ισχυρότερους υπολογιστές της εποχής του για να δοκιμάσει τις μεθόδους Μόντε Κάρλο σε προβλήματα διήθησης.

Το 1957 οι Μπρόντμπεντ και Χάμερσλεϊ δημοσίευσαν τελικά το πρώτο άρθρο για τη μαθηματική θεωρία της διήθησης. Μεταξύ των παραδειγμάτων που εξέτασαν ήταν ένα μοντέλο πληθυσμιακής δυναμικής, δηλαδή η διάδοση μιας επιδημίας σε έναν οπωρώνα. Τα δέντρα ενός πολύ μεγάλου οπωρώνα υποτίθεται ότι τοποθετούνται στους κόμβους ενός τετραγωνικού δικτύου. Κάθε ένα από τα τέσσερα πλησιέστερα δέντρα ενός συγκεκριμένου μολυσμένου δέντρου έχει πιθανότητα p να μολυνθεί επίσης. Το ερώτημα είναι αν θα μολυνθεί μεγάλος αριθμός δέντρων ή αν η επιδημία θα παραμείνει εντοπισμένη. Αυτό εξαρτάται φυσικά από την πιθανότητα p, η οποία με τη σειρά της συνδέεται με την απόσταση που χωρίζει τα δέντρα, δηλαδή το πλάτος του πλέγματος του δικτύου.

Οι Μπρόντμπεντ και Χάμερσλεϊ εξέτασαν την οριακή περίπτωση όπου ο οπωρώνας είναι άπειρος και καλύπτει ολόκληρο το επίπεδο, με ένα μόνο μολυσμένο δέντρο στην αρχή. Έστω $f(p)$ η πιθανότητα να μολυνθεί άπειρος αριθμός δέντρων από αυτή την πηγή. Αναμένεται ότι το $f(p)$ είναι μια αύξουσα συνάρτηση του p με $f(0) = 0$ και $f(1) = 1$. Το κύριο αποτέλεσμά τους ήταν ότι υπάρχει μια κρίσιμη πιθανότητα p^*, $0 < p^* < 1$, τέτοια ώστε:

- αν $p < p^*$, τότε $f(p) = 0$, οπότε μόνο ένας πεπερασμένος αριθμός δέντρων μολύνεται,
- αν $p > p^*$, τότε $f(p) > 0$ και ένας άπειρος αριθμός δέντρων μπορεί να μολυνθεί.

Η απόδειξη περιλαμβάνει μια σύγκριση με τον αριθμό των διαφορετικών περιπάτων του επιπέδου που αποφεύγουν τον εαυτό τους και ξεκινούν από την πηγή της μόλυνσης. Αυτοί οι περίπατοι περνούν από έναν ορισμένο αριθμό γειτονικών δέντρων (υπενθυμίζουμε ότι κάθε δέντρο έχει τέσσερις γείτονες) χωρίς να επισκέπτονται κανένα δέντρο πάνω από μία φορά. Ένας περίπατος n-βημάτων που αποφεύγει τον εαυτό του είναι ένα μονοπάτι μόλυνσης με πιθανότητα p^n αφού η μόλυνση μπορεί να μεταδοθεί από κάθε δέντρο που επισκέπτεται στο επόμενο με πιθανότητα p. Έστω τώρα $q(j,n)$ η πιθανότητα ότι, μεταξύ όλων των περιπάτων n-βημάτων που αποφεύγουν τον εαυτό τους, υπάρχουν ακριβώς j τέτοιοι περίπατοι που είναι μονοπάτια μόλυνσης. Αν υπάρχει άπειρος αριθμός μολυσμένων δέντρων, τότε για κάθε ακέραιο αριθμό n υπάρχει τουλάχιστον ένας περίπατος n-βημάτων που αποφεύγει τον εαυτό του που είναι μονοπάτι μόλυνσης. Έτσι

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

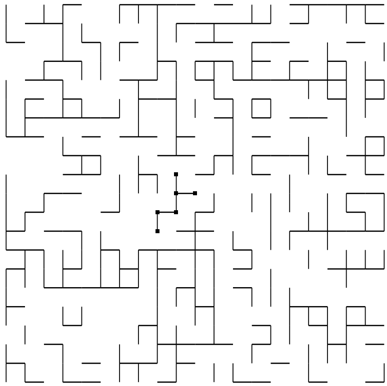
για όλα τα n. Όμως $\sum_{j=1}^{+\infty} j\, q(j,n)$ είναι ο αναμενόμενος αριθμός των περιπάτων n-βημάτων που αποφεύγουν τον εαυτό τους και είναι μονοπάτια μόλυνσης. Ο αριθμός αυτός είναι ίσος με $p^n s(n)$, όπου $s(n)$ είναι ο συνολικός αριθμός των περιπάτων n-βημάτων που αποφεύγουν τον εαυτό τους. Ο Χάμερσλεϊ μπόρεσε να δείξει σε μια σχετική εργασία ότι το $s(n)$ αυξάνεται όπως το $e^{\kappa n}$ καθώς $n \to +\infty$, όπου το κ ονομάζεται σταθερά σύνδεσης. Αν $p < e^{-\kappa}$, τότε η ποσότητα $p^n s(n)$ τείνει στο 0 καθώς $n \to +\infty$ και $f(p) = 0$. Επομένως, $p^* \geqslant e^{-\kappa} > 0$.

Στην πράξη είναι επομένως προτιμότερο τα δέντρα να μην είναι πολύ κοντά ώστε να διατηρείται το p κάτω από το p^* σε περίπτωση επιδημίας. Όσο πιο κοντά όμως είναι τα δέντρα, τόσο υψηλότερη είναι η παραγωγή ανά εκτάριο. Πρέπει να βρεθεί ένας συμβιβασμός.

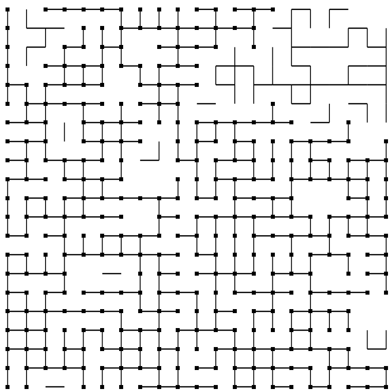
Όπως παρατήρησαν οι Μπρόντμπεντ και Χάμερσλεϊ, υπάρχει κάποια ομοιότητα μεταξύ της ύπαρξης μιας κρίσιμης πιθανότητας στις διαδικασίες διήθησης και της ύπαρξης ενός κατωφλίου στις κλαδωτές διαδικασίες (βλ. κεφάλαιο 7).

Μπορεί κανείς να προσπαθήσει να εκτιμήσει αριθμητικά την κρίσιμη πιθανότητα p^*. Για το σκοπό αυτό, καθορίστε μια τιμή για το p και προσεγγίστε το άπειρο δίκτυο με ένα πεπερασμένο τετραγωνικό δίκτυο μεγέθους $N \times N$ με N αρκετά μεγάλο. Υποθέστε για παράδειγμα ότι το δέντρο στο κέντρο του δικτύου είναι μολυσμένο. Με έναν υπολογιστή, μπορεί κανείς να επιλέξει τυχαία ποια δέντρα μπορούν να μολύνουν άλλα δέντρα. Το σχήμα 22.2 και το σχήμα 22.3 δείχνουν τις τυχαία επιλεγμένες διαδρομές μόλυνσης χρησιμοποιώντας ακμές όπως σε ένα γράφημα. Στο σχήμα 22.2, το p είναι μικρότερο από το p^*. Στο σχήμα 22.3, το p είναι μεγαλύτερο από το p^*. Μπορεί κανείς εύκολα να προσδιορίσει ποια δέντρα μπορούν να μολυνθούν, δηλαδή εκείνα που μπορούν να προσεγγιστούν από ένα μονοπάτι ακμών που ξεκινάει από το μολυσμένο δέντρο στο κέντρο. Σημειώνονται με μικρά μαύρα τετράγωνα στα σχήματα.

Στη συνέχεια μπορεί κανείς να ελέγξει αν η επιδημία έχει φτάσει τουλάχιστον στα σύνορα του δικτύου $N \times N$. Αν αυτό ισχύει και αν το N είναι αρκετά μεγάλο, μπορεί κανείς να θεωρήσει ότι ο αριθμός των μολυσμένων δέντρων είναι «σχεδόν άπειρος». Επαναλαμβάνοντας αυτό το είδος προσομοίωσης πολλές φορές, μπορεί κανείς να βρει μια προσεγγιστική τιμή της πιθανότητας $f(p)$ ο αριθμός των μολυσμένων δέντρων να είναι άπειρος (αυτή είναι η μέθοδος Μόντε Κάρλο). Τέλος, αφήνοντας το p να κυμαίνεται μεταξύ 0 και 1, μπορεί κανείς να βρει μια προσέγγιση του κατωφλίου p^*, το οποίο είναι η μικρότερη τιμή τέτοια ώστε $f(p) > 0$ αν $p > p^*$.

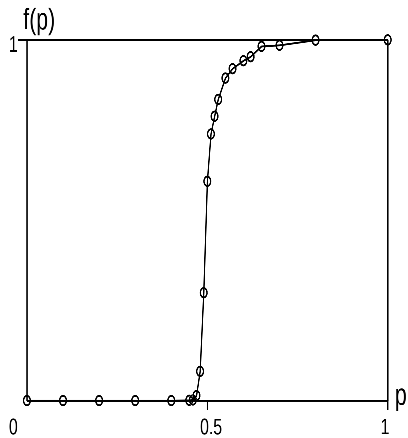


Σχήμα 22.2: Διήθηση με $p = 0{,}4$.



Σχήμα 22.3: Διήθηση με $p = 0{,}55$.

Το άρθρο των Μπρόντμπεντ και Χάμερσλεϊ περιείχε μόνο την απόδειξη της ύπαρξης του κατωφλίου p^*. Τα επόμενα χρόνια ο Χάμερσλεϊ συνέχισε να αναπτύσσει τη μαθηματική θεωρία της διήθησης, ενώ ο Μπρόντμπεντ στράφηκε σε άλλα θέματα. Με την ανάπτυξη των υπολογιστών στη δεκαετία του 1970, έγινε ευκολότερη η εκτέλεση των προσομοιώσεων που περιγράφονται παραπάνω (σχήμα 22.4). Τότε εικάστηκε ότι $p^* = 1/2$. Το αποτέλεσμα αυτό αποδείχθηκε τελικά το 1980 από τον Χάρι Κέστεν από το Πανεπιστήμιο Κορνέλ.



Σχήμα 22.4: Πιθανότητα $f(p)$ να μολυνθούν απείρως πολλά δέντρα ως συνάρτηση του p. Η καμπύλη προκύπτει από την εκτέλεση 1.000 προσομοιώσεων σε ένα δίκτυο 200×200.

Μεταξύ 1959 και 1969 ο Χάμερσλεϊ εργάστηκε στο Ινστιτούτο Οικονομικών και Στατιστικής του Πανεπιστημίου της Οξφόρδης. Έγινε μέλος του Trinity College. Το 1964 δημοσίευσε σε συνεργασία με τον Ντέιβιντ Χάντσκομπ ένα βιβλίο με τίτλο «Μέθοδοι Μόντε Κάρλο». Το 1976 εξελέγη μέλος της Βασιλικής Εταιρείας. Συνταξιοδοτήθηκε το 1987, αλλά συνέχισε να επισκέπτεται το Κέντρο Βιομηχανικών και Εφαρμοσμένων Μαθηματικών της Οξφόρδης. Πέθανε το 2004.

Ο Μπρόντμπεντ πήρε το διδακτορικό του από το Imperial College το 1957. Βρήκε δουλειά σε μια βιομηχανική εταιρεία, την United Glass Bottle Manufacturers. Μετά από δέκα χρόνια στη βιομηχανία άρχισε να εργάζεται σε ένα πρακτορείο ειδήσεων, το London Press Exchange, το οποίο έκανε επιστημονικές μελέτες για το αναγνωστικό κοινό. Το πρακτορείο αγοράστηκε το 1969 από την Leo Burnett, μια αμερικανική διαφημιστική εταιρεία. Ο Μπρόντμπεντ ασχολήθηκε με τον τρόπο μέτρησης της αποτελεσματικότητας της διαφήμισης και δημοσίευσε πολλά βιβλία σχετικά με το θέμα αυτό: «Δαπανώντας διαφημιστικά κονδύλια» (1975), «Προϋπολογισμός διαφήμισης» (1989), «Υπεύθυνη διαφήμιση» (1997) και «Πότε να διαφημιστείτε» (1999). Το 1980 βοήθησε στην ίδρυση των βραβείων διαφημιστικής αποτελεσματικότητας. Πέρασε αρκετά χρόνια στα κεντρικά γραφεία της Leo Burnett στο Σικάγο ως διευθυντής οικονομικών της μάρκας. Διηύθυνε επίσης τη δική του συμβουλευτική εταιρεία, BrandCon Limited. Πέθανε το 2002.

Περαιτέρω ανάγνωση

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)

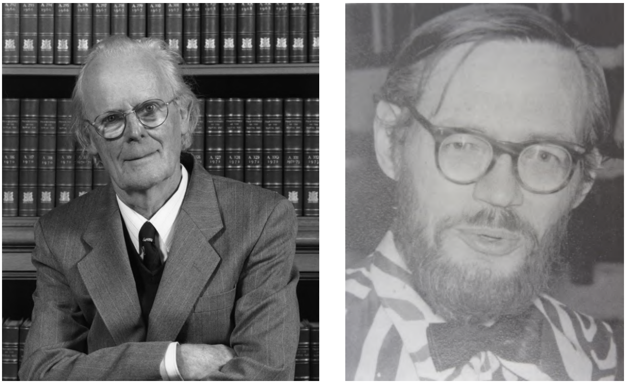
Κεφάλαιο 23

Η θεωρία παιγνίων και η εξέλιξη (1973)

Το 1973 ο Μέιναρντ Σμιθ δημοσίευσε ένα άρθρο που ανέλυε γιατί τα ζώα απέφευγαν να χρησιμοποιούν τα πιο επικίνδυνα όπλα τους σε ενδοειδική σύγκρουση. Το μοντέλο τους χρησιμοποίησε τη θεωρία παιγνίων και ήταν ένα από εκείνα που δρομολόγησαν την εφαρμογή αυτής της μαθηματικής θεωρίας σε εξελικτικά προβλήματα.

Ο Τζον Μέιναρντ Σμιθ (Maynard Smith) γεννήθηκε στο Λονδίνο το 1920. Ο πατέρας του, ο οποίος ήταν χειρουργός, πέθανε όταν ήταν οκτώ ετών. Ο Μέιναρντ Σμιθ σπούδασε στο Κολλέγιο Ήτον και στράφηκε σε σπουδές μηχανικού στο Trinity College του Πανεπιστημίου του Κέιμπριτζ. Στη συνέχεια έγινε μέλος του Κομμουνιστικού Κόμματος της Μεγάλης Βρετανίας. Το 1939, όταν ξέσπασε ο πόλεμος, προσπάθησε να καταταγεί εθελοντικά στο στρατό, αλλά απορρίφθηκε λόγω της κακής του όρασης. Ολοκλήρωσε τις σπουδές του ως μηχανικός και εργάστηκε για μερικά χρόνια στον σχεδιασμό στρατιωτικών αεροσκαφών. Τελικά αποφάσισε να στραφεί στη βιολογία, σπουδάζοντας γενετική στο University College του Λονδίνου με επιβλέποντα καθηγητή τον Χάλντεϊν. Έγινε λέκτορας ζωολογίας το 1952. Αποχώρησε από το Κομμουνιστικό Κόμμα μετά τα γεγονότα του 1956 στην Ουγγαρία. Το πρώτο του βιβλίο, με τίτλο «Η θεωρία της εξέλιξης», εκδόθηκε το 1958. Το 1965 έγινε καθηγητής βιολογίας στο νεοσύστατο Πανεπιστήμιο του Σάσεξ. Στη συνέχεια δημοσίευσε άλλα δύο βιβλία: «Μαθηματικές ιδέες στη βιολογία» (1968) και «Περί εξέλιξης» (1972).

Ο Τζορτζ Πράις (Price) γεννήθηκε το 1922 στις ΗΠΑ. Σπούδασε χημεία στο Πανεπιστήμιο του Σικάγο και πήρε το διδακτορικό του το 1946, αφού εργάστηκε στο Σχέδιο Μανχάταν, στην κατασκευή της ατομικής βόμβας. Το 1950 έγινε αναπληρωτής ερευνητής στην ιατρική στο Πανεπιστήμιο της Μινεσότα. Αργότερα εργάστηκε ως ανεξάρτητος δημοσιογράφος για διάφορα περιοδικά πριν επιστρέψει στην έρευνα στην IBM. Το 1967, αφού υποβλήθηκε σε θεραπεία για καρκίνο του θυρεοειδούς, εγκαταστάθηκε στην Αγγλία και στράφηκε στη μελέτη ενός εντελώς διαφορετικού αντικειμένου: της εξελικτικής βιολογίας. Από το 1968 εργάστηκε στο Λονδίνο στο Εργαστήριο Γκάλτον του University College.



Σχήμα 23.1: Μέιναρντ Σμιθ (1920–2004) και Πράις (1922–1975)

Η πρώτη του εργασία σε αυτόν τον νέο τομέα, «Επιλογή και συνδιακύμανση», δημοσιεύτηκε με τη βοήθεια του Ουίλλιαμ Χάμιλτον σε ένα τεύχος του 1970 του περιοδικού *Nature* και περιείχε αυτό που σήμερα ονομάζεται εξίσωση του Πράις.

Ο Πράις υπέβαλε επίσης άλλη μια εργασία στο *Nature*, αυτή τη φορά για τις συγκρούσεις μεταξύ ζώων. Αλλά δεν είχε τη σωστή μορφή για το συγκεκριμένο περιοδικό. Έτσι, ο Μέιναρντ Σμιθ, ο οποίος ήταν ο κριτής, του υπέδειξε να ετοιμάσει μια συντομότερη έκδοση. Ο Πράις άρχισε να εργάζεται πάνω σε κάτι άλλο, ενώ ο Μέιναρντ Σμιθ άρχισε να αναπτύσσει μόνος του την ιδέα του Πράις. Τελικά ο Μέιναρντ Σμιθ και ο Πράις δημοσίευσαν ένα κοινό άρθρο με τίτλο «Η λογική της σύγκρουσης των ζώων», το οποίο το *Nature* δημοσίευσε το 1973. Το άρθρο αποτέλεσε μια ενδιαφέρουσα συμβολή στη χρήση της θεωρίας παιγνίων στην εξελικτική βιολογία. Πριν από αυτό, η θεωρία παιγνίων είχε αναπτυχθεί κυρίως για τα οικονομικά και την πολιτική, ιδίως μετά το βιβλίο των Τζον φον Νόιμαν και Όσκαρ Μόργκενστερν του 1944 με τίτλο «Η θεωρία των παιγνίων και της οικονομικής συμπεριφοράς». Η αφετηρία των Μέιναρντ Σμιθ και Πράις ήταν το εξής ερώτημα: πώς γίνεται σε συγκρούσεις μεταξύ ζώων του ίδιου είδους, τα «όπλα» που έχουν στη διάθεσή τους (κέρατα, νύχια, δηλητήριο κ.λπ.) σπάνια να χρησιμοποιούνται για να σκοτώσουν; Ακολουθώντας τις ιδέες του Δαρβίνου σχετικά με τον αγώνα για τη ζωή, τα πιο επιθετικά ζώα θα έπρεπε να κερδίζουν περισσότερες μάχες και να έχουν μεγαλύτερο αριθμό απογόνων, οδηγώντας σε κλιμάκωση της χρήσης των «όπλων». Σημειώστε ότι αυτή ήταν η εποχή του Ψυχρού Πολέμου, οπότε το θέμα είχε και μια πολιτική χροιά.

Οι Μέιναρντ Σμιθ και Πράις φαντάστηκαν μια ακολουθία παιγνίων στα οποία δύο ζώα μπορούν να μπουν σε ανταγωνισμό για έναν πόρο, για παράδειγμα μια περιοχή σε ένα ευνοϊκό βιότοπο. Στην απλουστευμένη παρουσίαση που ο Μέιναρντ Σμιθ θα χρησιμοποιούσε στο βιβλίο του «Η εξέλιξη και η θεωρία των παιγνίων» του 1982, κάθε ζώο υιοθετεί είτε τη «στρατηγική του γερακιού» είτε τη «στρατηγική του περιστεριού». Σε ό,τι ακολουθεί μιλάμε απλά για γεράκια και περιστέρια, αλλά εννοούμε στρατηγικές που υιοθετούνται από ζώα του ίδιου είδους. Έστω $V > 0$ η αξία του πόρου, που σημαίνει ότι αν $\mathscr{R}_0$ είναι ο κανονικός μέσος αριθμός απογόνων ενός ζώου, ο νικητής του ανταγωνισμού έχει κατά μέσο όρο $\mathscr{R}_0 + V$ απογόνους.

Αν ένα γεράκι συναντήσει ένα άλλο γεράκι, παλεύουν για τον πόρο: ο νικητής παίρνει τον πόρο αξίας V, ο ηττημένος υφίσταται ένα «κόστος» $C > 0$. Κάθε ένα από τα δύο γεράκια έχει πιθανότητα ίση με $1/2$ να κερδίσει τον ανταγωνισμό και την ίδια πιθανότητα να χάσει. Το αναμενόμενο κέρδος από έναν αγώνα μεταξύ δύο γερακιών είναι επομένως $\frac{1}{2}(V-C)$ για τους δύο ανταγωνιστές. Αν, ωστόσο, ένα γεράκι συναντήσει ένα περιστέρι, τότε το γεράκι παίρνει τον πόρο V, το περιστέρι δραπετεύει χωρίς μάχη και το κόστος είναι 0. Τέλος, αν συναντηθούν δύο περιστέρια, το ένα από αυτά παίρνει τον πόρο V, το άλλο δραπετεύει χωρίς μάχη και χωρίς κόστος. Κάθε ένα από τα δύο περιστέρια έχει την ίδια πιθανότητα $1/2$ να κερδίσει, η αναμενόμενη πληρωμή όταν δύο περιστέρια συναντηθούν είναι επομένως $V/2$. Οι απολαβές μπορούν να συνοψιστούν όπως στον Πίνακα 23.1.

Πίνακας 23.1: Αναμενόμενες αποδόσεις του παιγνίου γεράκι-περιστέρι.

	γερακιού	περιστεριού
πληρωμή ενός γερακιού εναντίον ενός...	$\frac{1}{2}(V-C)$	V
πληρωμή ενός περιστεριού εναντίον ενός...	0	$V/2$

Γενικότερα, μπορεί κανείς να φανταστεί αγώνες μεταξύ ατόμων που μπορούν να υιοθετήσουν μία από δύο στρατηγικές, καλέστε τις 1 και 2, με έναν πίνακα αναμενόμενων αποδόσεων $(G_{i,j})_{1\leqslant i,j\leqslant 2}$. Στο παραπάνω παράδειγμα, τα γεράκια ακολουθούν τη στρατηγική 1, τα περιστέρια τη στρατηγική 2, $G_{1,1} = \frac{1}{2}(V-C)$, $G_{1,2} = V$, $G_{2,1} = 0$ και $G_{2,2} = V/2$. Στο αρχικό άρθρο του 1973, οι Μέιναρντ Σμιθ και Πράις είχαν στην πραγματικότητα ήδη χρησιμοποιήσει προσομοιώσεις σε υπολογιστή για να δοκιμάσουν περισσότερες από δύο πιθανές στρατηγικές (αυτές ονομάστηκαν «γεράκι», «ποντίκι», «τραμπούκος», «εκδικητής» και «ανιχνευτής-εκδικητής»).

Φανταστείτε τώρα έναν μεγάλο πληθυσμό ζώων του ίδιου είδους με ένα ποσοστό x_n γερακιών και ένα ποσοστό $1-x_n$ περιστεριών στη γενιά n. Τα γεράκια στη γενιά n έχουν μέσο αριθμό απογόνων ίσο με

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

Ομοίως, τα περιστέρια έχουν μέσο αριθμό απογόνων ίσο με

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

Επομένως, ο μέσος αριθμός απογόνων σε ολόκληρο τον πληθυσμό είναι

$$R(n) = x_n R_1(n) + (1-x_n) R_2(n)\,.$$

Ξεχνώντας τις πιθανές λεπτές αποχρώσεις που οφείλονται στη σεξουαλική αναπαραγωγή, βλέπουμε ότι το ποσοστό των γερακιών στην επόμενη γενιά είναι

$$x_{n+1} = x_n R_1(n)/R(n)\,. \tag{23.3}$$

Επομένως, $x_{n+1} > x_n$ αν $R_1(n) > R(n)$ και $x_{n+1} < x_n$ αν $R_1(n) < R(n)$. Υπάρχουν τρεις πιθανές στάσιμες καταστάσεις: $x = 0$, $x = 1$ και

$$x^* = \frac{G_{1,2} - G_{2,2}}{G_{2,1} - G_{1,1} + G_{1,2} - G_{2,2}}$$

υπό την προϋπόθεση ότι $0 < x^* < 1$. Στο παιχνίδι γεράκι-περιστέρι, $x^* = V/C < 1$ υπό την προϋπόθεση ότι $V < C$.

> Πράγματι, $x = 0$ είναι μια προφανής στάσιμη κατάσταση της (23.3). Εάν $x \neq 0$ είναι μια άλλη στάσιμη κατάσταση, τότε $R_1 = R = xR_1 + (1-x)R_2$. Επομένως, είτε $x = 1$ είτε $R_1 = R_2$. Η τελευταία εκδοχή είναι ισοδύναμη με $x G_{1,1} + (1-x)\, G_{1,2} = x G_{2,1} + (1-x)\, G_{2,2}$, που δίνει τη στάσιμη κατάσταση x^*.

Η στάσιμη κατάσταση $x = 1$ αντιστοιχεί σε έναν πληθυσμό όπου το 100% των ατόμων ακολουθούν τη στρατηγική 1. Αυτή η στάσιμη κατάσταση είναι ευσταθής αν δεν μπορεί να καταβληθεί από λίγα άτομα που ακολουθούν τη στρατηγική 2. Από την (23.3), βλέπουμε ότι αυτή η συνθήκη είναι ισοδύναμη με την ισχύ της συνθήκης $R_1(n) > R(n)$ για όλα τα x_n που βρίσκονται αρκετά κοντά στο 1. Εφόσον $R(n) =$

$x_n R_1(n) + (1-x_n) R_2(n)$, η συνθήκη γίνεται $R_1(n) > R_2(n)$ για όλα τα x_n αρκετά κοντά στο 1. Εξετάζοντας τις εκφράσεις (23.1)-(23.2) των R_1 και R_2, καταλήγουμε στο συμπέρασμα ότι η $x=1$ είναι στάσιμη αν και μόνο αν ικανοποιείται μία από τις δύο ακόλουθες συνθήκες:

- $G_{1,1} > G_{2,1}$·
- $G_{1,1} = G_{2,1}$ και $G_{1,2} > G_{2,2}$.

Εάν συμβαίνει αυτό, η στρατηγική 1 λέγεται ότι είναι μια εξελικτικά ευσταθής στρατηγική. Στο παίγνιο γεράκι-περιστέρι, η συνθήκη $G_{1,2} > G_{2,2}$ είναι πάντα αληθής. Έτσι, η στρατηγική γεράκι είναι εξελικτικά ευσταθής αν και μόνο αν $G_{1,1} \geqslant G_{2,1}$, δηλαδή $V \geqslant C$.

Η στάσιμη κατάσταση $x=0$ αντιστοιχεί σε έναν πληθυσμό όπου όλα τα άτομα ακολουθούν τη στρατηγική 2. Αυτή η κατάσταση είναι συμμετρική με την προηγούμενη αν εναλλάξουμε τους δείκτες 1 και 2. Στο παίγνιο γεράκι–περιστέρι, έχουμε $G_{1,2} = V > G_{2,2} = V/2$ οπότε η στάσιμη κατάσταση $x=0$ είναι πάντα ασταθής. Η εισαγωγή ενός μικρού αριθμού γερακιών σε έναν πληθυσμό περιστεριών θα οδηγούσε σε προοδευτική εισβολή των γερακιών.

Ομοίως, μπορεί κανείς να δείξει ότι η τρίτη στάσιμη κατάσταση x^*, υπό την προϋπόθεση ότι $0 < x^* < 1$, είναι πάντα ευσταθής. Στο παίγνιο γεράκι-περιστέρι, $x^* = V/C$ αντιστοιχεί σε έναν μικτό πληθυσμό με γεράκια και περιστέρια.

Συμπερασματικά, υπάρχουν δύο περιπτώσεις στο παίγνιο γεράκι – περιστέρι. Αν $V \geqslant C$, δηλαδή αν η αξία του πόρου είναι μεγαλύτερη από το πιθανό κόστος, τότε ο πληθυσμός τείνει σε μια στάσιμη κατάσταση με γεράκια αλλά χωρίς περιστέρια, όποια κι αν είναι η αρχική συνθήκη $x(0)$ με $0 < x(0) < 1$. Η στρατηγική του γερακιού είναι τότε μια εξελικτικά ευσταθής στρατηγική. Αν, αντίθετα, $V < C$, τότε ο πληθυσμός τείνει σε μια μικτή στάσιμη κατάσταση με ένα ποσοστό x^* γερακιών και ένα ποσοστό $1-x^*$ περιστεριών. Έτσι, το μοντέλο δίνει μια εξήγηση γιατί τα άτομα με λιγότερο επιθετική συμπεριφορά μπορούν να επιβιώσουν όταν $V < C$. Ο τύπος $x^* = V/C$ δείχνει επιπλέον ότι όσο μεγαλύτερο είναι το κόστος C για τους χαμένους, τόσο μικρότερο είναι το ποσοστό x^* των γερακιών στον πληθυσμό. Ως εκ τούτου, τα είδη με τα πιο επικίνδυνα «όπλα» σπάνια τα χρησιμοποιούν για ενδοειδική μάχη: προτιμούν τις αβλαβείς τελετουργικές μάχες, όπου τα ανταγωνιζόμενα ζώα προσπαθούν να εντυπωσιάσουν το ένα το άλλο, αλλά αποφεύγουν τις πραγματικές μάχες που θα μπορούσαν να προκαλέσουν τραυματισμούς.

Το αρχικό άρθρο των Μέιναρντ Σμιθ και Πράις του 1973 συζητούσε την έννοια της εξελικτικά ευσταθούς στρατηγικής και χρησιμοποιούσε κυρίως προσομοιώσεις σε υπολογιστές αναμετρήσεων ζώων, καταγράφοντας τις απολαβές των διαφόρων στρατηγικών. Η προσέγγιση με τη χρήση δυναμικών εξισώσεων όπως η (23.3) αναπτύχθηκε κάπως αργότερα, ιδίως από τους Τέιλορ και Τζόνκερ. Έκτοτε πολλοί συγγραφείς έχουν εφαρμόσει ιδέες από τη θεωρία παιγνίων σε ζητήματα της εξελικτικής βιολογίας ή αντίστροφα έχουν εφαρμόσει δυναμικές εξελικτικές προσεγγίσεις σε πιο κλασικά προβλήματα της θεωρίας παιγνίων. Εκτός από τα ζητήματα που αφορούν τις συγκρούσεις των ζώων, μπορεί κανείς να αναφέρει για παράδειγμα τα προβλήματα της γονικής επένδυσης ή της αναλογίας των φύλων (η αναλογία μεταξύ του αριθμού των αρσενικών και των θηλυκών κατά τη γέννηση), όπου το τελευταίο είχε μελετηθεί ήδη από τον Κάρολο Ντύσινγκ το 1884 και από τον Ρόναλντ Φίσερ στο βιβλίο του του 1930 με τίτλο «Η γενετική θεωρία της φυσικής επιλογής». Ορισμένα άλλα μοντέλα επικεντρώνονται στις δυναμικές πτυχές του «διλήμματος του φυλακισμένου» ή του παιχνιδιού «πέτρα-ψαλίδι-χαρτί». Συνειδητοποιήθηκε, επίσης, ότι η έννοια της εξελικτικά ευσταθούς στρατηγικής συνδέεται στενά με την έννοια της ισορροπίας Νας στη θεωρία παιγνίων.

Ο Πράις, ο οποίος ήταν πεπεισμένος άθεος, είχε μια μυστικιστική εμπειρία το 1970 και ασπάστηκε τη χριστιανική πίστη. Σταμάτησε την έρευνά του το 1974, επειδή αισθάνθηκε ότι «το είδος της θεωρητικής μαθηματικής γενετικής που [αυτός] έκανε δεν ήταν πολύ σχετικό με τα ανθρώπινα προβλήματα». Έδωσε όλα τα υπάρχοντά του σε άστεγους και αυτοκτόνησε λίγους μήνες αργότερα.

Ο Μέιναρντ Σμιθ, αντίθετα, συνέχισε αυτή τη γραμμή σκέψης και εξελέγη μέλος της Royal Society το 1977. Δημοσίευσε πολλά βιβλία: «Μοντέλα στην Οικολογία» (1974), «Η εξέλιξη του φύλου» (1978), «Η εξέλιξη και η θεωρία των παιγνίων» (1982), «Τα προβλήματα της βιολογίας» (1986), «Είχε δίκιο ο Δαρβίνος;» (1988) και «Η εξελικτική γενετική» (1989). Δημοσίευσε επίσης σε συνεργασία με τον Σάθμαρι τα βιβλία «Οι μεγάλες μεταβάσεις στην εξέλιξη» (1995) και «Η προέλευση της ζωής: Από τη γέννηση της ζωής στη γέννηση της γλώσσας» (1999). Συνταξιοδοτήθηκε το 1985. Το 1999 έλαβε το βραβείο Κράφοορντ στις βιοεπιστήμες από τη Βασιλική Σουηδική Ακαδημία Επιστημών για τη «θεμελιώδη συμβολή του στην εννοιολογική ανάπτυξη της εξελικτικής βιολογίας». Το 2003 δημοσίευσε σε συνεργασία με τον Χάρπερ το βιβλίο ≪Σήματα ζώων≫. Πέθανε στο Σάσσεξ το 2004.

Περαιτέρω ανάγνωση

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. Harman, O.: *The Price of Altruism*. W. W. Norton, London (2010)
5. Maynard Smith, J., Price, G.R.: The logic of animal conflict. *Nature* 246, 15–18 (1973)
6. Maynard Smith, J.: *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press (1982)
7. 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
8. Sigmund, K.: John Maynard Smith and evolutionary game theory. *Theor. Pop. Biol.* 68, 7–10 (2005)
9. Taylor, P.D., Jonker, L.B.: Evolutionary stable strategies and game dynamics. *Math. Biosci.* 40, 145–156 (1978)
10. Von Neumann, J., Morgenstern, O.: *Theory of Games and Economic Behavior*. Princeton University Press (1944) archive.org

Κεφάλαιο 24

Χαοτικοί πληθυσμοί (1974)

Το 1974 ο Ρόμπερτ Μέι, ένας Αυστραλός φυσικός που έγινε οικολόγος, μελέτησε τη λογιστική εξίσωση διακριτού χρόνου ως μοντέλο για τη δυναμική ενός πληθυσμού. Παρατήρησε ότι εμφανίζονταν απροσδόκητες διακλαδώσεις και ότι η ασυμπτωτική συμπεριφορά θα μπορούσε να είναι ακόμη και χαοτική. Έτσι, οι μακροπρόθεσμες προβλέψεις μπορεί να είναι αδύνατες ακόμη και με ένα απλό ντετερμινιστικό μοντέλο. Το άρθρο του Μέι ήταν ένα από εκείνα που εγκαινίασαν τη «θεωρία του χάους».

Ο Ρόμπερτ ΜακΚρέντι Μέι (May) γεννήθηκε το 1936 στην Αυστραλία. Αφού σπούδασε θεωρητική φυσική και έλαβε διδακτορικό δίπλωμα από το Πανεπιστήμιο του Σίδνεϊ το 1959, πέρασε δύο χρόνια στο τμήμα εφαρμοσμένων μαθηματικών του Πανεπιστημίου του Χάρβαρντ. Επιστρέφοντας στην Αυστραλία, έγινε καθηγητής θεωρητικής φυσικής. Το 1971, κατά την επίσκεψή του στο Ινστιτούτο Προηγμένων Μελετών του Πρίνστον, άλλαξε αντικείμενο έρευνας και άρχισε να επικεντρώνεται στη δυναμική των πληθυσμών των ζώων. Το 1973 έγινε καθηγητής ζωολογίας στο Πρίνστον. Την ίδια χρονιά δημοσίευσε ένα βιβλίο με τίτλο «Ευστάθεια και πολυπλοκότητα σε πρότυπα οικοσυστήματα».

Σχήμα 24.1:
Ρόμπερτ Μ. Μέι (1936–2020)

Το 1974 ο Μέι δημοσίευσε στο *Science* ένα άρθρο με τίτλο «Βιολογικοί πληθυσμοί με μη επικαλυπτόμενες γενεές: στάσιμα σημεία, στάσιμοι κύκλοι και χάος», στο οποίο έδειξε ότι πολύ απλά μαθηματικά μοντέλα στη δυναμική των πληθυσμών μπορούν να συμπεριφέρονται με χαοτικό τρόπο.

Για να κατανοήσουμε την προέλευση αυτού του προβλήματος, πρέπει να πάμε περίπου δέκα χρόνια πίσω στο χρόνο. Το 1963 ο Έντουαρντ Λόρεντζ, ένας Αμερικανός μετεωρολόγος που εργαζόταν στο Τεχνολογικό Ινστιτούτο της Μασαχουσέτης (MIT), είχε παρατηρήσει κάνοντας αριθμητικές προσομοιώσεις στον υπολογιστή του ότι ένα απλουστευμένο μοντέλο της ατμόσφαιρας με τρεις μόνο διαφορικές εξισώσεις μπορούσε να συμπεριφερθεί με έναν πολύ απροσδόκητο τρόπο: μια ελάχιστη αλλαγή των αρχικών συνθηκών μπορούσε να αλλάξει εντελώς το τελικό αποτέλεσμα μιας προσομοίωσης και επομένως και τις μετεωρολογικές προβλέψεις. Ο μαθηματικός Ανρί Πουανκαρέ, αφού είχε εργαστεί πάνω στην κίνηση των πλανητών στο ηλιακό σύστημα, είχε στην πραγματικότητα ήδη σκεφτεί αυτή την πιθανότητα στις αρχές του εικοστού αιώνα, πολύ πριν από την εποχή των υπολογιστών. Αλλά στις αρχές της δεκαετίας του 1970, μόνο λίγοι ερευνητές είχαν αρχίσει να εξετάζουν πιο προσεκτικά αυτή την παράξενη ιδιότητα. Στο Πανεπιστήμιο του Μέριλαντ, ο Τζέιμς Γιορκ σκεφτόταν το έργο του Λόρεντζ και εισήγαγε τον όρο «χάος» σε αυτό το πλαίσιο. Το άρθρο[1] που έγραψε μαζί με τον μαθητή του Τιεν-Γιεν Λι, με τίτλο «Περίοδος 3 συνεπάγεται χάος», εμφανίστηκε το 1975.

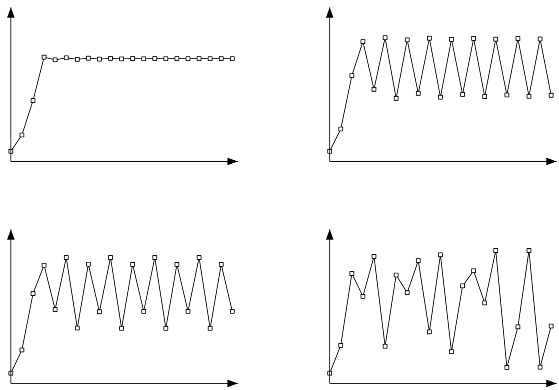
Από την πλευρά του, ο Μέι επικεντρωνόταν στο μοντέλο

$$p_{n+1} = p_n + a\, p_n(1 - p_n/K), \tag{24.1}$$

όπου a και K είναι θετικές παράμετροι και p_n συμβολίζει το μέγεθος ενός ζωικού πληθυσμού το έτος n. Όταν το p_n είναι μικρό σε σύγκριση με τη φέρουσα ικανότητα K, η δυναμική είναι κοντά σε μια γεωμετρική αύξηση $p_{n+1} \approx (1+a)\, p_n$. Η πλήρης εξίσωση είναι ένα είδος αναλόγου διακριτού χρόνου της λογιστικής εξίσωσης που εισήγαγε ο Φερχούλστ (βλέπε κεφάλαιο 6). Αλλά σε αντίθεση με την τελευταία, ο Μέι έδειξε ότι η εξίσωση διακριτού χρόνου μπορεί να έχει μια πολύ πιο απρόσμενη συμπεριφορά, η οποία είναι εύκολο να παρατηρηθεί με μια απλή αριθμομηχανή τσέπης που κάνει προσθέσεις και πολλαπλασιασμούς (σχήμα 24.2). Ο Μέιναρντ Σμιθ είχε ήδη εξετάσει την εξίσωση (24.1) στο βιβλίο του «Μαθηματικές Ιδέες στη Βιολογία» το 1968. Αλλά παρά το γεγονός ότι είχε δοκιμάσει μερικές αριθμητικές τιμές για το a, δεν είχε συνειδητοποιήσει ότι υπήρχε κάτι το ιδιαίτερο.

[1] Σημειωτέον, ένα πιο γενικό αποτέλεσμα αποδείχθηκε από τον Σαρκόβσκι το 1964, αλλά το άρθρο του που δημοσιεύθηκε σε ουκρανικό περιοδικό μαθηματικών δεν έγινε πολύ γνωστό.

Το σχήμα 24.2, το οποίο είναι παρόμοιο με εκείνο στο άρθρο του Μέι το 1974, δείχνει ότι ο πληθυσμός p_n συγκλίνει σε μια στάσιμη κατάσταση όταν $0 < a < 2$. Όταν $2 < a \leqslant 2{,}449$ (το ανώτερο όριο 2,449 είναι μια προσέγγιση), ο πληθυσμός p_n τείνει σε έναν κύκλο περιόδου 2. Όταν $2{,}450 \leqslant a \leqslant 2{,}544$, ο πληθυσμός p_n τείνει σε κύκλο περιόδου 4. Όταν $2{,}545 \leqslant a \leqslant 2{,}564$, ο p_n τείνει σε κύκλο περιόδου 8, κ.λπ. Τα διαστήματα της παραμέτρου a για τα οποία η p_n τείνει σε κύκλο περιόδου 2^n μικραίνουν καθώς αυξάνεται το n και δεν ξεπερνούν ποτέ το 2,570. Όταν $a \geqslant 2{,}570$, η p_n μπορεί να συμπεριφέρεται με «χαοτικό» τρόπο.



Σχήμα 24.2: Σε όλα τα γραφήματα: Το n βρίσκεται στον οριζόντιο άξονα, το p_n στον κατακόρυφο άξονα και $p_0 = K/10$. Οι ευθείες προκύπτουν από την ένωση των σημείων με συντεταγμένες (n, p_n). Επάνω αριστερά: $0 < a < 2$ (στάσιμη κατάσταση). Επάνω δεξιά: $2 < a \leqslant 2{,}449$ (κύκλος περιόδου 2). Κάτω αριστερά: $2{,}450 \leqslant a \leqslant 2{,}544$ (κύκλος περιόδου 4). Κάτω δεξιά: $2{,}570 \leqslant a \leqslant 3$ (πιθανώς χάος).

Το 1976 ο Μέι έγραψε μια ανασκόπηση του προβλήματος, που δημοσιεύτηκε στο *Nature*, με τίτλο «Απλά μαθηματικά μοντέλα με πολύ περίπλοκη δυναμική». Εκεί συγκέντρωσε όχι μόνο τα δικά του αποτελέσματα αλλά και αυτά άλλων ερευνητών. Πρώτον, θέτοντας

$$x_n = \frac{a\,p_n}{K\,(1+a)}$$

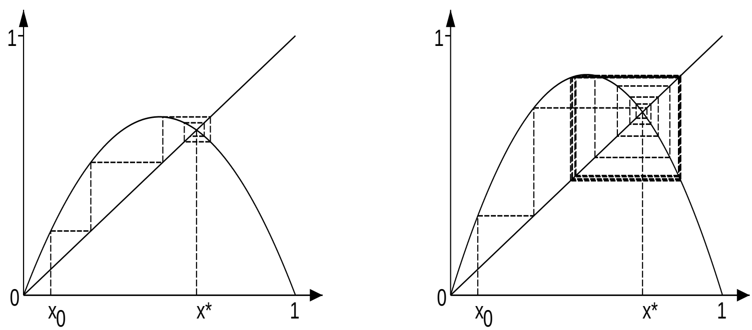
και $r = 1 + a$ (έτσι ώστε $r > 1$), βλέπουμε ότι η εξίσωση (24.1) μπορεί να ξαναγραφεί στην πιο απλή μορφή

$$x_{n+1} = r x_n (1 - x_n) \,. \tag{24.2}$$

Για να έχει νόημα αυτή η εξίσωση στη δυναμική του πληθυσμού, το x_n θα πρέπει να είναι μη αρνητικό για όλα τα n. Έτσι υποθέτουμε ότι η αρχική συνθήκη x_0 ικανοποιεί την τιμή $0 \leqslant x_0 \leqslant 1$ και ότι $r \leqslant 4$. Η τελευταία συνθήκη εξασφαλίζει ότι η δεξιά πλευρά της (24.2) παραμένει μεταξύ 0 και 1. Αξιοσημείωτο είναι ότι η χαοτική περίπτωση $r = 4$ είχε ήδη χρησιμοποιηθεί ως γεννήτρια τυχαίων αριθμών από τους Στανίσουαφ Ούλαμ και Τζον φον Νόιμαν ήδη από το 1947. Αν εισάγουμε τη συνάρτηση

$$f(x) = rx(1-x),$$

τότε η εξίσωση (24.2) μπορεί να ξαναγραφεί ως $x_{n+1} = f(x_n)$ και οι στάσιμες καταστάσεις είναι οι λύσεις της $x = f(x)$. Γραφικά αυτές είναι οι τομές των καμπυλών $y = f(x)$ και $y = x$ (σχήμα 24.3). Παρατηρήστε ότι η $x = 0$ είναι πάντα μια στάσιμη κατάσταση. Εφόσον $r > 1$, υπάρχει επίσης μια άλλη στάσιμη κατάσταση $x^* > 0$ τέτοια ώστε $x^* = rx^*(1-x^*)$, δηλαδή $x^* = 1 - 1/r$.



Σχήμα 24.3: Η συνάρτηση $y = f(x)$, η ευθεία $y = x$, η στάσιμη κατάσταση x^* και η ακολουθία που ορίζεται από την $x_{n+1} = f(x_n)$. Κορυφή: $r = 2{,}75$, η ακολουθία τείνει στο x^*. Κάτω: $r = 3{,}4$, η στάσιμη κατάσταση x^* είναι ασταθής και η ακολουθία τείνει σε κύκλο περιόδου 2.

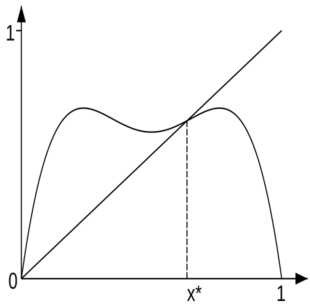
Επειδή $r > 1$, η στάσιμη κατάσταση $x = 0$ είναι ασταθής. Πράγματι, όταν το x_n είναι κοντά στο 0, έχουμε $x_{n+1} \approx r x_n$. Έτσι, το x_n τείνει να απομακρυνθεί από το 0. Όσον αφορά τη στάσιμη κατάσταση x^*, είναι τοπικά ευσταθής μόνο για $1 < r < 3$.

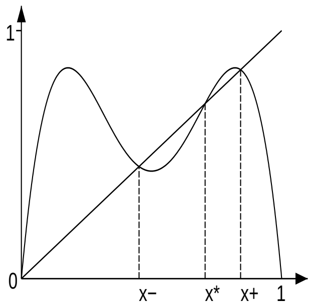
Πράγματι, ας θέσουμε $y_n = x_n - x^*$. Τότε η (24.2) είναι ισοδύναμη με την $y_{n+1} = (2-r-ry_n)y_n$. Αν το x_n είναι κοντά στο x^*, τότε και το y_n είναι κοντά στο 0 και $y_{n+1} \approx (2-r)y_n$. Αλλά αν $y_{n+1} = ky_n$, τότε $y_n = k^n y_0$ οπότε $y_n \to 0$ όταν $n \to \infty$ αν και μόνο αν $-1 < k < 1$. Εδώ, η στάσιμη κατάσταση x^* είναι τοπικά ευσταθής αν και μόνο αν $-1 < 2-r < 1$, δηλαδή $1 < r < 3$.

Όταν $1 < r < 3$, μπορεί κανείς να δείξει ότι για όλες τις αρχικές συνθήκες $0 < x_0 < 1$, η ακολουθία x_n τείνει πραγματικά στο x^* (σχήμα 24.3α). Τι συμβαίνει όμως όταν $3 < r \leqslant 4$; Για να απαντήσουμε σε αυτό το ερώτημα, παρατηρήστε πρώτα ότι $x_{n+2} = f(x_{n+1}) = f(f(x_n))$. Εισάγουμε τη συνάρτηση

$$f_2(x) = f(f(x)) = r^2 x(1-x)\,(1-rx(1-x))$$

και θεωρούμε τις λύσεις της εξίσωσης $x = f_2(x)$, οι οποίες ονομάζονται σταθερά σημεία της συνάρτησης $f_2(x)$. Γραφικά αυτά είναι οι τομές των καμπυλών $y = f_2(x)$ και $y = x$ (σχήμα 24.4).





Σχήμα 24.4: Οι καμπύλες $y = f_2(x) = f(f(x))$ και $y = x$ και η στάσιμη κατάσταση x^*. Επάνω: $r = 2{,}75$. Κάτω: $r = 3{,}4$ και οι δύο άλλες λύσεις x_- και x_+ της εξίσωσης $x = f_2(x)$.

Αν $x = f(x)$, τότε $x = f(f(x)) = f_2(x)$. Επομένως, $x = 0$ και $x = x^*$ είναι επίσης στάσιμα σημεία της συνάρτησης $f_2(x)$. Αλλά όταν $r > 3$, η συνάρτηση $f_2(x)$ έχει άλλα δύο σταθερά σημεία, x_- και x_+, έτσι ώστε $f(x_-) = x_+$ και $f(x_+) = x_-$.

Πράγματι, παρατηρούμε ότι $f_2'(x) = f'(f(x))f'(x)$ οπότε $f_2'(x^*) = [f'(x^*)]^2$. Αλλά $f'(x) = r(1-2x)$ και $x^* = 1-1/r$. Άρα $f'(x^*) = 2-r$ και $f_2'(x^*) = (2-r)^2$. Επομένως, η κλίση της συνάρτησης $f_2(x)$ στο σημείο $x = x^*$ είναι τέτοια ώστε $f_2'(x^*) > 1$ αν $r > 3$. Επειδή όμως $f_2(0) = 0$, $f_2'(0) = r^2 > 1$ και $f_2(1) = 0$, βλέπουμε στο σχήμα 24.4β ότι υπάρχουν αναγκαστικά άλλες δύο λύσεις x_- και x_+ της εξίσωσης $x = f_2(x)$, με $0 < x_- < x^*$ και $x^* < x_+ < 1$. Ένας άλλος τρόπος να καταλήξουμε στο ίδιο συμπέρασμα συνίσταται στην επίλυση της εξίσωσης $x = f_2(x)$, η οποία είναι μια πολυωνυμική εξίσωση 4ου βαθμού με δύο γνωστές ρίζες: $x = 0$ και $x = x^*$. Οι δύο άλλες λύσεις x_- και x_+ είναι οι ρίζες του πολυωνύμου

$$x^2 - \frac{1+r}{r}x + \frac{1+r}{r^2} = 0\,. \tag{24.3}$$

Είναι πραγματικές αν η διακρίνουσα είναι θετική, δηλαδή αν $r > 3$. Εφόσον $f_2(f(x_-)) = f(f(f(x_-))) = f(f_2(x_-)) = f(x_-)$, το σημείο $f(x_-)$ είναι επίσης σταθερό σημείο της $f_2(x)$. Αλλά το $f(x_-) \neq x_-$ επειδή το x_- δεν είναι σταθερό σημείο της $f(x)$. Και $f(x_-) \neq x^*$, αλλιώς θα είχαμε $x_- = f(f(x_-)) = f(x^*) = x^*$. Εφόσον $f(x_-) \neq 0$, συμπεραίνουμε ότι $f(x_-) = x_+$. Ομοίως, $f(x_+) = x_-$.

Επομένως, για $r > 3$, βλέπουμε ότι αν για παράδειγμα $x_0 = x_-$, τότε $x_1 = x_+$, $x_2 = x_-$, $x_3 = x_+$, κ.λπ. Μπορούμε επίσης να δείξουμε ότι για σχεδόν κάθε αρχική συνθήκη $0 < x_0 < 1$, η ακολουθία x_n τείνει καθώς $n \to +\infty$ προς τον κύκλο περιόδου 2 x_-, x_+, x_-, x_+, κλπ. (σχήμα 24.3β και 24.4β). Αυτός ο κύκλος παραμένει σταθερός όσο το r είναι κάτω από την κρίσιμη τιμή $r_1 = 1+\sqrt{6} \approx 3.449$, όπου $f_2'(x_-) = -1$.

Πράγματι, βλέπουμε χρησιμοποιώντας το (24.3) ότι

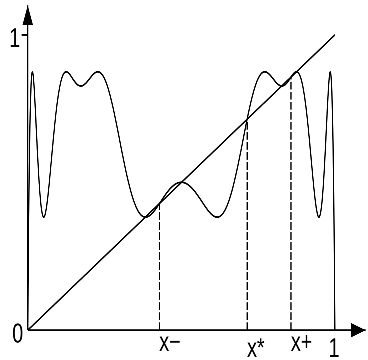
$$\begin{aligned} f_2'(x_-) &= f'(f(x_-))f'(x_-) = f'(x_+)f'(x_-) \\ &= r^2(1-2x_+)(1-2x_-) = r^2(1-2(x_+ + x_-) + 4x_+x_-) \\ &= r^2\left(1 - 2\frac{1+r}{r} + 4\frac{1+r}{r^2}\right) = -r^2 + 2r + 4\,. \end{aligned}$$

Επομένως, $f_2'(x_-) = -1$ αν $-r^2 + 2r + 5 = 0$ και ειδικότερα αν $r = 1+\sqrt{6}$.

Για $r_1 < r < r_2$, ένας κύκλος περιόδου 4 γίνεται σταθερός: Εμφανίζονται τέσσερα νέα σταθερά σημεία της συνάρτησης

$$f_4(x) = f_2(f_2(x)) = f(f(f(f(x))))$$

(εικόνα 24.5). Για $r_2 < r < r_3$, πρόκειται για κύκλο μήκους 8 κ.λπ. Οι αριθμοί r_n τείνουν σε ένα όριο $r_\infty \approx 3{,}570$ όταν $n \to +\infty$. Όταν $r_\infty < r \leqslant 4$, το σύστημα μπορεί να είναι ακόμη και χαοτικό! Το σχήμα 24.6 δείχνει το διάγραμμα διακλάδωσης[2], το οποίο δίνει μια ιδέα της πολυπλοκότητας της δυναμικής.

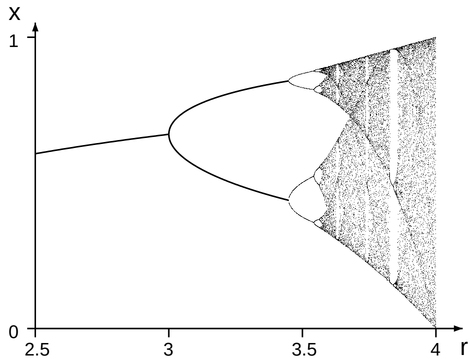


Σχήμα 24.5: Η καμπύλη $y = f_4(x)$ όταν $r = 3{,}5$ και η ευθεία $y = x$. Εκτός από τα x^*, x_+ και x_-, υπάρχουν άλλα τέσσερα σταθερά σημεία, τα οποία δεν είναι εύκολο να διακριθούν.

Ο Π. Μ. Μέι κατέληξε τονίζοντας ότι ακόμη και πολύ απλά δυναμικά συστήματα μπορούν να έχουν πολύ περίπλοκη συμπεριφορά. Αυτό δεν αφορά ειδικά την εξίσωση $x_{n+1} = r x_n (1 - x_n)$. Ο ίδιος «καταρράκτης διπλασιασμού περιόδων» που οδηγεί σε χάος εμφανίζεται και για άλλες εξισώσεις με μια συνάρτηση $f(x)$ που έχει το σχήμα μιας «καμπούρας». Αυτό συμβαίνει για παράδειγμα με μια άλλη εξίσωση που χρησιμοποιείται στη βιολογία πληθυσμών: $x_{n+1} = x_n \exp(r(1 - x_n))$.

Η μελέτη αυτή υποδηλώνει ότι δεν θα πρέπει να εκπλαγούμε αν πολλά σύνολα δεδομένων που αφορούν τη δυναμική του πληθυσμού είναι δύσκολο να αναλυθούν. Το μοντέλο δείχνει επίσης ότι η διάκριση μεταξύ ντετερμινιστικών και στοχαστικών μοντέλων δεν είναι τόσο σαφής

[2] Αυτό το διάγραμμα προέκυψε με την απεικόνιση για κάθε δεδομένη τιμή του r των σημείων με συντεταγμένες (r, x_{200}), $(r, x_{201}), \ldots, (r, x_{220})$, όπου $x_{n+1} = f(x_n)$ και $x_0 = 0{,}1$. Αν το x_n τείνει σε μια στάσιμη κατάσταση, βλέπουμε μόνο ένα σημείο στο διάγραμμα. Αν το x_n τείνει σε κύκλο περιόδου 2, βλέπουμε δύο σημεία κ.λπ.



Σχήμα 24.6: Διάγραμμα διακλάδωσης της εξίσωσης (24.2).

όσο πιστεύαμε προηγουμένως: ακόμη και με ένα απλό ντετερμινιστικό μοντέλο, μπορεί να είναι αδύνατο να γίνουν μακροπρόθεσμες προβλέψεις εάν οι παράμετροι βρίσκονται σε χαοτικό καθεστώς.

Το 1979 ο Μέι εξελέγη μέλος της Royal Society. Από το 1988 έως το 1995 ήταν καθηγητής στο Πανεπιστήμιο της Οξφόρδης και στο Imperial College του Λονδίνου. Από το 1995 έως το 2000 ήταν επικεφαλής επιστημονικός σύμβουλος της βρετανικής κυβέρνησης. Το 1996 έλαβε το βραβείο Κράφοορντ «για την πρωτοποριακή οικολογική του έρευνα που αφορά τη θεωρητική ανάλυση της δυναμικής των πληθυσμών, των κοινοτήτων και των οικοσυστημάτων». Από την οικολογία στράφηκε προς την επιδημιολογία και την ανοσολογία, δημοσιεύοντας δύο βιβλία: «Λοιμώδη νοσήματα του ανθρώπου» (1991, με τον Ρόι Άντερσον) και «Δυναμική των ιών, Μαθηματικά θεμέλια της ανοσολογίας και της ιολογίας» (2000, με τον Μάρτιν Νόβακ). Το τελευταίο βιβλίο αναλύει την αλληλεπίδραση μεταξύ των κυττάρων του ανοσοποιητικού συστήματος και του HIV (του ιού που προκαλεί το AIDS) ως ένα είδος συστήματος θηρευτή-θηράματος (βλ. κεφάλαιο 13). Από το 2000 έως το 2005, ο Μέι ήταν πρόεδρος της Βασιλικής Εταιρείας. Ανακηρύχθηκε ιππότης το 1996 και έγινε ισόβιος ομότιμος το 2001. Πέθανε το 2020.

Περαιτέρω ανάγνωση

1. Gleick, J.: *Chaos, Making a New Science*. Viking Penguin, New York (1987)
2. Levin, S.A.: Robert May receives Crafoord prize. *Not. Amer. Math. Soc.* 43, 977–978 (1996) ams.org

3. Li, T.Y., Yorke, J.A.: Period three implies chaos. *Amer. Math. Monthly* 82, 985–992 (1975)
4. Lorenz, E.N.: Deterministic nonperiodic flow. *J. Atmosph. Sci.* 20, 130–141 (1963) journals.ametsoc.org
5. May, R.M.: Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles and chaos. *Science* 186, 645–647 (1974)
6. May, R.M.: Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261, 459–467 (1976)
7. May, R.M., Oster, G.F.: Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models. *Amer. Natur.* 110, 573–599 (1976)
8. Maynard Smith, J.: *Mathematical Ideas in Biology*. Cambridge (1968)
9. Poincaré, H.: *Science et Méthode*. Flammarion, Paris (1908) gallica.bnf.fr
10. Sharkovsky, O.M.: Co-existence of cycles of a continuous mapping of a line onto itself. *Ukr. Math. J.* 16, 61–71 (1964)
11. Ulam, S.M., von Neumann, J.: On combination of stochastic and deterministic processes. *Bull. Amer. Math. Soc.* 53, 1120 (1947) ams.org

Κεφάλαιο 25

Η πολιτική ενός παιδιού της Κίνας (1980)

Το 1980 ο Σονγκ Τζιαν και οι συνεργάτες του, οι οποίοι ήταν ειδικοί στη θεωρία ελέγχου που εφαρμόζεται στη μηχανική του εναέριου χώρου, υπολόγισαν ότι αν ο ρυθμός γεννήσεων στην Κίνα παρέμενε στο σημερινό του επίπεδο, ο πληθυσμός της θα ξεπερνούσε τα δύο δισεκατομμύρια κατά τη διάρκεια του εικοστού πρώτου αιώνα. Τα αποτελέσματά τους, που βασίστηκαν σε ένα μαθηματικό μοντέλο με ηλικιακή διάρθρωση, συνέβαλαν στην απόφαση της κυβέρνησης να στραφεί στην πολιτική του ενός παιδιού.

Ο Σονγκ Τζιαν[1] (**Song Jian**) γεννήθηκε το 1931 στο Ρονγκτσενγκ της κινεζικής επαρχίας Σαντόνγκ. Κατά τη διάρκεια της δεκαετίας του 1950 σπούδασε στη Σοβιετική Ένωση στο Κρατικό Τεχνικό Πανεπιστήμιο Μπάουμαν της Μόσχας και στο Τμήμα Μαθηματικών και Μηχανικής του Κρατικού Πανεπιστημίου της Μόσχας. Στη συνέχεια επέστρεψε στην Κίνα και έγινε επικεφαλής του Γραφείου Κυβερνητικής Έρευνας στο Ινστιτούτο Μαθηματικών της Κινεζικής Ακαδημίας Επιστημών. Ήταν ειδικός στην εφαρμογή της θεωρίας ελέγχου στην καθοδήγηση πυραύλων. Εργάστηκε επίσης για το Έβδομο Υπουργείο Μηχανοκατασκευών, το οποίο αργότερα μετονομάστηκε σε Υπουργείο Αεροδιαστημικής. Το 1978 άρχισε να επικεντρώνεται στις σχέσεις μεταξύ της θεωρίας ελέγχου και της δημογραφίας.

Για να κατανοήσουμε το πλαίσιο της εργασίας του Σονγκ Τζιαν σχετικά με τη δυναμική του πληθυσμού, θα πρέπει πρώτα να δώσουμε μια ιδέα για το τι είναι η «θεωρία ελέγχου». Πρόκειται για τη μελέτη δυναμικών συστημάτων των οποίων η συμπεριφορά εξαρτάται από ορισμένες παραμέτρους που μπορούν να τροποποιηθούν με την πάροδο του χρόνου προκειμένου να βελτιστοποιηθεί ένα δεδομένο κριτήριο. Η θεωρία αυτή είχε αναπτυχθεί ιδιαίτερα σε σχέση με τα διαστημικά προγράμματα στις ΗΠΑ και στην ΕΣΣΔ. Πράγματι, οι μηχανικοί έπρεπε να «ελέγχουν» την τροχιά των διαστημικών λεωφορείων προκειμένου να φέρουν τους δορυφόρους στην τροχιά τους γύρω από τη Γη. Αλλά οι εφαρμογές δεν περιορίζονταν σε φυσικά ή μηχανικά προβλήματα. Οι πολιτικές ελέγχου

[1] Σονγκ είναι το οικογενειακό όνομα. Γράφεται πάντα πρώτο στα κινέζικα.

Σχήμα 25.1: Σονγκ Τζιαν

των γεννήσεων θα μπορούσαν επίσης να θεωρηθούν ως ένα είδος προβλήματος βέλτιστου ελέγχου με τη μαθηματική έννοια.

Θα πρέπει επίσης να αναφερθεί το δοκίμιο με τίτλο «Τα όρια της ανάπτυξης: Μια έκθεση για το πρόγραμμα της Λέσχης της Ρώμης σχετικά με την κατάσταση της ανθρωπότητας», που δημοσιεύθηκε το 1972 και γράφτηκε από μια ομάδα του Τεχνολογικού Ινστιτούτου της Μασαχουσέτης (MIT). Η μελέτη αυτή βασίστηκε σε ένα μαθηματικό μοντέλο της παγκόσμιας οικονομικής ανάπτυξης που λάμβανε υπόψη τους φυσικούς πόρους, το μέγεθος του πληθυσμού και τη ρύπανση. Η έκθεση υπέδειξε ότι η παγκόσμια οικονομία οδεύει προς μια καταστροφή λόγω εξάντλησης των μη ανανεώσιμων πόρων, λόγω έλλειψης τροφίμων για τον πληθυσμό ή λόγω υπερβολικής ρύπανσης. Ο εθελοντικός περιορισμός των γεννήσεων ήταν μία από τις προτεινόμενες λύσεις. Εν ολίγοις επρόκειτο για ένα είδος σύγχρονης εκδοχής των θέσεων του Μάλθους. Η έκθεση βρήκε μεγάλη απήχηση στη Δύση κατά τη δεκαετία του 1970.

Από την ίδρυση της Λαϊκής Δημοκρατίας το 1949, το ποσοστό γεννήσεων στην Κίνα ήταν πολύ υψηλό, εκτός από την καταστροφική περίοδο του «Μεγάλου Άλματος προς τα Εμπρός». Στα μέσα της δεκαετίας του 1970 η Κίνα ανέκαμπτε σιγά-σιγά από την Πολιτιστική Επανάσταση. Ο οικογενειακός προγραμματισμός προέτρεπε τις γυναίκες να καθυστερούν τις γεννήσεις, να αυξάνουν το χρονικό διάστημα μεταξύ δύο διαδοχικών γεννήσεων και να αποκτούν λιγότερα παιδιά. Ο Ντενγκ Σιαοπίνγκ, ο οποίος αναδείχθηκε νέος ηγέτης μετά το θάνατο του Μάο Τσετούνγκ το 1976, ξεκίνησε το 1978 την πολιτική των «τεσσάρων εκσυγχρονισμών»: γεωργία, βιομηχανία, επιστήμη και τεχνολογία, και εθνική άμυνα. Το μέγεθος και η αύξηση του κινεζικού πληθυσμού θεωρήθηκαν τότε ως σημαντικά εμπόδια σε αυτούς τους εκσυγχρονισμούς. Οι επιστήμονες που εργάζονταν μέχρι τότε σε στρατιωτικές εφαρμογές ενθαρρύνθηκαν να βρουν λύσεις γι αυτό το δύσκολο πρόβλημα.

Με αυτό το υπόβαθρο, ο Σονγκ Τζιαν πήγε το 1978 στο Ελσίνκι για ένα συνέδριο της Διεθνούς Ομοσπονδίας Αυτόματου Ελέγχου. Εκεί παρατήρησε ότι ορισμένοι ερευνητές στην Ευρώπη προσπαθούσαν να εφαρμόσουν τη θεωρία του ελέγχου στα πληθυσμιακά προβλήματα με την ιδέα ότι ένας αυστηρός έλεγχος των γεννήσεων θα μπορούσε τελικά να αποτρέψει τις καταστροφές που ανακοινώθηκαν από την έκθεση για τα «Όρια της ανάπτυξης». Επιστρέφοντας στην Κίνα συγκρότησε μια μικρή ομάδα, στην οποία συμμετείχαν ο συνάδελφός του Υυ Τζινγκγιουάν και ο ειδικός σε θέματα υπολογιστών Λι Γκουανγκ-Ιουάν, για να εφαρμόσει αυτό το είδος μαθηματικής μοντελοποίησης σε δεδομένα που αφορούσαν τον κινεζικό πληθυσμό. Εκείνη την εποχή η επιστημονική επικοινωνία μεταξύ της Κίνας και του υπόλοιπου κόσμου ήταν σπάνια. Η ομάδα ανέπτυξε εκ νέου τις εξισώσεις που περιγράφουν την εξέλιξη της ηλικιακής δομής ενός πληθυσμού, με τον ίδιο τρόπο που είχαν κάνει οι Λότκα και ΜακΚέντρικ (βλ. κεφάλαια 10 και 16). Χρησιμοποιώντας ένα μοντέλο συνεχούς χρόνου, ας ορίσουμε

- $P(x,t)$ τον πληθυσμό ηλικίας x τη χρονική στιγμή t,
- $m(x)$ τη θνησιμότητα στην ηλικία x,
- $P_0(x)$ την ηλικιακή διάρθρωση του πληθυσμού τη χρονική στιγμή $t=0$,
- $b(t)$ τη συνολική γονιμότητα των γυναικών τη χρονική στιγμή t, δηλαδή το μέσο αριθμό παιδιών που θα αποκτούσε μια γυναίκα κατά τη διάρκεια της ζωής της, εάν η ειδική για την ηλικία γονιμότητα παρέμενε όπως είναι τη χρονική στιγμή t,
- f το ποσοστό των γεννήσεων γυναικών,
- $h(x)$ την κατανομή πιθανότητας της ηλικίας της μητέρας όταν γεννιέται ένα παιδί ($\int_0^{+\infty} h(x)\,dx = 1$).

Με αυτούς τους συμβολισμούς και τις υποθέσεις, η εξέλιξη της ηλικιακής δομής μπορεί να μοντελοποιηθεί από τη μερική διαφορική εξίσωση

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

με την αρχική συνθήκη $P(x,0) = P_0(x)$ και την οριακή συνθήκη

$$P(0,t) = b(t)\,f\int_0^{+\infty} h(x)\,P(x,t)\,dx\,,$$

όπου $b(t)$ είναι η παράμετρος που πρέπει να ελεγχθεί. Εάν η συνολική γονιμότητα των γυναικών είναι σταθερή και πάνω από το κρίσιμο όριο

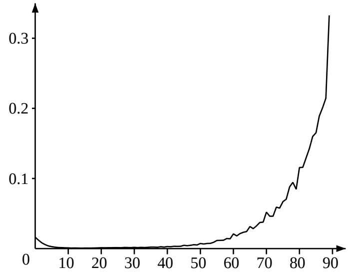
$$b^* = 1/\left[f\int_0^{+\infty} h(x)\, e^{-\int_0^x m(y)\,dy}\, dx\right],$$

τότε ο πληθυσμός αυξάνεται εκθετικά. Αυτό το κριτήριο είναι παρόμοιο με εκείνο του Λότκα με τον τύπο (10.2). Η ομάδα του Σονγκ Τζιαν εξέτασε επίσης τη χρονικά διακριτή εκδοχή του μοντέλου, η οποία είναι παρόμοια με το μοντέλο του Λέσλι (βλ. Κεφάλαιο 21). Έστω $P_{k,n}$ ο πληθυσμός ηλικίας k το έτος n. Εισάγετε ομοίως τα m_k, b_n και h_k. Τότε

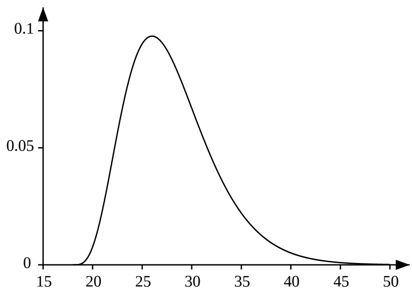
$$P_{k+1,n+1} = (1-m_k)\,P_{k,n}\ , \quad P_{0,n+1} = b_n\, f \sum_{k\geqslant 0} h_k\, P_{k,n}\,.$$

Γνωρίζοντας από δειγματοληπτικές έρευνες τη θνησιμότητα m_k (σχήμα 25.2), το ποσοστό των γεννήσεων γυναικών $f \approx 0{,}487$, την ηλικιακή κατανομή των μητέρων h_k (σχήμα 25.3), την αρχική συνθήκη $P_{k,0}$ που είναι η ηλικιακή δομή του πληθυσμού το 1978 (σχήμα 25.4) και μεταβάλλοντας τη συνολική γονιμότητα b (που θεωρείται σταθερή σε όλη τη διάρκεια κάθε προσομοίωσης), η ομάδα του Σονγκ Τζιαν μπόρεσε να κάνει δημογραφικές προβλέψεις για τη χώρα τους με χρονικό ορίζοντα εκατό ετών, από το 1980 έως το 2080 (σχήμα 25.5). Δεδομένων των απαιτούμενων χιλιάδων προσθέσεων και πολλαπλασιασμών (το έτος n κυμαίνεται μεταξύ 0 και 100 ετών, η ηλικία k μεταξύ 0 και 90 ετών), ένας υπολογιστής ήταν απαραίτητος. Εκείνη την εποχή στην Κίνα λίγοι άνθρωποι είχαν πρόσβαση σε τέτοιο εξοπλισμό, εκτός από εκείνους που εργάζονταν για τον στρατό. Ο Σονγκ Τζιαν, κορυφαίος εμπειρογνώμονας στην καθοδήγηση πυραύλων, ήταν ένας από αυτούς.

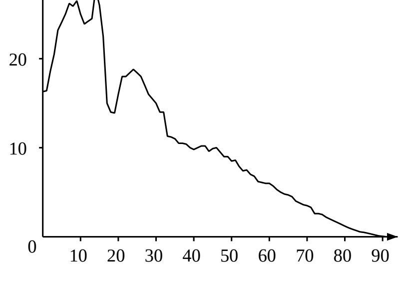
Οι προβολές έδειξαν ότι ακόμη και αν η Κίνα διατηρούσε τη γονιμότητα του 1978 με $b = 2{,}3$ παιδιά ανά γυναίκα, η οποία βρίσκεται ακριβώς πάνω από το κρίσιμο όριο που εκτιμάται ότι είναι το $b^* = 2{,}19$, ο πληθυσμός θα αυξανόταν από 980 εκατομμύρια το 1980 σε 2,12 δισεκατομμύρια το 2080. Αλλά η Κίνα χρησιμοποιούσε ήδη σχεδόν όλη τη γη που θα μπορούσε να χρησιμεύσει για τη γεωργία. Είχε μάλιστα την τάση να χάσει μέρος αυτής της γης λόγω της ερημοποίησης και της αστικοποίησης. Πώς θα έθρεφε έναν τέτοιο πληθυσμό αν η πρόοδος στις γεωργικές αποδόσεις δεν ήταν επαρκής; Πρόκειται για το ίδιο ερώτημα που είχε εξετάσει ο Μάλθους δύο αιώνες νωρίτερα. Με τη γονιμότητα του 1975 $b = 3{,}0$, ο πληθυσμός θα μπορούσε να φτάσει ακόμη και τα 4,26 δισεκατομμύρια το 2080. Με $b = 2{,}0$, ο πληθυσμός θα έφτανε το μέγιστο των 1,53 δισεκατομμυρίων γύρω στο 2050 πριν αρχίσει να μειώνεται ελαφρώς. Με $b = 1{,}5$, το μέγιστο



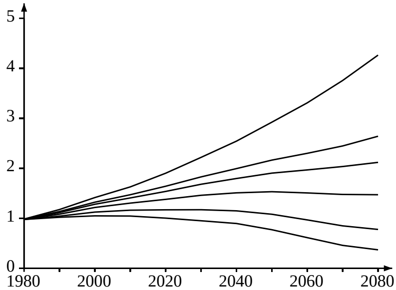
Σχήμα 25.2: Θνησιμότητα (ανά έτος) σε συνάρτηση με την ηλικία το 1978.



Σχήμα 25.3: Εξομαλυμένη μορφή της γονιμότητας (ανά έτος) σε συνάρτηση με την ηλικία το 1978.



Σχήμα 25.4: Ηλικιακή πυραμίδα το 1978. Οριζόντιος άξονας: ηλικία. Κάθετος άξονας: πληθυσμός (σε εκατομμύρια).



Σχήμα 25.5: Δημογραφικές προβολές (σε δισεκατομμύρια) με βάση διαφορετικές υποθέσεις για τον μέσο αριθμό παιδιών ανά γυναίκα. Από κάτω προς τα πάνω: $b \in \{1{,}0,\ 1{,}5\ 2{,}0,\ 2{,}3,\ 2{,}5,\ 3{,}0\}$.

του 1,17 δισεκατομμυρίου θα επιτευχθεί γύρω στο 2030. Με $b = 1{,}0$, το μέγιστο θα ήταν μόλις 1,05 δισεκατομμύρια και θα επιτυγχανόταν γύρω στο 2000. Με αυτή την υπόθεση, ο πληθυσμός θα επανέλθει στο επίπεδο του 1978 μόνο μέχρι το 2025.

Το πιο εκπληκτικό μέρος αυτής της εργασίας ήταν οι πρακτικές συνέπειές της, στην πραγματικότητα απαράμιλλης σημασίας στην ιστορία της μαθηματικής δυναμικής των πληθυσμών. Πράγματι, ο Λι Γκουανγκ-Ιουάν παρουσίασε τα αποτελέσματα των προσομοιώσεων της ομάδας τον Δεκέμβριο του 1979 κατά τη διάρκεια ενός συμποσίου για τον πληθυσμό στο Τσένγκντου της επαρχίας Σιτσουάν[2]. Τον Ιανουάριο του 1980, οι Σονγκ Τζιαν, Υυ Τζινγκγιουάν και Λι Γκουανγκ-Ιουάν δημοσίευσαν τα αποτελέσματα αυτά σε ένα κινεζικό οικονομικό περιοδικό, υποστηρίζοντας παρεμπιπτόντως την πολιτική του ενός παιδιού. Έστειλαν επίσης το άρθρο τους – «Μια έκθεση ποσοτικής έρευνας για το ζήτημα της πληθυσμιακής ανάπτυξης της Κίνας» – στον κορυφαίο επιστήμονα της Κίνας Κουιάν Ξουεσέν, ο οποίος το προώθησε με συστάσεις στον επικεφαλής της διοίκησης προγραμματισμού γεννήσεων. Τα αποτελέσματα της ομάδας του Σονγκ Τζιαν έκαναν βαθιά εντύπωση στους περισσότερους πολιτικούς ηγέτες. Αυτοί ήταν ήδη πεπεισμένοι για την αναγκαιότητα ενός αυξημένου ελέγχου των γεννήσεων παρά τα όσα είχε γράψει ο Μαρξ (βλ. Κεφάλαιο 5), αλλά εξακολουθούσαν να διστάζουν ως προς το επίπεδο του ελέγχου. Τον Φεβρουάριο του 1980, το Κρατικό Συμβούλιο και η Κεντρική Επιτροπή του Κόμματος καθόρισαν ως στόχο για τον κινεζικό πληθυσμό το 1,2 δισεκατομμύριο για τον ορίζοντα του 2000. Τον Μάρτιο του 1980, τα

[2] Εδώ και παρακάτω, συνοψίζουμε τη λεπτομερή περιγραφή της Σούζαν Γκρίνχαλγκ [1,2].

αποτελέσματα της ομάδας του Σονγκ Τζιαν δημοσιεύτηκαν στην «Λαϊκή Ημερησία». Τον Απρίλιο, μια επιτροπή από πολιτικούς ηγέτες και ειδικούς σε θέματα πληθυσμού εξέτασε τις περιβαλλοντικές και οικονομικές συνέπειες της αύξησης του πληθυσμού και κατέληξε στο συμπέρασμα ότι η πολιτική του ενός παιδιού ήταν απαραίτητη για την επίτευξη του στόχου που είχε θέσει ο Ντενγκ Ξιαοπίνγκ για το κατά κεφαλήν εισόδημα το έτος 2000. Η πολιτική έγινε επίσημη τον Σεπτέμβριο του ίδιου έτους και μια ανοιχτή επιστολή που την εξηγούσε στον πληθυσμό δημοσιεύθηκε στην πρώτη σελίδα της «Λαϊκή Ημερησίας».

Μέχρι το 1983, θα εξακολουθήσουν να υπάρχουν πολλές μη εξουσιοδοτημένες γεννήσεις. Αποφασίστηκε ότι ένα μέλος κάθε ζευγαριού με ήδη δύο παιδιά θα στειρωνόταν και ότι κάθε απαγορευμένη εγκυμοσύνη θα διακόπτονταν. Ωστόσο, αρχής γενομένης από το 1984, τα αγροτικά ζευγάρια με μία μόνο κόρη είχαν τη δυνατότητα να αποκτήσουν ένα δεύτερο παιδί. Η πολιτική του ενός παιδιού παρέμεινε σε ισχύ μέχρι το 2015. Ορισμένες προσαρμογές είχαν εισαχθεί τα τελευταία χρόνια της εφαρμογής της: αν σε ένα ζευγάρι τόσο ο άνδρας όσο και η γυναίκα ήταν μοναχοπαίδια, τότε μπορούσαν να αποκτήσουν δύο παιδιά. Τα κατασταλτικά μέτρα κατά των ζευγαριών που είχαν περισσότερα από ένα παιδιά ήταν σκληρά: οι δημόσιοι υπάλληλοι κινδύνευαν να χάσουν τη δουλειά τους, έπρεπε να καταβληθεί ένα δαπανηρό πρόστιμο για να ληφθούν τα διοικητικά έγγραφα για τη φοίτηση ενός δεύτερου παιδιού κ.λπ. Συνοψίζοντας, είναι δύσκολο να βρει κανείς στην ιστορία της μαθηματικής μοντελοποίησης ένα άλλο παράδειγμα με τόσο ισχυρό κοινωνικό αντίκτυπο. Φυσικά, η εργασία του Σονγκ Τζιαν και των συνεργατών του ήταν μόνο ένα από τα στοιχεία που οδήγησαν στην επιλογή της πολιτικής του ενός παιδιού. Φαίνεται όμως ότι έπαιξε σημαντικό ρόλο.

Όπως και στα προηγούμενα κεφάλαια, ο ρόλος της μαθηματικής μοντελοποίησης μπορεί να αποτελέσει αντικείμενο προβληματισμού. Ξεκινώντας από μια κατάσταση της πραγματικής ζωής, κατασκευάζεται ένα μοντέλο. Μπορεί να αναλυθεί μαθηματικά ή να προσομοιωθεί με υπολογιστή. Στη συνέχεια μπορεί κανείς να κατανοήσει πώς συμπεριφέρεται το μοντέλο όταν μεταβάλλονται ορισμένες παράμετροι. Ωστόσο, τα μαθηματικά δεν λένε αν το μοντέλο είναι μια πιστή εικόνα της πραγματικής ζωής. Ορισμένες πολύ σημαντικές πτυχές μπορεί να έχουν αγνοηθεί. Ορισμένα μοντέλα περιέχουν επίσης μια αντικειμενική συνάρτηση, για παράδειγμα τη διατήρηση του κινεζικού πληθυσμού κάτω από 1,2 δισεκατομμύρια. Τα μαθηματικά δεν λένε αν αυτός ο στόχος ήταν εύλογος[3].

[3] Ο πληθυσμός το έτος 2000 εκτιμήθηκε ότι ήταν 1,264 δισεκατομμύρια. Το κατά κεφαλήν εισόδημα αυξήθηκε περίπου από \$200 σε \$1.000 δολάρια μεταξύ 1980 και

Το 1980 ο Σονγκ Τζιαν ήταν επίσης συν-συγγραφέας της νέας έκδοσης του βιβλίου με τίτλο «Μηχανική Κυβερνητική» του Τσιαν Συέσεν, του «πατέρα» του κινεζικού διαστημικού προγράμματος. Στη συνέχεια κατείχε διάφορες πολιτικές θέσεις υψηλού επιπέδου: υφυπουργός και επικεφαλής επιστήμονας-μηχανικός του Υπουργείου Αεροδιαστημικής (1981–1984), μέλος της Κεντρικής Επιτροπής του Κινεζικού Κομμουνιστικού Κόμματος (1982–2002), πρόεδρος της Κρατικής Επιτροπής Επιστήμης και Τεχνολογίας (1985–1998), Σύμβουλος του Κράτους (1986–1998) κ.λπ. Δημοσίευσε επίσης δύο άλλα βιβλία που έχουν μεταφραστεί στα αγγλικά: «Πληθυσμιακός έλεγχος στην Κίνα» (1985, με τους Τουάν Τσι-Χσιέν και Γιου Τζινγκγιουάν) και «Πληθυσμιακός συστηματικός έλεγχος» (1988, με τον Γιου Τζινγκγιουάν). Αυτά τα βιβλία αναπτύσσουν τη θεωρία του βέλτιστου ελέγχου που εφαρμόζεται στη δυναμική του πληθυσμού. Ο Σονγκ Τζιαν εξελέγη το 1991 στην Κινεζική Ακαδημία Επιστημών και το 1994 στην Ακαδημία Μηχανικών, της οποίας ήταν πρόεδρος από το 1998 έως το 2002.

Περαιτέρω ανάγνωση

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)

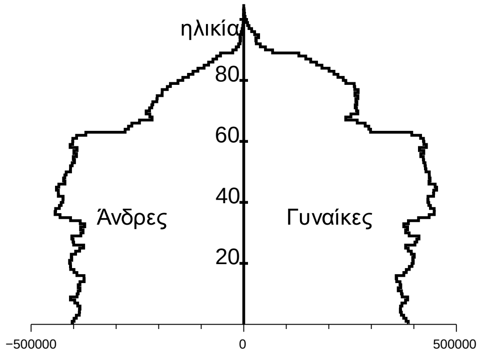
2000. Ταυτόχρονα, η αναλογία των φύλων έχει γίνει εξαιρετικά μεροληπτική προς τα αγόρια, κυρίως λόγω των εκτρώσεων με επιλογή φύλου.

Κεφάλαιο 26

Ορισμένα σύγχρονα προβλήματα

Αυτό το κεφάλαιο παρουσιάζει μια σύντομη επισκόπηση ορισμένων σύγχρονων προβλημάτων της μαθηματικής δυναμικής των πληθυσμών: γήρανση του πληθυσμού στη δημογραφία - αναδυόμενες ασθένειες (AIDS, SARS, ασθένειες που μεταδίδονται με ξενιστές...) και πολιτική εμβολιασμού στην επιδημιολογία - αλιευτικές πολιτικές στην οικολογία - διασπορά γενετικά τροποποιημένων οργανισμών στη γενετική του πληθυσμού. Αναφέρονται τα εξειδικευμένα ιδρύματα που εργάζονται στη Γαλλία για τη μοντελοποίηση αυτών των προβλημάτων. Τονίζονται επίσης διάφορες πτυχές των ερευνητικών εργασιών.

Στη δημογραφία, τις τελευταίες δεκαετίες εμφανίστηκε ένα σχετικά νέο πρόβλημα: η γήρανση του πληθυσμού. Το πρόβλημα αυτό απασχολεί όχι μόνο τη Γαλλία (Σχ. 26.1) αλλά και πολλές άλλες ευρωπαϊκές χώρες καθώς και την Ιαπωνία. Έχει σημαντικές οικονομικές και κοινωνικές συνέπειες: συνταξιοδοτικά συστήματα, μεταναστευτικές πολιτικές κ.λπ. Στη Γαλλία, μαθηματικά μοντέλα που προσπαθούν να αναλύσουν το φαινόμενο της γήρανσης αναπτύσσονται από το Εθνικό Ινστιτούτο Δημογραφικών Μελετών (INED) και από το Εθνικό Ινστιτούτο Στατιστικής και Οικονομικών Μελετών (INSEE). Μια από τις δυσκολίες των δημογραφικών προβλέψεων έγκειται στο γεγονός ότι οι ρυθμοί γεννήσεων μπορεί να μεταβάλλονται σημαντικά με την πάροδο του χρόνου χωρίς να είναι προβλέψιμοι ούτε μια δεκαετία πριν. Αυτό είναι ιδιαίτερα εντυπωσιακό αν ανατρέξει κανείς στις προβλέψεις που έγιναν το 1968 για τον πληθυσμό της Γαλλίας το 1985: οι προβλέψεις αυτές απέτυχαν να προβλέψουν τη μείωση του ρυθμού γεννήσεων που σημειώθηκε κατά τη δεκαετία του 1970. Θα ήταν ενδιαφέρον να επανεξετάσει κανείς όλες τις προβλέψεις που βασίστηκαν σε μαθηματικά μοντέλα και αποδείχθηκαν λανθασμένες, ιδίως εκείνες που βρήκαν απήχηση στα μέσα ενημέρωσης. Αυτό θα εξισορροπούσε την εντύπωση της «προόδου» που δίνει το παρόν βιβλίο, εντύπωση η οποία μπορεί να έχει ήδη φανεί ύποπτη στον αναγνώστη μετά την ανάγνωση του κεφαλαίου για την κινεζική πολιτική του ενός παιδιού. Όσον αφορά το τελευταίο θέμα, ένα νέο πρόβλημα απασχολεί πλέον την επικαιρότητα: πώς μπορεί να μεταβληθεί η πολιτική ώστε να αποφευχθεί το φαινόμενο της ραγδαίας γήρανσης που αναμένεται τις επόμενες δεκαετίες. Και πάλι τα μαθηματικά μοντέλα συμβάλλουν στη συζήτηση.



Σχήμα 26.1: Ηλικιακή πυραμίδα του γαλλικού πληθυσμού την 1η Ιανουαρίου 2010. Πηγή: www.insee.fr.

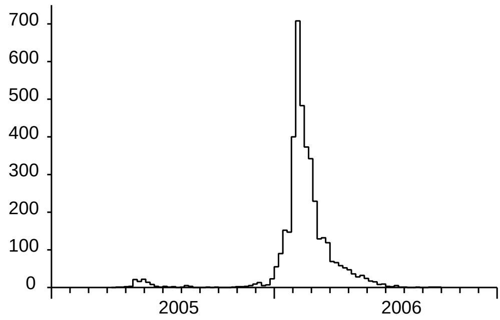
Στην επιδημιολογία, μεταξύ των νέων προβλημάτων που εμφανίστηκαν παγκοσμίως τις τελευταίες δύο δεκαετίες, η εξέλιξη της επιδημίας του AIDS είναι ιδιαίτερα εντυπωσιακή. Ορισμένα μοντέλα προσπαθούν να μαντέψουν το μέλλον της επιδημίας στις πιο πρόσφατα μολυσμένες χώρες, όπως η Ρωσία, η Ινδία ή η Κίνα. Είναι δύσκολο να προβλεφθεί αν η επιδημία θα επιβραδυνθεί όπως στη Δυτική Ευρώπη και τη Βόρεια Αμερική ή αν θα φθάσει σε σημαντικό ποσοστό του πληθυσμού όπως σε ορισμένες υποσαχάριες χώρες. Άλλες αναδυόμενες ασθένειες όπως ο Έμπολα στην Αφρική, ο πυρετός του Δυτικού Νείλου στη Βόρεια Αμερική, το SARS (Σοβαρό Οξύ Αναπνευστικό Σύνδρομο), η γρίπη των πτηνών, η τσικουνγκούνια ή η γρίπη H1N1 έχουν εξεταστεί με μαθηματικά μοντέλα, αν και ομολογουμένως με μικρή επιτυχία.

Για το SARS, μια δυσκολία μοντελοποίησης ήταν ότι η επιδημία παρέμενε σχετικά περιορισμένη στο εσωτερικό κάθε χώρας, αλλά μπορούσε να εξαπλωθεί πολύ γρήγορα από χώρα σε χώρα (Χονγκ Κονγκ και Κίνα, Σιγκαπούρη, Καναδάς...). Ο τυχαίος χαρακτήρας των καμπυλών της επιδημίας σε κάθε νέα εστία δεν μπορούσε να αγνοηθεί. Όπως είδαμε στα κεφάλαια 16 και 22, είναι συνήθως πιο δύσκολο να χειριστούμε τα στοχαστικά μοντέλα .

Για την επιδημία τσικουνγκούνια που εκδηλώθηκε μεταξύ 2005 και 2006 στη νήσο Ρεϋνιόν (γαλλικό υπερπόντιο έδαφος στον Ινδικό Ωκεανό), ορισμένα μοντέλα εμπνεύστηκαν από εκείνο του Ρος για την ελονοσία (βλ. Κεφάλαιο 12), καθώς και οι δύο ασθένειες μεταδίδονται από κουνούπια. Μια σημαντική πτυχή που έπρεπε να ληφθεί υπόψη ήταν η επίδραση της εποχικότητας. Πράγματι, ο πληθυσμός των κουνουπιών μειώνεται κατά τη διάρκεια του νότιου χειμώνα, μειώνοντας έτσι τη μετάδοση της νόσου. Αυτό φαίνεται στο Σχήμα 26.2, το οποίο δείχνει τον αριθμό των νέων κρουσμάτων που αναφέρονται κάθε εβδομάδα από ένα μικρό δίκτυο περίπου τριάντα γενικών ιατρών που καλύπτουν μόνο ένα κλάσμα του πληθυσμού του νησιού. Το δίκτυο δεν εντόπισε κανένα νέο κρούσμα κατά τη διάρκεια αρκετών εβδομάδων τον Σεπτέμβριο και τον Οκτώβριο του 2005, αλλά η μετάδοση της νόσου εξακολουθούσε να συνεχίζεται. Μαθηματικά μοντέλα της επιδημίας αναπτύχθηκαν στο Εθνικό Ινστιτούτο Υγείας και Ιατρικής Έρευνας (INSERM) και στο Ινστιτούτο Τροπικών Ερευνών (IRD). Παρά τα μοντέλα αυτά, κανείς δεν μπόρεσε να προβλέψει ότι η επιδημία δεν θα εξέλιπε πριν από το τέλος του νότιου χειμώνα του 2005, όταν είχε μολύνει μόλις μερικές χιλιάδες άτομα. Τελικά, μολύνθηκε σχεδόν το ένα τρίτο του πληθυσμού του νησιού, δηλαδή περίπου 266.000 άτομα. Αυτό δείχνει, αν είναι ακόμη αναγκαίο, ότι η πρόβλεψη της εξέλιξης των επιδημιών μπορεί να είναι αρκετά δύσκολη και ότι δεν είναι τόσο εύκολο να διακρίνει κανείς κατά τις πρώτες ημέρες μιας επιδημίας αν θα είναι μια μικρή ή μεγάλη επιδημία. Ένας παραλληλισμός μπορεί να γίνει με την πρόγνωση του καιρού. Αυτό το είδος πρόβλεψης βασίζεται σήμερα σε εντατικές προσομοιώσεις σε υπολογιστές με πολύπλοκα μαθηματικά μοντέλα του ωκεανού και της ατμόσφαιρας. Ωστόσο, οι προβλέψεις πέραν των λίγων ημερών δεν είναι αξιόπιστες.

Από μια πιο θεωρητική άποψη, η επιδημία τσικουνγκούνια έθεσε το ερώτημα πώς να προσαρμοστεί η έννοια του βασικού αριθμού αναπαραγωγής $\mathscr{R}_0$ σε μοντέλα που υποθέτουν ότι το περιβάλλον έχει εποχιακές (π.χ. περιοδικές) διακυμάνσεις. Η προσαρμογή δεν είναι τόσο απλή και αυτό εγείρει κάποιες ανησυχίες σχετικά με το πώς χρησιμοποιήθηκε η παράμετρος $\mathscr{R}_0$ για άλλες επιδημίες που επηρεάζονται από την εποχικότητα, όπως η πανδημία γρίπης H1N1 του 2009.

Ένα άλλο πρόβλημα αυξανόμενου ενδιαφέροντος που προσπάθησαν να αναλύσουν οι επιστήμονες που επικεντρώνονται στην κατασκευή μοντέλων είναι αυτό της ανθεκτικότητας στα φάρμακα (αντιβιοτικά, φάρμακα κατά της ελονοσίας...). Ακόμα στην επιδημιολογία, το επανεχόμενο ερώτημα από την εποχή του Ντάνιελ Μπερνούλι και του Ντ'Αλαμπέρ σχετικά με το πώς να εξισορροπείται το κόστος και το όφελος όταν η έγχυση ενός εμβολίου ενέχει πιθανό κίνδυνο εξακολουθεί να αποτελεί αντικείμενο διαμάχης και μπορεί να παραμείνει πάντα έτσι καθώς η ευαισθησία στον κίνδυνο αλλάζει. Ως εκ τούτου, μετά από ορισμένες ενδείξεις ότι το εμ-



Σχήμα 26.2: Η επιδημία τσικουνγκούνια στη νήσο Ρεϋνιόν το 2005-2006. Αριθμός νέων κρουσμάτων που αναφέρθηκαν ανά εβδομάδα από ένα μικρό δίκτυο ιατρών ως συνάρτηση του χρόνου. Η πρώτη μικρή κορύφωση συνέβη τον Μάιο του 2005, η δεύτερη μεγάλη κορύφωση τον Φεβρουάριο του 2006. Οι αριθμοί σε αυτό το σχήμα πρέπει να πολλαπλασιαστούν επί 67 περίπου για να προκύψει το πραγματικό μέγεθος της επιδημίας. Πηγή: www.invs.sante.fr.

βόλιο κατά της ηπατίτιδας Β μπορεί να προκαλέσει σοβαρές επιπλοκές σε πολύ μικρό αριθμό περιπτώσεων, το γαλλικό υπουργείο υγείας σταμάτησε το 1998 την εκστρατεία εμβολιασμού στα σχολεία, παρόλο που ο κίνδυνος φαινόταν αμελητέος σε σύγκριση με εκείνον του θανάτου μετά από μόλυνση από τον ιό της ηπατίτιδας Β.

Στην οικολογία η μελέτη της δυναμικής των ιχθυοπληθυσμών εξακολουθεί να δημιουργεί πολλά προβλήματα. Παρόλα αυτά υποτίθεται ότι χρησιμοποιείται ως επιστημονική βάση για τον καθορισμό αλιευτικών ποσοστώσεων και την επιβολή άλλων περιορισμών. Η υπεραλίευση του γαύρου στον Βισκαϊκό Κόλπο και του κόκκινου τόνου στη Μεσόγειο Θάλασσα είναι δύο μόνο πρόσφατα παραδείγματα. Καθώς η εκτίμηση του ιχθυαποθέματος είναι συχνά αναξιόπιστη, τα μοντέλα που χρησιμοποιούν τέτοια δεδομένα πρέπει να εξετάζονται με προσοχή. Στη Γαλλία αυτού του είδους οι μελέτες αναλαμβάνονται κυρίως από το Ινστιτούτο Ερευνών για την Εκμετάλλευση της Θάλασσας (IFREMER). Ορισμένα μαθηματικά μοντέλα έπαιξαν επίσης ρόλο σε παλαιότερες αποφάσεις της Διεθνούς Επιτροπής Φαλαινοθηρίας.

Στη γενετική των πληθυσμών, η διασπορά των γενετικά τροποποιημένων οργανισμών είναι επίσης ένα αντικείμενο διαμάχης που ορισμένοι ερευνητές έχουν προσπαθήσει να μελετήσουν χρησιμοποιώντας μοντέλα «αντίδρασης-διάχυσης» εμπνευσμένα από εκείνο του Φίσερ (βλ. Κεφάλαιο 20). Στη Γαλλία, αυτός είναι ο τομέας του Εθνικού Ινστιτούτου Έρευνας στη Γεωπονία (INRAE).

Από την πιο θεωρητική πλευρά της έρευνας, μπορούμε να αναφέρουμε:

- τις εργασίες για τις μερικές διαφορικές εξισώσεις, όπως οι εξισώσεις διάχυσης (βλ. Κεφάλαιο 20) ή οι εξισώσεις με ηλικιακή δομή (βλ. Κεφάλαιο 16),
- τις εργασίες για τα στοχαστικά μοντέλα με ή χωρίς χωρική διάσταση (βλέπε κεφάλαια 16 και 22), συμπεριλαμβανομένων εκείνων για τα τυχαία δίκτυα που μοντελοποιούν την εξάπλωση των επιδημιών και εκείνων που αναζητούν ντετερμινιστικές προσεγγίσεις.

Αυτό το είδος έρευνας διεξάγεται κυρίως από εφαρμοσμένους μαθηματικούς. Τα τελευταία χρόνια, έχουν εισαχθεί αρκετά μεταπτυχιακά μαθήματα μαθηματικής βιολογίας σε γαλλικά πανεπιστήμια και άλλα ιδρύματα τριτοβάθμιας εκπαίδευσης.

Όπως και άλλα επιστημονικά πεδία, η μαθηματική μελέτη της δυναμικής των πληθυσμών οργανώνεται κυρίως μέσω:

- επιστημονικών εταιρειών: Ολλανδική Εταιρεία Θεωρητικής Βιολογίας (από το 1970), Εταιρεία Μαθηματικής Βιολογίας (1973), Γαλλόφωνη Εταιρεία Θεωρητικής Βιολογίας (1985), Κινεζική Εταιρεία Μαθηματικής Βιολογίας (1985), Ιαπωνική Εταιρεία Μαθηματικής Βιολογίας (1989), Ευρωπαϊκή Εταιρεία Μαθηματικής και Θεωρητικής Βιολογίας (1991), Εταιρεία Μαθηματικής Βιολογίας της Λατινικής Αμερικής (2002) κ.λπ.
- εξειδικευμένων περιοδικών: *Acta Biotheoretica* (από το 1935), *Bulletin of Mathematical Biology* (1939), *Mathematical Biosciences* (1967), *Journal of Mathematical Biology* (1974), *Mathematical Medicine and Biology* (1984), *Mathematical Population Studies* (1988), *Mathematical Biosciences and Engineering* (2004), *International Journal of Biomathematics* (2008), *Biomath* (2012) κ.λπ.
- συνεδρίων: Ετήσια Συνάντηση της Εταιρείας Μαθηματικής Βιολογίας, Υπολογιστική και Μαθηματική Δυναμική Πληθυσμών, Ευρωπαϊκό Συνέδριο Μαθηματικής και Θεωρητικής Βιολογίας κ.λπ.

Έγινε αναφορά μόνο στα στοιχεία που ισχυρίζονται ότι βρίσκονται ρητά στη διεπαφή μεταξύ των μαθηματικών και των εφαρμογών τους στη δυναμική των πληθυσμών. Αλλά για κάθε συγκεκριμένο τομέα (δημογραφία, οικολογία, πληθυσμιακή γενετική, επιδημιολογία κ.ο.κ.), μπορεί κανείς να βρει παρόμοια στοιχεία με μεταβλητή δόση μαθηματικής μοντελοποίησης.

Εν κατακλείδι, ο ενδιαφερόμενος αναγνώστης καλείται να ρίξει μια ματιά στα πρωτότυπα άρθρα που είναι διαθέσιμα στον παγκόσμιο ιστό. Οι διευθύνσεις παρατίθενται στις παραπομπές στο τέλος κάθε κεφαλαίου. Όπως έγραψε κάποτε ο Ρόναλντ Φίσερ για τον Μέντελ:

> «Η Ιστορία της Επιστήμης έχει υποφέρει σε μεγάλο βαθμό από τη χρήση από τους καθηγητές υλικού από δεύτερο χέρι και τη συνεπακόλουθη παράλειψη των συνθηκών και της πνευματικής ατμόσφαιρας μέσα στην οποία έγιναν οι μεγάλες ανακαλύψεις του παρελθόντος. Μια μελέτη από πρώτο χέρι είναι πάντα διδακτική και συχνά γεμάτη εκπλήξεις.»

Περαιτέρω ανάγνωση

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/

Σχήματα

- σ. 6. Πορτρέτο του Τόμας Μάρρεϊ (περίπου 1687) που φυλάσσεται από τη Βασιλική Εταιρεία του Λονδίνου. Chapman, S.: Edmond Halley, F.R.S. 1656–1742. *Notes Rec. R. Soc. Lond.* 12, 168–174 (1957) © The Royal Society.
- σ. 13. Πορτρέτο του Εμάνουελ Χάντμαν (1753) που φυλάσσεται στο μουσείο τέχνης της Βασιλείας. *Leonhard Euler 1707–1783, Beiträge zu Leben und Werk*. Birkhäuser, Basel (1983)
- σ. 20. Πορτραίτο που κάποτε κατείχε η Petri-Kirche, το οποίο πιθανότατα καταστράφηκε κατά τη μάχη του Βερολίνου το 1945. Reimer, K.F.: Johann Peter Süssmilch, seine Abstammung und Biographie. *Arch. soz. Hyg. Demogr.* 7, 20–28 (1932)
- σ. 26. Πορτρέτο του Γιόχαν Νικλάους Γκρουθ (περίπου 1750–1755) που φυλάσσεται στο Μουσείο Φυσικής Ιστορίας της Βασιλείας. Speiser, D.: *Die Werke von Daniel Bernoulli*, Band 2. Birkhäuser, Basel (1982)
- σ. 34. Πορτρέτο του Μωρίς Κεντέν ντε Λα Τουρ (1753) που φυλάσσεται στο Μουσείο του Λούβρου στο Παρίσι.
- σ. 38. Πορτρέτο του Τζον Λίννελ (1833) που κατέχει το Haileybury College, Αγγλία. Habakkuk, H.J.: Robert Malthus, F.R.S. (1766-1834). *Notes Rec. R. Soc. Lond.* 14, 99–108 (1959)
- σ. 43. Χαρακτική του Φλαμένγκ (1850). Quetelet, A.: Pierre-François Verhulst. *Annu. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 16, 97–124 (1850)
- σ. 50. Heyde, C.C., Seneta, E.: I. J. Bienaymé, *Statistical Theory Anticipated*. Springer (1977) © Académie des sciences, Institut de France.
- σ. 50. Brun, J., Robinet, A. (éd.): *A. Cournot, études pour le centenaire de sa mort*. Economica / Vrin, Paris (1978)
- σ. 55. Bateson, W.: *Mendel's Principles of Heredity*. Cambridge University Press (1913)
- σ. 60. Pearson, K.: *The Life, Letters, and Labors of Francis Galton*, vol. 1. Cambridge University Press (1914)
- σ. 60. Πορτρέτο του Γουάτσον στη Βιβλιοθήκη του Trinity College, Πανεπιστήμιο του Κέιμπριτζ. Kendall, D.G.: Branching processes since 1873. *J. Lond. Math. Soc.* 41, 385–406 (1966)
- σ. 66. Έγγραφα του Άλφρεντ Λότκα. © Princeton University Library.
- σ. 71. Titchmarsh, E. C.: Godfrey Harold Hardy 1877–1947. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 6, 446–461 (1949)
- σ. 75. Stern, C.: Wilhelm Weinberg. *Genetics* 47, 1–5 (1962)
- σ. 78. G.H.F.N.: Sir Ronald Ross 1857–1932. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 1,

108–115 (1933) © The Royal Society.

- σ. 88. Whittaker, E.T.: Vito Volterra 1860–1940. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 3, 690–729 (1941)
- σ. 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.
- σ. 97. Yates, F.: George Udny Yule. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 8, 308–323 (1952)
- σ. 106. Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.): *Statisticians of the Centuries*. Springer (2001)
- σ. 117. britannica.com/EBchecked/topic/252257/J-B-S-Haldane © Bassano and Vandyk Studios.
- σ. 127. Hill, W.G.: Sewall Wright, 21 December 1889-3 March 1988. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 36, 568–579 (1990) © Llewellyn Studios, Chicago.
- σ. 122. Nybølle, H.C.: Agner Krarup Erlang f. 1. Januar 1878 – d. 3. Februar 1929. *Mat. Tidsskr. B*, 32–36 (1929)
- σ. 122. Nørdlund, N.E.: Johan Frederik Steffensen in memoriam. *Nordisk Mat. Tidsskr.* 10, 105–107 (1962)
- σ. 135. 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)
- σ. 135. *I. G. Petrowsky Selected Works Part I*. Gordon and Breach, Amsterdam (1996) © Taylor and Francis Books UK.
- σ. 141. Φωτογραφία του Ντένις Κέμπσον. Crowcroft, P.: *Elton's Ecologists, a History of the Bureau of Animal Population*. University of Chicago Press (1991)
- σ. 145. © Geoffrey Grimmett.
- σ. 153. 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.
- σ. 153. Harman, O.: *The Price of Altruism*. W. W. Norton, London (2010)
- σ. 159. © Samuel Schlaefli / ETH Zürich.
- σ. 169. Selected works of J. Song. *Science Press*, Beijing (1999) © Song Jian.

Ονόματα ατόμων

Αϊνστάιν (Einstein)
Άντερσον (Anderson)

Βάινμπεργκ (Weinberg)
Βολταίρος (Voltaire)
Βολτέρρα (Volterra)
Βολφ (Wolf)

Γιαγκερς (Jagers)
Γιένσεν (Jensen)
Γιορκ (Yorke)
Γιούλ (Yule)
Γκάλτον (Galton)
Γκόντουιν (Godwin)
Γκουμπελ (Gumbel)
Γκρίνχαλγκ (Greenhalgh)
Γκροντ (Graunt)
Γουάτσον (Watson)
Γουίλις (Willis)
Γουϊτάκερ (Whittaker)

Δαρβίνος (Darwin)
Δουβλίν (Dublin)

Έγκελτον (Eggleton)
Έλντερτον (Elderton)
Έλτον (Elton)
Έρλανγκ (Erlang)

Κένιγκς (Koenigs)
Κέπλερ (Kepler)
Κέρμακ (Kermack)
Κέρσεμποομ (Kersseboom)
Κεσάβα Πάι (Kesava Pai)
Κέστεν (Kesten)
Κετελέ (Quetelet)
Κιμούρα (Kimura)
Κίνγκμαν (Kingman)
Κολμογκόροφ (Колмогоров)
Κοντ (Comte)
Κοντορσέ (Condorcet)
Κόρρενς (Correns)
Κουρνό (Cournot)
Κοχ (Koch)
Κραμπ (Crump)
Κράφοορντ (Crafoord)

Λ′ Οπιτάλ (L'Hôpital)
Λα Κονταμέν (La Condamine)
Λαβεράν (Laveran)
Λάιμπνιτς (Leibniz)
Λάμπερτ (Lambert)
Λαπλάς (Laplace)
Λεονάρντο (Leonardo)
Λέσλι (Leslie)
Λι (Li)
Λισένκο (Лысенко)
Λίτλγουντ (Littlewood)
Λίτρε (Littré)
Λόρεντζ (Lorenz)
Λότκα (Lotka)
Λουδοβίκος (Louis)

ΜακΚέντρικ (McKendrick)
ΜακΚρί (McCrea)
Μαλεκό (Malécot)
Μάλθους (Malthus)
Μάνσον (Manson)
Μάο (Mao)
Μάρκοβ (Марков)
Μαρξ (Marx)
Μέι (May)
Μέιναρντ Σμιθ (Maynard Smith)
Μέντελ (Mendel)
Μετρόπολις (Metropolis)
Μόνταγκιου (Montagu)
Μόντε (Mode)
Μόργκενστερν (Morgenstern)
Μόρτον (Morton)
Μουσολίνι (Mussolini)
Μπαλζάν (Balzan)
Μπενουιστόν ντε Σατόνεφ (Benoiston de Châteauneuf)
Μπερνούλι (Bernoulli)
Μπιενεμέ (Bienaymé)
Μπράουν (Brown)

Μπριγκς (Briggs)
Μπρόντμπεντ (Broadbent)
Μωπερτυί (Maupertuis)

Νάπιερ (Napier)
Νας (Nash)
Νεύτων (Newton)
Νόβακ (Nowak)
Νόιμαν (Neumann)
Νόμπελ (Nobel)
Ντ΄ Αλαμπέρ (d'Alembert)
Ντ΄ Ανκόνα (d'Ancona)
Ντε Βιτ (de Witt)
Ντε Καντόλ (de Candolle)
Ντε Μουάβρ (de Moivre)
Ντε Φρις (de Vries)
Ντεκάρτ (Descartes)
Ντενγκ (Deng)
Ντίριχλετ (Dirichlet)
Ντομπζάνσκι (Добржанский)
Ντούμπλεδεϊ (Doubleday)
Ντυβιλαρ (Duvillard)
Ντύσινγκ (Düsing)

Όιλερ (Euler)
Όστβαλντ (Ostwald)
Ουέλντον (Weldon)
Ούλαμ (Ulam)

Πάνετ (Punnett)
Παστέρ (Pasteur)
Πέρες (Pérès)
Περλ (Pearl)
Περόν (Perron)
Πέτι (Petty)
Πετρόβσκι (Петровский)
Πίρσον (Pearson)
Πισκούνοφ (Пискунов)
Πόλια (Pólya)
Πουανκαρέ (Poincaré)
Πουασσόν (Poisson)
Πράις (Price)

Ράιτ (Wright)
Ραμανούτζαν (Ramanujan)
Ρέιλι (Rayleigh)
Ρης (Riesz)
Ρικκάτι (Riccati)
Ριντ (Reed)
Ρογκοζίνσκι (Rogosinski)
Ρόμπερτσον (Robertson)
Ρος (Ross)
Ρουσσώ (Rousseau)

Σάθμαρι (Szathmáry)
Σαρκόβσκι (Шарковський)
Σαρπ (Sharpe)
Σερεμπρόφσκι (Серебровский)
Σίσμιλχ (Süssmilch)
Σονγκ (Song)
Στάλιν (Сталин)
Στέρλινγκ (Stirling)
Στέφενσεν (Steffensen)

Τέιλορ (Taylor)
Τζάστελ (Justel)
Τζένερ (Jenner)
Τζόνκερ (Jonker)
Τουάν (Tuan)
Τσέμπισεφ (Чебышёв)
Τσέρμακ (Tschermak)
Τσιαν (Qian)

Υυ (Yu)

Φέλλερ (Feller)
Φερχούλστ (Verhulst)
Φικ (Fick)
Φιμπονάτσι (Fibonacci)
Φίσερ (Fisher)
Φλακ (Vlacq)
Φλάμστηντ (Flamsteed)
Φορντ (Ford)
Φουριέ (Fourier)
Φρειδερίκος (Friedrich)
Φρομπένιους (Frobenius)

Χάιγκενς (Huygens)
Χάλεϊ (Halley)
Χάλντεϊν (Haldane)
Χάμερσλεϊ (Hammersley)
Χάμιλτον (Hamilton)
Χαντ (Hudde)
Χάντσκομπ (Handscomb)
Χάξλεϋ (Huxley)
Χάρντι (Hardy)
Χάρπερ (Harper)
Χερτζ (Hertz)
Χιλιόν (Hillion)
Χόπκινς (Hopkins)
Χοστίνσκι (Hostinský)

Περιεχόμενα

Το βιβλίο αυτό παρουσιάζει την ιστορία της μαθηματικής δυναμικής των πληθυσμών -ένα θεωρητικό πεδίο που συνδέεται στενά με τη γενετική, την οικολογία, την επιδημιολογία και τη δημογραφία- στο οποίο τα μαθηματικά έχουν συμβάλει σημαντικά. Εξετάζει την εμφάνιση σημαντικών θεμάτων: της εκθετικής ανάπτυξης -από τον Όιλερ και τον Μάλθους μέχρι την πολιτική ενός παιδιού της Κίνας-, της ανάπτυξης στοχαστικών μοντέλων -από τους νόμους του Μέντελ και το πρόβλημα της εξάλειψης των επωνύμων μέχρι τη θεωρία της διήθησης για την εξάπλωση των επιδημιών-, και τους χαοτικούς πληθυσμούς, όπου ο ντετερμινισμός και η τυχαιότητα διαπλέκονται.

Με τις πρόσφατες εξελίξεις στη μηχανική μετάφραση, το εικονικό μονοπώλιο μιας μόνο γλώσσας στην επιστημονική βιβλιογραφία δεν δικαιολογείται πλέον. Η αυξανόμενη γλωσσική αλλοτρίωση στα πανεπιστήμια μπορεί να αντιστραφεί. Με αυτή την προσεκτικά αναθεωρημένη ελληνική μετάφραση, προωθούμε αυτό το νέο μονοπάτι.

ISBN : 979-10-396-0275-4

15€

Ν. Μπακαέρ / Α. Θ. Οικονόμου Σύντομη ιστορία της μαθηματικής δυναμικής του πληθυσμού