



**HAL**  
open science

# O scurtă istorie a modelării matematice a dinamicii populațiilor

Nicolas Bacaër, Andrei Halanay

► **To cite this version:**

Nicolas Bacaër, Andrei Halanay. O scurtă istorie a modelării matematice a dinamicii populațiilor. , 158 p., 2022, 979-10-343-8992-6. hal-03551697

**HAL Id: hal-03551697**

**<https://hal.science/hal-03551697>**

Submitted on 27 Oct 2023

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Copyright

Nicolas Bacaër

cu Andrei Halanay

și cu participarea lui  
Florin Avram și Florian Munteanu

**O scurtă istorie  
a modelării matematice  
a dinamicii populațiilor**





# **O scurtă istorie a modelării matematice a dinamicii populațiilor**

Nicolas Bacaër

cu Andrei Halanay

și cu participarea lui  
Florin Avram și Florian Munteanu

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

Andrei Halanay  
Universitatea Politehnica din București  
andrei.halanay@upb.ro

Florin Avram  
Universitatea din Pau, Franța  
florin.avram@univ-pau.fr

Florian Munteanu  
Universitatea din Craiova  
florian.munteanu@edu.ucv.ro

Cititorii care doresc să achiziționeze versiunea tipărită a acestei cărți pot trimite un e-mail la nicolas.bacaer@ird.fr.

Poza de pe copertă : Ștefan Popescu, *Au bord du Danube* (1916) © Centrul Pompidou, Paris.

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

*Pour l'édition roumaine :*  
© Nicolas Bacaër, Paris, 2022  
ISBN : 979-10-343-8992-6  
Dépôt légal : janvier 2022

# Introducere

Dinamica populațiilor este un domeniu al științei care încearcă să explice într-un mod simplu variațiile în timp ale mărimii și compoziției populațiilor biologice, cum ar fi cele de oameni, animale, plante sau microorganisme. Este înrudită cu domeniul mai descriptiv al statisticii populațiilor, dar totuși destul de diferită de acesta. Un punct comun este faptul că amândouă utilizează pe scară largă limbajul matematic.

Dinamica populației se află la intersecția mai multor domenii: matematică, științe sociale (demografie), biologie (genetica și ecologia populațiilor) și medicină (epidemiologie). Ca urmare, nu este adesea prezentată ca un întreg, în ciuda similitudinilor dintre problemele întâlnite în diversele aplicații. O excepție notabilă în limba franceză este cartea *Teorii matematice ale populației* de Alain Hillion<sup>1</sup>. Aceasta prezintă subiectul din punctul de vedere al matematicianului, distingând diferite tipuri de modele: modele în timp discret ( $t = 0, 1, 2, \dots$ ), modele în timp continuu ( $t$  este un număr real), modele deterministe (stările viitoare sunt cunoscute exact dacă starea prezentă este cunoscută exact) și modele stocastice (unde probabilitățile joacă un rol).

În cartea de față am încercat să discut același subiect, dar dintr-un punct de vedere istoric. Cercetarea este explicată în contextul său. Sunt incluse scurte biografii ale oamenilor de știință. Acest lucru ar trebui să facă cartea mai ușor de citit pentru cei mai puțin familiarizați cu matematica și, sper, să faciliteze înțelegerea originii problemelor studiate. Dar această carte nu este doar despre istorie. Ea poate servi, de asemenea, ca o introducere în modelarea matematică. A părut important să includem detaliile calculelor mai importante, astfel încât cititorul să poată vedea cu adevărat limitele modelelor studiate. Părțile tehnice sunt evidențiate în casete gri și pot fi sărite la prima lectură. Ultimul capitol se concentrează asupra unor numeroase probleme contemporane din dinamica populațiilor, pentru care analiza matematică oferă speranțe de rezolvare. Pentru cei care doresc să afle mai multe, listele de referințe de la sfârșitul fiecărui capitol includ site-uri web de pe care pot fi descărcate articolele originale.

Nu a fost posibil ca într-o carte de această lungime să se ofere o imagine completă a literaturii acestui domeniu, sau să se menționeze toți oamenii de știință care au contribuit la acest subiect. Alegerea făcută conține în mod necesar o componentă arbitrară, în special pentru ultimele decenii. Sper totuși

---

<sup>1</sup> *Presses Universitaires de France*, Paris, 1986.

că eșantionul ales este suficient de reprezentativ și că persoanele active în domeniu ale căror lucrări nu sunt menționate vor înțelege dilema inerentă într-o introducere scurta.

Publicul ideal pentru această carte ar include:

- Studenți de liceu și universitari care se întrebă ce legături pot exista între cursurile de matematică pe care trebuie să le urmeze și lumea din jurul lor, sau studenți care pregătesc o lucrare personală pe o temă legată de dinamica populației.
- Profesorii de matematică care încearcă să facă cursul lor mai atractiv. Cunoașterea celor patru operații elementare este suficientă pentru a înțelege cea mai mare parte a capitolelor 1, 2 și 5. Capitolul 3 poate servi ca o introducere în aplicațiile logaritmilor. Această carte tratează, de asemenea, următoarele subiecte:
  - ecuații de recurență în capitolele 1, 3, 8, 11, 14, 21, 23, 24;
  - ecuații diferențiale în capitolele 4, 6, 12, 13, 16;
  - ecuații cu derivate parțiale în capitole 20, 25;
  - o ecuație integrală în capitolul 10;
  - aplicații ale teoriei probabilităților în capitole 2, 7, 8, 9, 15, 16, 17, 18, 19, 22.
- Persoane deja familiarizate cu demografia, epidemiologia, genetica sau ecologia și care doresc să compare domeniul lor preferat cu altele care pot implica modele matematice similare.
- Cititori interesați de istoria științei.

Pentru traducerea cărții în limba română, mulțumesc profesorilor Andrei Halanay, Florin Avram și Florian Munteanu, care au ajutat la corectarea traducerii automate a *DeepL*.

## Capitolul 1

### Șirul lui Fibonacci (1202)

În 1202, Leonardo din Pisa, supranumit și Fibonacci, a publicat o carte care a popularizat în Europa sistemul indian de numere zecimale, adoptat și de matematicienii arabi. Printre numeroasele exemple date în carte, unul se referă la creșterea unei populații de iepuri. Acesta este unul dintre cele mai vechi exemple de model matematic pentru dinamica unei populații.

Leonardo din Pisa, numit Fibonacci mult timp după moartea sa, s-a născut în jurul anului 1170 în Republica Pisa, când aceasta se afla la apogeul puterii sale comerciale și militare în lumea mediteraneană. În jurul anului 1192, tatăl lui Fibonacci a fost trimis de republică în portul Bejaia, acum în Algeria, pentru a conduce un post comercial. Fiul său i s-a alăturat la scurt timp după aceea pentru a se pregăti să devină negustor. Leonardo a început să învețe sistemul de numerație zecimal pe care arabii îl aduseseră din India și care este folosit și astăzi aproape în aceeași formă: 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 și 9. În timp ce călătorea cu afaceri în jurul Mării Mediterane, a comparat diferitele sisteme numerice și a studiat matematica arabă. Întors la Pisa, a terminat de scris în 1202 o carte în limba latină intitulată *Liber abaci* („Cartea abacului”), în care a explicat noul sistem numeric și a arătat cum să fie folosit pentru contabilitate, conversia greutateii și a monedei, ratele dobânzilor și multe alte aplicații. De asemenea, el a adunat majoritatea rezultatelor din algebră și aritmetică cunoscute de arabi.

Fibonacci a luat în considerare în cartea sa ceea ce astăzi s-ar numi o problemă de dinamică a populației. Dar ea a apărut doar ca un exercițiu de calcul în mijlocul altor subiecte fără legătură: secțiunea anterioară din carte este despre numere perfecte, care sunt suma factorilor lor, cum ar fi  $28 = 14 + 7 + 4 + 2 + 1$ , iar următoarea secțiune este o problemă despre împărțirea banilor între patru persoane, care este echivalentă cu un sistem liniar de patru ecuații. Iată o traducere din limba latină a problemei populației:

„Un om avea o pereche de iepuri împreună într-un loc închis. Dorea să se știe câți iepuri sunt creați din această pereche într-un an, când este în firea lor ca într-o singură lună să nască o altă pereche, iar în a doua lună cei născuți să nască și ei.”



Dacă există o pereche de iepuri nou-născuți la începutul primei luni, această pereche nu va fi încă fertilă după o lună și va exista doar o pereche de iepuri la începutul celei de-a doua luni. Această pereche de iepuri va da naștere unei alte perechi la începutul celei de-a treia luni, astfel încât vor exista în total două perechi. Perechea inițială de iepuri va naște din nou o altă pereche la începutul celei de-a patra luni. Dar cea de-a doua pereche de iepuri nu va fi încă fertilă. Vor exista doar trei perechi de iepuri.

Folosind notații moderne, fie  $P_n$  numărul de perechi de iepuri la începutul lunii  $n$ . Numărul de perechi de iepuri  $P_{n+1}$  în luna  $n + 1$  este suma numărului  $P_n$  de perechi în luna  $n$  și a numărului de perechi nou-născute în luna  $n + 1$ . Dar numai perechile de iepuri care au cel puțin două luni nasc noi perechi de iepuri în luna  $n + 1$ . Acestea sunt perechile care existau deja în luna  $n - 1$  și numărul lor este  $P_{n-1}$ . Așadar,

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

Aceasta este o relație de recurență: oferă populația din luna  $n + 1$  în funcție de populația din lunile anterioare. Prin urmare, Fibonacci ar putea construi cu ușurință următorul tabel, unde  $1 + 1 = 2$ ,  $1 + 2 = 3$ ,  $2 + 3 = 5$ ,  $3 + 5 = 8$ , etc.

$n$	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

De fapt, Fibonacci a considerat drept condiție inițială situația din luna  $n = 2$ . Deoarece  $P_{14} = 144 + 233 = 377$ , el a obținut în final 377 de perechi de iepuri la douăsprezece luni de la punctul de plecare. El a observat că acest șir de numere ar putea continua la nesfârșit.

După 1202, Fibonacci a scris alte câteva cărți, cum ar fi *Practica geometriæ* în 1220 și *Liber quadratorum* („Cartea pătratelor”) în 1225. Reputația sa a dus la o întâlnire cu împăratul Frederic al II-lea, care aprecia știința. În 1240, Republica din Pisa i-a acordat lui Fibonacci o pensie anuală. Anul morții sale este necunoscut.

În secolele următoare, problema iepurilor lui Fibonacci a fost uitată și nu a avut nicio influență asupra dezvoltării modelelor matematice pentru dinamica populației. Mai mulți oameni de știință au întâlnit aceeași secvență de numere în studiile lor, dar nu au făcut referire la Fibonacci sau la vreo populație. Mai multe dintre cărțile lui Kepler conțin observația că raportul  $P_{n+1}/P_n$  converge, atunci când  $n$  tinde spre infinit, către numărul de aur  $\phi = (1 + \sqrt{5})/2$ . Acesta este un caz particular al unei proprietăți comune majorității modelelor

populaționale: tendința de creștere geometrică (vezi capitolele 3 și 21). În 1728 Daniel Bernoulli a obținut formula exactă

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

în timp ce studia seriile recurente generale. Lucrările complete ale lui Fibonacci au fost publicate în secolul al XIX-lea. Din acel moment, șirul  $(P_n)$  a putut fi găsită în cărțile de matematică recreativă sub numele Șirul lui Fibonacci.

Este clar că, pentru a modela o populație de iepuri, ipotezele care conduc la șirul Fibonacci sunt departe de a fi realiste: fără mortalitate, fără separare a sexelor etc. Interesul nostru pentru acest șir în ultimele decenii, în biologie, provine din faptul că mai multe plante conțin structuri care implică unele dintre numerele  $P_n$ , de exemplu, 8 și 13 în conurile de pin sau 34 și 55 în floarea-soarelui. O revistă științifică, *The Fibonacci Quarterly*, este chiar dedicată în întregime proprietăților și aplicațiilor șirului lui Fibonacci!

### Lecturi suplimentare

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)

## Capitolul 2

### Tabelul de mortalitate al lui Halley (1693)

În 1693, celebrul astronom englez Edmond Halley a studiat registrele de nașteri și decese din orașul Breslau, care fuseseră trimise la *Royal Society* de Caspar Neumann. El a realizat un tabel de mortalitate care arată numărul de persoane care supraviețuiesc până la orice vârstă dintr-o cohortă născută în același an. De asemenea, a folosit tabelul său pentru a calcula prețul anuităților viagere. Acest capitol reamintește această lucrare și o plasează în contextul vieții lui Halley și al primelor dezvoltări ale „aritmeticii politice” și ale teoriei probabilităților, care au interesat oameni precum Graunt, Petty, De Witt, Hudde, Huygens, Leibniz și de Moivre.

Edmond Halley s-a născut lângă Londra în 1656. Tatăl său era un producător bogat de săpun. Edmond a devenit interesat de astronomie de la o vârstă fragedă. A început să studieze la *Queen's College* al Universității Oxford. Când a fost inaugurat Observatorul de la Greenwich în 1675, Halley putea deja să-l viziteze pe Flamsteed, astronomul regal. Și-a întrerupt studiile între 1676 și 1678 pentru a merge pe insula Sfânta Elena și a întocmit un catalog al stelelor care pot fi văzute din emisfera sudică. La întoarcerea în Anglia, a devenit membru al *Royal Society*. El a publicat și observațiile pe care le-a făcut asupra circulației vânturilor în timpul călătoriei sale la Sfânta Elena. În 1684 l-a vizitat pe Newton la Cambridge pentru a discuta despre legătura dintre legile lui Kepler privind mișcarea planetelor și forța de atracție exercitată de Soare. L-a încurajat pe Newton să scrie faimoasele *Principii matematice ale filozofiei naturale*, carte pe care a publicat-o în cele din urmă pe cheltuiala sa. Pe atunci lucra ca funcționar al *Royal Society*. În 1689 a proiectat un clopot pentru scufundări subacvatice, pe care l-a testat el însuși.

Cam în aceeași perioadă, Caspar Neumann, un teolog care locuia în Breslau, colecta date despre numărul de nașteri și decese din orașul său. Breslau aparținea Imperiului Habsburgic (acum se află în Polonia și se numește Wrocław). Datele includeau și vârsta la care muriseră oamenii. Astfel, acestea puteau fi folosite pentru a construi un tabel de mortalitate care să arate probabilitatea de a supraviețui până la o anumită vârstă.

Primul tabel de mortalitate a fost publicat la Londra în 1662, într-o carte intitulată *Observații naturale și politice făcute asupra factorilor de morta-*

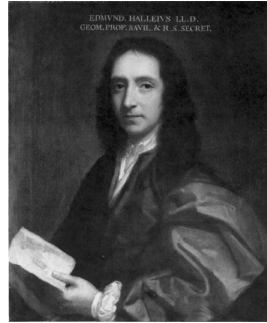


Figura 2.1:  
Halley (1656–1742)

*litate*. Această carte este de obicei considerată ca fiind textul fondator atât al statisticii, cât și al demografiei și are o particularitate ciudată: oamenii se întreabă și în zilele noastre dacă a fost scrisă de John Graunt, un comerciant londonez și autor indicat pe coperta cărții, sau de prietenul său William Petty, unul dintre fondatorii *Royal Society*. În orice caz, tabelul de mortalitate inclus în carte a încercat să profite de buletinele care raportau cu regularitate înmormântările și botezurile din Londra încă de la începutul secolului al XVII-lea. Aceste buletine erau folosite în principal pentru a informa populația cu privire la epidemiile recurente de ciumă. Acesta este motivul pentru care acestea indicau cauza decesului și nu vârsta la care au murit oamenii. Pentru a obține un tabel de mortalitate care să indice șansa de supraviețuire în funcție de vârstă, Graunt sau Petty au trebuit să ghicească modul în care diferitele cauze de deces erau legate de grupele de vârstă. Prin urmare, tabelul lor de mortalitate ar putea fi supus unor erori mari. Cu toate acestea, cartea a avut un mare succes, cu cinci ediții între 1662 și 1676. Mai multe orașe din Europa începuseră să publice buletine similare cu cel din Londra.

Astfel, la aproape treizeci de ani după acest prim tabel de mortalitate, Neumann i-a trimis lui Henry Justel, secretarul *Royal Society*, datele sale demografice din orașul Breslau pentru anii 1687-1691, la sugestia lui Leibniz. Justel a murit la scurt timp după aceea, iar Halley a intrat în posesia datelor, le-a analizat și, în 1693, și-a publicat concluziile în *Philosophical Transactions of the Royal Society*. Articolul său se numește *O estimare a gradelor de mortalitate a omenirii, extrasă din tabelele curioase ale nașterilor și înmormântărilor din orașul Breslaw, cu o încercare de a determina prețul anuităților pe vieți*.

Pentru perioada de cinci ani analizată, Halley a observat că numărul de nașteri din Breslau a fost mai mult sau mai puțin egal cu numărul de decese, astfel încât populația totală a fost aproape constantă. Pentru a simplifica ana-

liza, el a presupus că populația se află exact în stare de echilibru: numărul anual de nașteri (numit  $P_0$ ), populația totală, populația cu vârsta  $k$  ( $P_k$ ) și numărul anual de decese la vârsta  $k$  ( $D_k$ ) sunt toate constante pe măsură ce trece timpul. Acest lucru evidențiază o proprietate suplimentară interesantă a datelor din Breslau, deoarece o astfel de simplificare nu ar fi fost posibilă pentru un oraș cu creștere rapidă precum Londra, unde statisticile erau, de asemenea, influențate de fluxul de populație provenit din mediul rural.

Tabelul 2.1: Tabelul de mortalitate al lui Halley care arată populația  $P_k$  cu vârstă  $k$ .

$k$	$P_k$	$k$	$P_k$	$k$	$P_k$	$k$	$P_k$	$k$	$P_k$	$k$	$P_k$
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

Datele de la Breslau aveau o medie de 1.238 nașteri pe an: aceasta este valoarea pe care Halley a luat-o pentru  $P_0$ . În principiu, el ar putea, de asemenea, să calculeze din aceste date media anuală  $D_k$  a numărului de decese în rândul persoanelor cu vârsta  $k$  pentru toți  $k \geq 0$ . Folosind formula

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

el ar putea construi tabelul 2.1 care dă  $P_k$ . Invers, se pot găsi valorile lui  $D_k$  pe care le-a folosit din formula  $D_k = P_k - P_{k+1}$ :  $D_0 = 238$ ,  $D_1 = 145$ ,  $D_2 = 57$ ,  $D_3 = 38$  și așa mai departe. De fapt, Halley și-a rearanjat puțin rezultatele, fie pentru a obține numere rotunde (acesta este cazul lui  $D_1$ , care a fost ușor modificat astfel încât  $P_1 = 1.000$ ), fie pentru a netezi anumite neregularități datorate numărului mic de decese la vârste înaintate într-un studiu de cinci ani. Luând suma tuturor numerelor  $P_k$  din tabel, Halley a obținut o estimare a populației totale din Breslau apropiată de 34.000 de locuitori<sup>1</sup>. În concluzie,

<sup>1</sup>Pentru persoanele de peste 84 de ani, Halley tocmai a menționat că numărul lor este 107.

această metodă avea marele avantaj de a nu necesita un recensământ general, ci doar cunoașterea numărului de nașteri și decese, precum și a vârstei la care oamenii au murit pe parcursul a câtorva ani.

Tabelele de mortalitate ale lui Halley au servit ca referință pentru diverse lucrări în secolul al XVIII-lea (vezi capitolul 4). Într-adevăr, deși valorile lui  $P_k$  erau specifice orașului Breslau, se putea considera că raportul  $P_{k+1}/P_k$  reprezenta probabilitatea de a supraviețui până la vârsta  $k+1$  știind că s-a ajuns deja la vârsta  $k$ . Această probabilitate ar putea fi utilizată în mod rezonabil pentru populațiile altor orașe europene din acea perioadă. De exemplu, ne putem aștepta ca un copil de un an să aibă 661 de șanse din 1.000 de a ajunge la vârsta de 10 ani sau 598 de șanse din 1.000 de a ajunge la vârsta de 20 de ani.

Halley a folosit, de asemenea, tabelul său de mortalitate pentru a calcula prețul anuităților pe viață. În secolele al XVI-lea și al XVII-lea, mai multe orașe și state au vândut astfel de anuități cetățenilor lor pentru a strânge bani. Cumpărătorii primeau în fiecare an, până la moartea lor, o sumă fixă de bani, care era egală cu un anumit procent din suma plătită inițial, de multe ori dublul ratei dobânzii din acea vreme, dar independent de vârsta cumpărătorului. Bineînțeles că instituția risca falimentul dacă prea multe persoane cu o speranță de viață foarte mare cumpărau aceste anuități. Problema nu putea fi abordată corect fără o tabelă de viață fiabilă.

În 1671, Johan De Witt, prim-ministru al Olandei, și Johannes Hudde, unul dintre primarii orașului Amsterdam, se gândiseră deja la problema calculării prețului anuităților viagere. Temându-se de o invazie a trupelor franceze, aceștia doreau să strângă bani pentru a întări armata. Aveau date referitoare la persoanele care cumpăraseră anuități pe viață cu câteva decenii înainte, în special vârsta la care au fost cumpărate anuitățile și vârsta la care au murit. Ei au reușit să calculeze mai mult sau mai puțin corect prețul anuităților, dar metoda lor a fost uitată ulterior. Olanda a fost invadată în anul următor, iar De Witt a fost linșat de mulțime.

Halley a analizat din nou problema în 1693, folosind tabelul de mortalitate de la Breslau și presupunând o rată a dobânzii de 6%. Metoda de calcul este simplă. Fie  $i$  rata dobânzii. Fie  $R_k$  prețul la care o persoană de vârstă  $k$  poate cumpăra o rentă viagieră de, să zicem, o liră pe an. Această persoană are o probabilitate  $P_{k+n}/P_k$  de a fi încă în viață la vârsta  $k+n$ . Lira pe care statul promite să o plătească dacă ajunge la această vârstă poate fi obținută prin plasarea a  $1/(1+i)^n$  lire din suma inițială la rata dobânzii  $i$ . Așadar, dacă se face ipoteza simplificatoare că suma inițială este folosită doar pentru plata

anuităților, atunci prețul ar trebui să fie

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

Halley a obținut în acest fel Tabelul 2.2, care arată factorul  $R_k$  cu care trebuie înmulțită renta dorită pentru a obține suma inițială necesară. Astfel, un bărbat în vârstă de 20 de ani ar primi în fiecare an  $1/12,78 \approx 7,8\%$  din suma inițială. Dar un bărbat în vârstă de 50 de ani ar primi  $1/9,21 \approx 10,9\%$ , deoarece ar avea mai puțini ani de trăit. Observați că o rată dublă a dobânzii ar corespunde unei anuități egale cu  $12\%$  din suma inițială sau, în mod echivalent, unui preț de 8,33 ori mai mare decât anuitatea.

Tabelul 2.2: Factor de multiplicare care dă prețul anuităților pe vieți.

$k$	$R_k$	$k$	$R_k$	$k$	$R_k$	$k$	$R_k$	$k$	$R_k$
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

Calculul este, desigur, destul de anevoioasă. Halley ar putea totuși să folosească tabele de logaritmi pentru a obține mai rapid termenul general  $P_{k+n}/(1+i)^n$ . Deoarece el nu a indicat valori pentru  $P_k$  mai mari de 84 de ani, nu este posibil să se verifice exact calculele sale. În cele din urmă, lucrarea lui Halley nu a avut un impact imediat: timp de câteva decenii, anuitățile pe viață în Anglia și în alte părți au continuat să fie vândute la un preț independent de vârsta cumpărătorului și la un preț mult mai mic decât ar fi putut fi, de exemplu de 7 ori mai mare decât anuitatea.

Întrebările derivate din tabelele de viață au interesat mulți oameni de știință în timpul lui Halley. Olandezul Christiaan Huygens, autor în 1657 al primei broșuri dedicate teoriei probabilităților, a discutat în 1669 în corespondența sa cu fratele său Graunt despre tabelul de mortalitate și despre calculul speranței de viață<sup>2</sup>. Cu câțiva ani înainte de a-l pune pe Neumann în contact cu *Royal Society*, Leibniz a scris și el despre calculul speranței de viață într-un eseu care a rămas nepublicat. În 1709 a venit rândul lui Nikolaus I Bernoulli. În 1725, Abraham de Moivre a publicat un întreg *Tratat despre anuități*. El a observat în special că prețul  $R_k$  poate fi calculat cu ușurință pentru vârste înaintate, deoarece formula (2.2) conținea doar câțiva termeni. Se putea folosi apoi formula de recurență inversă

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

<sup>2</sup>Speranța de viață la vârsta  $k$  este dată de formula (2.2) cu  $i = 0$ .

ceea ce este ușor de demonstrat pornind de la (2.2). Folosind valoarea pe care Halley o dă pentru prețul la vârsta de 70 de ani, se pot verifica, așadar, celelalte valori din tabelul 2.2<sup>3</sup>.

După această pauză în care s-a concentrat asupra demografiei, Halley s-a întors la principalele sale subiecte de cercetare. Între 1698 și 1700 a navigat în jurul Oceanului Atlantic pentru a trasa o hartă a câmpului magnetic al Pământului. În 1704 a devenit profesor la Universitatea Oxford. În anul următor a publicat o carte despre comete și a prezis că cometa din 1682, pe care Kepler o observase în 1607, va reveni în 1758: aceasta a devenit cunoscută sub numele de „cometa Halley”. De asemenea, a publicat o traducere a cărții lui Apollonius din Perga despre conice. În 1720 l-a înlocuit pe Flamsteed în funcția de astronom regal. A încercat să rezolve problema determinării cu precizie a longitudinii pe mare, pornind de la observarea Lunii, o problemă de mare importanță practică pentru navigație. A murit la Greenwich în 1742, la vârsta de 86 de ani.

### Lecturi suplimentare

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](http://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](http://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: ebd., 29–32.
7. Le Bras, H.: *Naissance de la mortalité*. Gallimard, Paris (2000)

---

<sup>3</sup>Se pare că există câteva erori în tabel, în special pentru vârstele de 5 și 15 ani.



## Capitolul 3

### Euler și creșterea geometrică a populațiilor (1748–1761)

Euler a scris în mai multe rânduri despre dinamica populației. În tratatul său din 1748, *Introducere în analiza infinitului*, capitolul care tratează funcția exponențială conține patru exemple privind creșterea exponențială a unei populații. În 1760 a publicat un articol care combină această creștere exponențială cu o structură pe vârste a populației. Această lucrare este un precursor al teoriei populațiilor stabile, care a fost dezvoltată în secolul al XX-lea și care joacă un rol important în demografie. În 1761, Euler l-a ajutat, de asemenea, pe Süßmilch la cea de-a doua ediție a tratatului său de demografie. El a elaborat un model interesant, care este un fel de variantă a sirului lui Fibonacci, dar nu a publicat analiza sa detaliată.

Leonhard Euler s-a născut în 1707 la Basel, Elveția. Tatăl său a fost pastor protestant. În 1720, Euler a început să studieze la universitate. De asemenea, a primit lecții particulare de matematică de la Johann Bernoulli, unul dintre cei mai renumiți matematicieni ai generației de după Leibniz și Newton. S-a împrietenit cu doi dintre fiii lui Johann Bernoulli: Nikolaus II și Daniel. În 1727, Euler i s-a alăturat lui Daniel la nou creată Academie de Științe din Sankt Petersburg. În afară de matematică, a fost interesat de fizică și de multe alte subiecte științifice și tehnice. În 1741, regele Frederic al II-lea al Prusiei l-a invitat să devină director al secției de matematică a Academiei de Științe din Berlin. Euler a publicat un număr considerabil de articole și cărți despre toate aspectele mecanicii (astronomie, elasticitate, fluide, solide) și ale matematicii (teoria numerelor, algebră, serii infinite, funcții elementare, numere complexe, calcul diferențial și integral, ecuații diferențiale și cu derivate parțiale, optimizare, geometrie), dar și despre demografie. A fost cel mai prolific matematician al timpului său.

În 1748, Euler a publicat un tratat în limba latină intitulat *Introducere în analiza infinitului*. El a luat în considerare șase exemple în capitolul despre exponențiale și logaritmi: unul despre teoria matematică a scârilor muzicale, altul despre rambursarea unui împrumut cu dobândă și patru despre dinamica populației. În cel din urmă, Euler a presupus că populația  $P_n$  în anul  $n$  satisface



Figura 3.1:  
Euler (1707–1783)

următoarele cerințe

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

pentru toate numerele întregi  $n$ . Rata de creștere  $x$  este un număr real pozitiv. Pornind de la o condiție inițială  $P_0$ , populația în anul  $n$  este dată de următoarea relație

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

Aceasta se numește creștere geometrică sau exponențială. În primul exemplu se pune întrebarea:

„Dacă populația dintr-o anumită regiune crește anual cu o treime și la un moment dat existau 100 000 de locuitori, am dori să știm care este populația după 100 de ani.”

Răspunsul este

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

Pentru acest exemplu, Euler s-a inspirat din recensământul din Berlin care a avut loc în 1747 și care a dat o estimare de 107.224 de locuitori. Calculul său arată că o populație poate crește de peste zece ori în decurs de un secol. Este exact ceea ce se observase la vremea respectivă pentru orașul Londra.

Trebuie remarcat faptul că calculul  $(1 + 1/30)^{100}$  este foarte ușor cu un calculator de buzunar modern. Dar pe vremea lui Euler trebuia să se folosească logaritmi pentru a evita numeroasele înmulțiri manuale și pentru a obține rapid rezultatul. Se calculează mai întâi logaritmul zecimal (în baza 10), notat  $\lg$ , al lui  $P_{100}$ . Din rezultă că

$$\lg P_{100} = 100 \lg(31/30) + \lg(100.000) = 100(\lg 31 - \lg 30) + 5.$$

Logaritmiile au fost introduse în 1614 de către scoțianul John Napier. Prietenul său Henry Briggs a publicat primul tabel de logaritmi decimali în 1617. În 1628, olandezul Adriaan Vlacq a completat lucrarea lui Briggs, publicând un tabel care conținea logaritmi zecimali ai numerelor întregi de la 1 la 100.000 cu o precizie de zece cifre. Acesta este tipul de tabel pe care Euler l-a folosit pentru a obține  $\lg 30 \approx 1,477121255$ ,  $\lg 31 \approx 1,491361694$  și, în cele din urmă,  $\lg P_{100} \approx 6,4240439$ . Rămâne să găsim numărul  $P_{100}$  al cărui logaritm este cunoscut. Deoarece logaritmiile zecimali ai numerelor întregi de la 1 la 100.000 variază între 0 și 5, se caută în schimb logaritmii lui  $P_{100}/100$ , care este 4,4240439. Se poate verifica în tabelul de logaritmi că  $\lg 26.548 \approx 4,424031809$  și  $\lg 26.549 \approx 4,424048168$ . Înlocuind funcția logaritmică cu o dreaptă între 26.548 și 26.549, Euler a obținut că

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

Deci  $P_{100} \approx 2.654.874$ .

Al doilea exemplu referitor la dinamica populației din cartea lui Euler este următorul:

„Având în vedere că după Potop toți oamenii au descins dintr-o populație de șase oameni, dacă presupunem că populația după două sute de ani a fost de 1.000.000, am dori să aflăm rata anuală de creștere.”

Din moment ce

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

obținem cu un calculator de buzunar  $x = (10^6/6)^{1/200} - 1 \approx 0,061963$ . Cu ajutorul tabelului de logaritmi trebuie să se treacă prin

$$\lg(10^6) = 200 \lg(1+x) + \lg 6$$

pentru a obține  $\lg(1+x) = (6 - \lg 6)/200 \approx 0,0261092$  și  $1+x \approx 1,061963$ . Astfel, Euler a putut concluziona că populația va crește cu  $x \approx 1/16$  pe an. Pentru a înțelege originea acestui exemplu, trebuie să ne amintim că filosofi contemporani începeau să neghe adevărul poveștilor biblice. O lectură literară ar fi fixat momentul Potopului în jurul anului 2350 î.Hr. cu următorii supraviețuitori: Noe, cei trei fii ai săi și soțiile lor. Cartea Genezei spune:

„Aceștia au fost cei trei fii ai lui Noe, și din ei s-au răspândit oameni peste tot pământul.”

O rată de creștere a populației de  $1/16$  (sau  $6,25\%$ ) pe an după Potop nu i s-a părut prea nerealistă lui Euler. Fiind fiul unui preot protestant și rămânând religios toată viața sa, el a concluzionat:

„Din acest motiv este destul de ridicol pentru cei increduli să obiecteze că într-un interval de timp atât de scurt întregul pământ nu ar putea fi populat începând cu un singur om.”<sup>1</sup>

Euler a observat, de asemenea, că dacă creșterea ar fi continuat în același ritm până la 400 de ani după Potop, populația ar fi fost de  $(1+x)^{400} \times 6 = (10^6/6)^2 \times 6 \approx 166$  miliarde:

„Cu toate acestea, întregul pământ nu ar putea niciodată să susțină această populație.”

Această idee va fi dezvoltată foarte mult de Malthus o jumătate de secol mai târziu (vezi Capitolul 5).

Al treilea exemplu al lui Euler întreabă:

„Dacă în fiecare secol populația umană se dublează, care este rata anuală de creștere?”

Deoarece

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

obținem cu un calculator de buzunar  $x = 2^{1/100} - 1 \approx 0,00695$ . Cu ajutorul tabelelor de logaritmi,  $100 \lg(1+x) = \lg 2$ . Deci  $\lg(1+x) \approx 0,0030103$  și  $1+x \approx 1,00695$ . Prin urmare, populația crește cu  $x \approx 1/144$  în fiecare an. Al patrulea și ultimul exemplu se pune în același mod:

„Dacă populația umană crește anual cu  $1/100$ , am dori să știm cât timp va dura până când populația va deveni de zece ori mai mare.”

Cu

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

găsim  $n \lg(101/100) = 1$ . Deci  $n = 1/(\lg 101 - 2) \approx 231$  ani. Aceasta este tot ceea ce se poate găsi în *Introducere în analiza infinezimală* din 1748 cu

<sup>1</sup>În cartea publicată de Graunt în 1662 (vezi capitolul 2), se găsește o remarcă similară:

„Un cuplu, adică Adam și Eva, dublându-se la fiecare 64 de ani din cei 5.160 de ani, care este vârsta lumii conform Scripturii, va produce mult mai mulți oameni decât sunt acum în ea. De aceea, lumea nu are mai mult de 100 de mii de ani, cum își închipuie unii în zadar, și nici mai mult decât o face Scriptura.”

privire la dinamica populației. Euler avea să revină la acest subiect, în mod mai amănunțit, câțiva ani mai târziu.

În 1760 a publicat în *Lucrările Academiei de Științe din Berlin* o lucrare intitulată *O cercetare generală asupra mortalității și înmulțirii speciei umane*. Această lucrare a fost un fel de sinteză între analiza sa anterioară a creșterii geometrice a populațiilor și studiile anterioare privind tabelele de viață (vezi capitolul 2). Euler a luat în considerare, de exemplu, problema:

„Cunoscând numărul de nașteri și de înmormântări care au loc în cursul unui an, să se afle numărul tuturor celor vii și creșterea anuală a acestora, cu o ipoteză dată de mortalitate.”

Euler a presupus aici că sunt cunoscute următoarele numere:

- numărul de nașteri  $B_n$  pe parcursul anului  $n$ ;
- numărul de decese  $D_n$  pe parcursul anului  $n$ ;
- proporția  $q_k$  de nou-născuți care ajung la vârsta  $k \geq 1$ .

Fie  $P_n$  populația în anul  $n$ . Euler a făcut două ipoteze implicite suplimentare:

- populația crește în mod geometric:  $P_{n+1} = rP_n$  (se stabilește  $r = 1 + x$ );
- raportul dintre nașteri și populație este constant:  $B_n/P_n = m$ .

Aceste două ipoteze implică faptul că numărul de nașteri crește în mod geometric și în același ritm:  $B_{n+1} = rB_n$ . Euler a luat apoi în considerare starea populației la un interval de o sută de ani, de exemplu între anii  $n = 0$  și  $n = 100$ , presupunând că nimeni nu supraviețuiește peste o sută de ani. Pentru a clarifica prezentarea, numim  $P_{k,n}$  ( $k \geq 1$ ) populația în viață la începutul anului  $n$ , care s-a născut în anul  $n - k$ . Numiți  $P_{0,n} = B_n$  numărul de nașteri în cursul anului  $n$ . Din definiția coeficientului de supraviețuire  $q_k$ , avem  $P_{k,n} = q_k P_{0,n-k} = q_k B_{n-k}$ . Așadar,

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

Împărțind această ecuație cu  $r^{100} P_0$ , obținem

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

Aceasta este ecuația care este uneori numită „ecuația lui Euler” în demografie. Numărând separat nașterile și decesele, obținem

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

Astfel, numărul deceselor crește de asemenea geometric:  $D_{n+1} = rD_n$ . Mai mult,

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

Înlocuind acest lucru în ecuația (3.1), ajungem în final la ecuația

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

unde a rămas o singură necunoscută:  $r$ . Aceasta este ceea ce se numește de obicei o ecuație implicită, deoarece nu putem extrage  $r$  în funcție de ceilalți parametri. Dar putem calcula partea stângă și partea dreaptă a ecuației (3.4) pentru o valoare fixă a lui  $r$  și putem lăsa  $r$  să varieze până când cele două părți sunt egale. Valoarea lui  $r$  astfel obținută dă rata de creștere  $x = r - 1$  a populației. Observați că din ecuațiile (3.1) și (3.3), obținem pentru populația  $P_n$  următoarea expresie:

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

Atunci când populația este staționară ( $r = 1$ ), această expresie este aceeași cu cea folosită de Halley pentru a estima populația orașului Breslau (vezi capitolul 2).

Euler a luat în considerare, de asemenea, următoarea întrebare:

„Ipotezele de mortalitate și fecunditate fiind date, dacă se cunoaște numărul tuturor celor vii, să se afle câți indivizi vor fi la fiecare vârstă.”

Deoarece coeficienții de supraviețuire  $q_k$  și coeficientul de fertilitate  $m$  sunt cunoscuți, rata de creștere  $r$  poate fi calculată din ecuația (3.1). Pe parcursul anului  $n$ , numărul de persoane născute în anul  $n - k$  este  $q_k B_{n-k} = q_k B_n / r^k$  (cu  $q_0 = 1$ ). Așadar, proporția din populația totală care are vârsta  $k$  este

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

Această proporție este constantă. Folosind terminologia lui Lotka (vezi capitolul 10), se spune că populația este „stabilă”: piramida vârstelor păstrează aceeași formă în timp.

Euler a reexaminat apoi problema construirii unui tabel de viață atunci când populația nu este staționară, ci crește în mod geometric:

„Cunoscând numărul tuturor celor vii, se compară numărul de nașteri cu numărul de decese la fiecare vârstă în decursul unui an, pentru a afla legea mortalității.”

Prin lege a mortalității, Euler a înțeles ansamblul coeficienților de supraviețuire  $q_k$ . Se presupune acum că populația totală este cunoscută printr-un recensământ, ceea ce nu era cazul lui Halley (vezi capitolul 2). Ecuația (3.2) arată că rata de creștere este

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

Fie  $D_{k,n}$  numărul de persoane care mor la vârsta  $k$  în anul  $n$ : aceste persoane s-au născut în anul  $n - k$ . Deci  $D_{k,n} = (q_k - q_{k+1})B_{n-k}$ . Dar  $B_{n-k} = B_n/r^k$ . Prin urmare, coeficienții de supraviețuire  $q_k$  pot fi calculați cu formula de recurență

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

pentru toți  $k \geq 0$ , cu  $q_0 = 1$ . Această formulă înmulțită cu  $B_n$  regăsește formula (2.1) folosită de Halley pentru cazul staționar  $r = 1$ . Euler a insistat totuși asupra faptului că metoda sa de calcul a coeficienților de supraviețuire  $q_k$  presupune că populația crește regulat, excluzând accidente precum epidemii de ciumă, războaie, foamete etc. Dacă recensămintele din vremea lui Euler ar fi înregistrat vârsta populației (ca în Suedia), această ipoteză ar fi fost inutilă și coeficienții  $q_k$  ar fi putut fi calculați mai ușor.

Având în vedere coeficienții de supraviețuire  $q_k$ , Euler a arătat, de asemenea, cum se poate calcula prețul anuităților pe viață. El nu a menționat lucrările lui Halley sau ale lui de Moivre pe această temă. Euler a folosit o rată a dobânzii de 5 % și tabelul de viață publicat în 1742 de olandezul Willem Kersseboom.

Euler nu a fost singurul om de știință interesat de demografie la Academia din Berlin. Colegul său Johann Peter Süssmilch publicase în 1741 un tratat în limba germană intitulat *Ordinea divină în schimbările generației umane, prin nașterea, decesele și procrearea celor desemnați*, considerat în zilele noastre ca fiind primul tratat dedicat în întregime demografiei. De asemenea, Süssmilch a scris o carte intitulată *Despre creșterea rapidă a orașului Berlin* în 1752.

În 1761, Süssmilch a publicat o a doua ediție a tratatului său. În capitolul intitulat *Despre rata de creștere și despre timpul de dublare a populațiilor*,

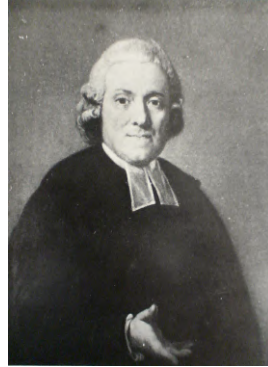


Figura 3.2:  
Süssmilch (1707–1767)

el a inclus un model matematic interesant pe care Euler îl elaborase pentru el. Modelul era similar cu cel al lui Fibonacci (vezi capitolul 1), dar pentru o populație umană. Pornind de la un cuplu (un bărbat și o femeie) ambii în vârstă de 20 de ani în anul 0, Euler a presupus că oamenii mor la 40 de ani și se căsătoresc la 20 de ani, în timp ce fiecare cuplu are șase copii: doi copii (un băiat și o fată) la 22 de ani, alți doi la 24 de ani și ultimii doi la 26 de ani. Numărând anii doi câte doi, astfel încât  $B_i$  să reprezinte numărul de nașteri în anul  $2i$ , Euler a ajuns la concluzia că

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

pentru toți  $i \geq 1$ . Condițiile inițiale corespund la  $B_{-12} = 0$ ,  $B_{-11} = 0$ ,  $B_{-10} = 2$  și  $B_i = 0$  pentru  $-9 \leq i \leq 0$ . Euler a putut astfel calcula numărul de nașteri, așa cum se arată în a doua coloană a tabelului 3.1. Numărul de decese  $D_i$  în anul  $2i$  este atunci egal cu numărul de nașteri în anul  $2i - 40$ :  $D_i = B_{i-20}$  pentru  $i \geq 10$ , în timp ce  $D_i = 0$  pentru  $i \leq 9$ . În ceea ce privește numărul  $P_i$  de persoane în viață în anul  $2i$ , acesta este egal cu numărul de persoane în viață în anul  $2i - 2$ , plus numărul de nașteri în anul  $2i$ , minus numărul de decese în anul  $2i$ :  $P_i = P_{i-1} + B_i - D_i$ .

Acest capitol din cartea lui Süssmilch se încheie cu o observație care ar fi putut fi făcută deja despre șirul lui Fibonacci:

„Marea dezordine care pare să predomine în tabelul lui Euler nu împiedică numărul de nașteri să urmeze un fel de progresie pe care o numim serie recurentă [...] Oricare ar fi dezordinea inițială a acestor progresii, ele se transformă într-o progresie geometrică dacă nu sunt întrerupte, iar dezordinea de la început se estompează încetul cu încetul și dispare aproape complet.”



Tabelul 3.1: Tabelul lui Euler.

$i$	Nașteri	Decese	Persoane vii
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

$i$	Nașteri	Decese	Persoane vii
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

$i$	Nașteri	Decese	Persoane vii
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

Cartea nu spune mai multe despre matematica acestui model de populație. Cu toate acestea, Euler a împins studiul mult mai departe într-un manuscris intitulat *Despre înmulțirea rasei umane*, care a rămas nepublicat în timpul vieții sale. Căutând o soluție a ecuației (3.5) de forma  $B_i = c r^i$ , adică de forma unei progresii geometrice, el a obținut după simplificare o ecuație polinomială de gradul 13:

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

A căutat o soluție apropiată de  $r = 1$  și a observat, folosind un tabel de logaritmi pentru calculul lui  $r^{13}$ , că

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

Deci, ecuația (3.6) are o rădăcină între 1,09 și 1,10. Aproximând funcția  $1 + r + r^2 - r^{13}$  cu un segment de dreaptă pe acest interval, Euler a obținut

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

Anii fiind numărați doi câte doi, numărul de nașteri tinde să fie înmulțit cu  $\sqrt{r}$  în fiecare an. Acest număr se dublează la fiecare  $n$  ani dacă  $(\sqrt{r})^n = 2$ , adică la fiecare  $n = 2 \ln 2 / \ln r \approx 15$  ani. Deoarece asimptotic  $B_i \approx c r^i$  și deoarece numărul  $D_i$  de decese în anul  $2i$  este egal cu  $B_{i-20}$ , obținem  $D_i \approx B_i / r^{20}$  cu  $r^{20} \approx 6,25$ . Numărul de nașteri este de aproximativ șase ori mai mare decât numărul de decese. Numărul  $P_i$  de persoane în viață în anul  $2i$  fiind egal cu  $B_i + B_{i-1} + \dots + B_{i-19}$ , obținem, de asemenea, că

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

Populația totală este de aproximativ zece ori mai mare decât numărul de nașteri.

Dovada că secvența  $(B_i)$  prezentată în tabelul 3.1 crește într-adevăr asimptotic ca  $r^i$  este mai complicată. Se știa încă din lucrările lui Abraham de Moivre asupra seriilor recurente că, prin introducerea funcției generatoare

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

se poate exprima  $f(x)$  ca o funcție rațională. Euler a explicat metoda în lucrarea sa *Introducere în analiza infinitului* din 1748: relația recurentă

(3.5) dă într-adevăr

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

Deci

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

Euler știa că o astfel de funcție rațională poate fi descompusă sub forma

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

numerele  $x_1, \dots, x_{13}$  fiind rădăcinile reale sau complexe ale ecuației  $1 - x^{11} - x^{12} - x^{13} = 0$ . Deci

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

Deoarece  $B_i$  este coeficientul lui  $x^i$  în  $f(x)$ , Euler a obținut că

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

pentru  $i \rightarrow +\infty$ , unde  $x_k$  este rădăcina cu cel mai mic modul. Cu alte cuvinte,  $B_i$  tinde să crească geometric ca  $(1/x_k)^i$ . A rămas de observat că  $x_k$  este o rădăcină a ecuației  $1 - x^{11} - x^{12} - x^{13} = 0$  dacă și numai dacă  $r = 1/x_k$  este o rădăcină a ecuației (3.6). Anumite detalii ale demonstrației au fost în cele din urmă clarificate de Gumbel în 1916.

Süssmilch a publicat o a treia ediție a tratatului său în 1765 și a murit la Berlin în 1767. Aflat în relații proaste cu regele Prusiei, Euler s-a întors la Sankt Petersburg în 1766. În ciuda faptului că și-a pierdut vederea, a continuat să publice un număr mare de lucrări cu ajutorul fiilor și colegilor săi, în special despre algebră, calcul integral, optică și construcții navale. Scrisorile sale *Scrisori pe diferite subiecte în fizică și filozofie, adresate unei prințese germane*, scrise la Berlin între 1760 și 1762, au fost publicate între 1768 și 1772 și au devenit un bestseller în întreaga Europă. Euler a murit la Sankt Petersburg în 1783. Contribuția sa la demografia matematică, în special analiza sa privind piramida stabilă a vârstelor într-o populație cu creștere exponențială,

avea să fie redescoperită abia în secolul XX (vezi capitolele 10 și 21).

### Lecturi suplimentare

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

## Capitolul 4

# Daniel Bernoulli, d’Alembert și inocularea variolei (1760)

În 1760, Daniel Bernoulli a scris un articol în care a modelat variola. În vremea sa, existau multe controverse în jurul inoculării, o practică care putea proteja oamenii, dar care putea fi și mortală. El a folosit tabelul de viață al lui Halley și unele date referitoare la variolă pentru a arăta că inocularea era avantajoasă dacă riscul asociat de a muri era mai mic de 11%. Inocularea ar putea crește speranța de viață la naștere cu până la trei ani. D’Alembert a criticat lucrarea lui Bernoulli, care a fost primul model matematic în domeniul epidemiologiei.

Daniel Bernoulli s-a născut în 1700 la Groningen, în Țările de Jos. Din familia sa făceau deja parte doi matematicieni celebri: tatăl său, Johann Bernoulli, și unchiul său, Jakob Bernoulli. În 1705, Johann s-a mutat la Basel, în Elveția, unde a preluat catedra rămasă vacantă în urma morții lui Jakob. Johann nu a dorit ca fiul său să studieze matematica. Astfel, Daniel s-a orientat spre medicină, obținând titlul de doctor în 1721 cu o teză despre respirație. S-a mutat la Veneția și a început să se concentreze asupra matematicii, publicând o carte în 1724. După ce în același an a câștigat un premiu din partea Academiei de Științe din Paris pentru un eseu *Despre perfecțiunea clepsidrei pe o navă pe mare*, a obținut o catedră la noua Academie din Sankt Petersburg. În acești ani, a lucrat în special la serii recurente sau la „paradoxul din Sankt Petersburg” în teoria probabilităților. În 1733, Daniel Bernoulli s-a întors la Universitatea din Basel, unde a predat succesiv botanică, fiziologie și fizică. În 1738 a publicat o carte despre dinamica fluidelor care a rămas celebră în istoria fizicii. În jurul anului 1753 a început să se intereseze, în același timp cu Euler și cu d’Alembert, de problema corzii vibrante, care a provocat o controversă matematică importantă.

În 1760, a prezentat Academiei de Științe din Paris o lucrare intitulată *Tentativa unei noi analize a mortalității cauzate de variolă și a avantajelor inoculării pentru a o preveni*. Întrebarea era dacă inocularea (introducerea voluntară a unei cantități mici de variolă mai puțin virulentă în organism pentru a-l proteja împotriva unor infecții ulterioare) ar trebui încurajată, chiar dacă uneori este o operațiune mortală. Această tehnică era cunoscută de mult timp



Figura 4.1:  
Daniel Bernoulli  
(1700–1782)

în Asia și fusese introdusă în 1718 în Anglia de Lady Montagu, soția ambasadurului britanic în Imperiul Otoman, în 1718. În Franța, în ciuda morții fiului cel mare al lui Ludovic al XIV-lea de variolă în 1711, inocularea a fost luată în considerare cu reticență. Voltaire, care supraviețuise de variolă în 1723 și care trăise mai mulți ani în exil în Anglia, observând ultimele inovații, a pledat pentru inoculare în scrisorile sale *Scrisori filozofice* din 1734. Savantul francez La Condamine, care supraviețuise și el variolei, a pledat pentru inoculare în cadrul Academiei de Științe din Paris în 1754.

Înainte de a muri, la Basel, în 1759, Maupertuis l-a încurajat pe Daniel Bernoulli să studieze problema inoculării din punct de vedere matematic. Mai exact, provocarea era de a găsi o modalitate de a compara beneficiul pe termen lung al inoculării cu riscul imediat de a muri. În acest scop, Bernoulli a formulat următoarele ipoteze simplificatoare:

- persoanele infectate cu variolă pentru prima dată mor cu o probabilitate  $p$  (independentă de vârstă) și supraviețuiesc cu o probabilitate  $1 - p$ ;
- fiecare persoană are o probabilitate  $q$  de a fi infectată în fiecare an; mai exact, probabilitatea ca un individ să fie infectat între vârsta  $x$  și vârsta  $x + dx$  este  $qdx$ , unde  $dx$  este o perioadă de timp infinitezimală;
- persoanele care supraviețuiesc din cauza variolei sunt protejate împotriva unor noi infecții pentru tot restul vieții lor (au fost imunizate).

Fie  $m(x)$  mortalitatea la vârsta  $x$  datorată altor cauze decât variola: probabilitatea ca un individ să moară într-o perioadă de timp infinitezimală  $dx$  între vârsta  $x$  și vârsta  $x + dx$  este  $m(x)dx$ . Considerând un grup de  $P_0$  persoane născute în același an, să numim

- $S(x)$  numărul de persoane susceptibile care sunt încă în viață la vârsta  $x$  fără să fi fost vreodată infectate cu variolă;
- $R(x)$  numărul de persoane care sunt în viață la vârsta  $x$  și care au supraviețuit de variolă;
- $P(x) = S(x) + R(x)$  numărul total de persoane în viață la vârsta  $x$ .

Nașterea corespunde vârstei  $x = 0$ . Deci  $S(0) = P(0) = P_0$  și  $R(0) = 0$ . Aplicând metodele de calcul care fuseseră dezvoltate la sfârșitul secolului al XVII-lea de Newton, Leibniz și mai târziu de tatăl său, Daniel Bernoulli a observat că, între vârsta  $x$  și vârsta  $x + dx$  (cu  $dx$  infinit de mic), fiecare individ susceptibil are o probabilitate  $q dx$  de a fi infectat cu variolă și o probabilitate  $m(x) dx$  de a muri din alte cauze. Deci variația numărului de persoane susceptibile este  $dS = -Sq dx - Sm(x) dx$ , ceea ce conduce la ecuația diferențială

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

În această ecuație,  $dS/dx$  se numește derivata funcției  $S(x)$ . Pe parcursul aceluiași mic interval de timp, numărul de persoane care mor de variolă este  $pSq dx$ , iar numărul de persoane care supraviețuiesc de variolă este  $(1 - p)Sq dx$ . În plus, există și  $Rm(x) dx$  persoane care mor din alte cauze decât variola. Acest lucru conduce la o a doua ecuație diferențială:

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

Adunând cele două ecuații, obținem

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

Din ecuațiile (4.1) și (4.3), Bernoulli poate arăta că proporția de oameni care sunt încă susceptibili la vârsta  $x$  este

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

Pentru a obține formula (4.4), Bernoulli a eliminat  $m(x)$  din ecuațiile (4.1) și (4.3):

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

După rearanjare rezultă că

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

Observăm că partea stângă este derivata lui  $f(x) = S(x)/P(x)$ , care este proporția de persoane susceptibile din populația cu vârsta  $x$ . Așadar,

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

Soluția acestui tip de ecuație era cunoscută de mai multe decenii, datorită lucrărilor lui Jakob Bernoulli, unchiul lui Daniel. Împărțind ecuația cu  $f^2$  și fixând  $g(x) = 1/f(x)$ , vedem că  $dg/dx = qg - pq$  și că  $g(0) = 1/f(0) = 1$ . Introducând  $h(x) = g(x) - p$ , obținem  $dh/dx = qh$ . Deci  $h(x) = h(0)e^{qx} = (1-p)e^{qx}$ . În sfârșit  $g(x) = (1-p)e^{qx} + p$  și  $f(x) = 1/g(x)$ .

Pentru a aplica teoria sa, Bernoulli a folosit tabelul vieții, al lui Halley (vezi capitolul 2). Acest tabel oferă numărul de persoane încă în viață la începutul anului  $x$  (cu  $x = 1, 2, \dots$ ) dintr-un număr de 1.238 născuți în anul 0. Dar în cadrul modelului său, Bernoulli avea nevoie de numărul de persoane  $P(x)$  care ajung efectiv la vârsta  $x$ , ceea ce este ușor diferit. Pentru că Bernoulli - ca majoritatea contemporanilor săi - nu și-a dat seama de această diferență (articolul lui Halley nu este într-adevăr foarte explicit), el a păstrat numerele din tabelul lui Halley, cu excepția primului număr 1.238, pe care l-a înlocuit cu 1.300 pentru a obține o mortalitate realistă în primul an de viață. Aceste numere sunt prezentate în a doua coloană a tabelului 4.1.

Bernoulli a ales pentru probabilitatea de a muri de variolă  $p = 1/8 = 12,5\%$ , ceea ce este în concordanță cu observațiile din vremea sa. Probabilitatea anuală de a te îmbolnăvi de variolă  $q$  nu a putut fi estimată direct. Așa că Bernoulli a încercat probabil mai multe valori pentru  $q$  și în cele din urmă a ales-o pe cea astfel încât numărul de decese cauzate de variolă, după toate calculele de mai jos, să fie de aproximativ 1/13 din numărul total de decese, proporție care fusese observată atunci în mai multe orașe europene. Alegerea  $q = 1/8$  pe an s-a dovedit a da o potrivire bună, după cum vom vedea în continuare<sup>1</sup>.

Cu ajutorul formulei (4.4) și a valorilor lui  $P(x)$  din a doua coloană a tabelului, putem calcula numărul  $S(x)$  de persoane susceptibile cu vârsta  $x$ : aceasta este a treia coloană a tabelului, rotunjită la cel mai apropiat număr

<sup>1</sup>Faptul că  $p$  și  $q$  sunt egale este doar o coincidență.



Tabelul 4.1: Tabelul de mortalitate al lui Halley și calculele lui Bernoulli.

vârsta $x$	în viață $P(x)$	susceptibili $S(x)$	imune $R(x)$	decese de variola	fără variola $P^*(x)$
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
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮

întreg. A patra coloană arată numărul  $R(x) = P(x) - S(x)$  de persoane cu vârsta  $x$  care au supraviețuit variolei. A cincea coloană arată, în rândul corespunzător vârstei  $x$ , numărul de decese cauzate de variolă între vârsta  $x$  și vârsta  $x + 1$ . În teorie, acest număr ar trebui să fie integrala  $pq \int_x^{x+1} S(t) dt$ , dar formula  $pq [S(x) + S(x + 1)]/2$  oferă o bună aproximare, așa cum este schițat în figura 4.2: aria trapezului este apropiată de aria de sub grafic, adică de integrala funcției.

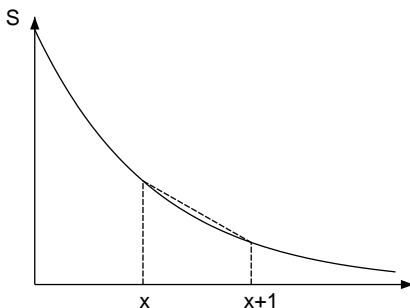


Figura 4.2: Aria trapezului punctat aproximează integrala funcției  $S$  între  $x$  și  $x + 1$ .

Bernoulli a observat că suma tuturor numerelor din coloana a cincea dă 98 de decese cauzate de variolă înainte de vârsta de 24 de ani. Dacă am continua tabelul pentru vârste mai înaintate, am mai găsi doar trei decese cauzate de variolă în rândul celor 32 de persoane care sunt încă susceptibile la vârsta de 24 de ani. În concluzie, pornind de la 1300 de nașteri, soarta a 101 persoane este de a muri de variolă. Aceasta este aproape exact fracția așteptată  $1/13$ .

Bernoulli a luat în considerare situația în care variola ar fi inoculată tuturor la naștere și nu ar provoca niciun deces. Variola ar fi eradicată, iar problema este de a estima creșterea speranței de viață. Pornind de la același număr de nașteri  $P_0$ , să numim  $P^*(x)$  numărul de persoane cu vârsta  $x$  atunci când variola a dispărut. Atunci

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

Bernoulli a putut demonstra că

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

unde  $P(x)$  este, ca mai sus, populația cu vârsta  $x$  atunci când este prezentă variola.

Într-adevăr, eliminând ca mai înainte  $m(x)$  dintre ecuațiile (4.6) și (4.3), Bernoulli a obținut după rearanjare

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

El a introdus  $h(x) = P(x)/P^*(x)$ . Folosind formula (4.4), a înmulțit numărătorul și numitorul cu  $e^{-qx}$  și a obținut

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

ceea ce este echivalent cu  $\frac{d}{dx} \ln h = \frac{d}{dx} \ln(1-p+pe^{-qx})$ , unde  $\ln$  reprezintă aici logaritmul natural. Dar  $h(0) = 1$ . Deci  $h(x) = 1-p+pe^{-qx}$ .

Observați că raportul  $P(x)/P^*(x)$  tinde spre  $1-p$  atunci când vârsta  $x$  este suficient de mare. A șasea coloană a tabelului 4.1 prezintă  $P^*(x)$ . O modalitate de a compara  $P(x)$  și  $P^*(x)$  este de a estima speranța de viață la naștere, a cărei expresie teoretică în cazul variolei este

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

O expresie similară cu  $P^*(x)$  în locul lui  $P(x)$  este valabilă fără variolă. Bernoulli a folosit formula aproximativă

$$[P(0)/2 + P(1) + P(2) + \dots]/P_0,$$

care este cea dată de metoda trapezelor (figura 4.2). Continuând tabelul dincolo de 24 de ani până la 84 de ani (vezi tabelul 2.1), el a obținut în final o speranță de viață  $E$  cu variolă egală cu  $[1.300/2 + 1.000 + \dots + 20]/1.300 \approx 26,57$  ani, adică 26 ani și 7 luni. Fără variolă, el a obținut o speranță de viață  $E^*$  egală cu  $[1.300/2 + 1.015 + \dots + 23]/1.300 \approx 29,65$  ani, adică 29 de ani și 8 luni. Inocularea la naștere ar crește speranța de viață cu mai mult de trei ani.

Putem observa că există o metodă mai simplă și mai rapidă decât cea folosită de Bernoulli pentru a obține aceste formule. Pornind de la ecuația diferențială (4.1) pentru  $S(x)$ , vedem mai întâi că

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

Folosind această expresie în ecuația (4.2) pentru  $R(x)$ , găsim că

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

Ecuația (4.6) pentru  $P^*(x)$  arată că

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

Formulele (4.4) și (4.7) rezultă imediat!

Desigur, inocularea cu o tulpină mai puțin virulentă de variolă nu este complet sigură. Dacă  $p'$  este probabilitatea de a muri din cauza variolei imediat după inoculare ( $p' < p$ ), atunci speranța de viață ar fi  $(1-p')E^*$  dacă toată lumea ar trece prin inoculare la naștere. Această speranță de viață rămâne mai mare decât speranța naturală de viață  $E$  dacă  $p' < 1 - E/E^*$  sau aproximativ 11%. Datele referitoare la  $p'$  au fost dificil de obținut la acea vreme. Dar Bernoulli a estimat că riscul  $p'$  era mai mic de 1%. Pentru el nu exista nicio îndoială: inocularea trebuia să fie promovată de către stat. El a concluzionat:

„Îmi doresc pur și simplu ca, într-o chestiune care privește atât de îndeaproape bunăstarea rasei umane, nicio decizie să nu fie luată fără toate cunoștințele pe care le poate oferi puțină analiză și calcul.”

Lucrarea lui Bernoulli a fost prezentată la Academia de Științe din Paris în aprilie 1760. În noiembrie, d'Alembert a prezentat un comentariu intitulat *Cu privire la aplicarea teoriei probabilităților la inocularea variolei*. Comentariul a fost publicat la scurt timp după aceea în al doilea volum al lucrării sale *Opuscules mathématiques* cu calcule mai detaliate și împreună cu o altă lucrare intitulată *Teoria matematică a inoculării*. D'Alembert a criticat ipotezele lui Bernoulli cu privire la faptul că probabilitatea de infectare și probabilitatea de a muri de variolă sunt independente de vârstă. El a sugerat o soluție diferită care nu necesită aceste ipoteze. Numiți  $v(x)$  mortalitatea datorată variolei la vârsta  $x$ ,  $m(x)$  mortalitatea datorată altor cauze și  $P(x)$  numărul de persoane care sunt încă în viață. Atunci

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

Comparând cu ecuația (4.3), vedem că, de fapt,  $v(x) = pqS(x)/P(x)$ . Aici se

obține

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

unde  $P^*(x)$  reprezintă numărul de persoane în viață la vârsta  $x$  când variola a dispărut.



Figura 4.3:  
D'Alembert (1717–1783)

Într-adevăr, putem fie să înlocuim funcția  $m(x)$  între ecuațiile (4.6) și (4.9), fie să folosim formula (4.8) pentru  $P^*(x)$  și să observăm că soluția lui (4.9) este dată de

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

Formula (4.10) dată de d'Alembert nu contrazice formula lui Bernoulli (4.7). Ea folosește doar un alt tip de informație  $v(x)$ , care nu era disponibilă la vremea respectivă, deoarece registrele de decese includeau cauza morții, dar nu și vârsta victimei. D'Alembert a sugerat că nu se putea concluziona cu adevărat dacă inocularea a fost utilă înainte ca acest tip de date să devină disponibil.

D'Alembert a criticat, de asemenea, utilitatea speranței de viață ca și criteriu de decizie, deoarece aceasta acordă aceeași greutate tuturor anilor, indiferent dacă sunt într-un viitor apropiat sau îndepărtat. El a observat că, din punctul de vedere al individului sau al statului, nu toți anii au aceeași „utilitate”, vârstele tinere și bătrâne fiind mai puțin valoroase decât vârstele medii. În ciuda tuturor acestor critici, d'Alembert s-a declarat în favoarea inoculării.

Din cauza întârzierilor de publicare, lucrarea lui Bernoulli a fost publicată abia în 1766, în timp ce d'Alembert a reușit să își publice propria lucrare

foarte repede. Bernoulli și-a exprimat amărăciunea într-o scrisoare către Euler:

„Ce spuneți despre enormele platitudini ale marelui d’Alembert despre probabilități: deoarece mă găsesc prea des nedreptățit în publicațiile sale, am decis de ceva vreme să nu mai citesc nimic din ceea ce vine din pana lui. Am luat această decizie cu ocazia unui manuscris despre inoculare pe care l-am trimis la Academia din Paris acum opt ani și care a fost foarte apreciat datorită noutății analizei. A fost, îndrăznesc să spun, ca și cum ar fi încorporat o nouă provincie în corpul matematicii. Se pare că succesul acestei noi analize i-a provocat dureri de inimă. A criticat-o într-o mie de feluri, toate la fel de ridicole și, după ce a fost bine criticată, pretinde că este primul autor al unei teorii pe care și-o însușise. El știa însă că manuscrisul meu nu putea apărea decât după vreo șapte sau opt ani. El nu putea avea cunoștință despre el decât în calitatea sa de membru al Academiei. Din acest punct de vedere, manuscrisul meu ar fi trebuit să rămână sacru până când a fost făcut public. *Dolus an virtus quis in hoste requirat?*”<sup>2</sup>

În ciuda lucrărilor lui Bernoulli și d’Alembert, inocularea nu a fost efectuată pe scară largă în Franța. Regele Ludovic al XV-lea a murit de variolă în 1774. Medicii de la curte au inoculat restul familiei regale la scurt timp după aceea. Problema și-a pierdut din importanță atunci când Edward Jenner a descoperit că inocularea variolei la om („vaccinarea”) proteja împotriva variolei și era sigură. Lucrarea sa, *O anchetă asupra cauzelor și efectelor vaccinului variolic*, a fost publicată în 1798. Vaccinarea s-a răspândit rapid în întreaga Europă. Cu toate acestea, metodele dezvoltate pentru calcularea creșterii speranței de viață în cazul în care se elimină o cauză de deces sunt folosite și astăzi.

În deceniile următoare, au devenit disponibile date privind vârsta la care oamenii au murit de variolă. Problema a fost reconsiderată în special de către

- Johann Heinrich Lambert, un matematician al Academiei din Berlin, în 1772;
- Emmanuel-Étienne Duvillard, pe atunci responsabil cu statisticile demografice la Ministerul de Interne din Paris, în lucrarea sa *Analiză și tabele privind influența variolei asupra mortalității la fiecare vârstă* (1806);

---

<sup>2</sup> „Ce contează dacă prin vitejie sau prin stratagemă îl învingem pe dușman?” Virgiliu: *Eneida*, Cartea II.

- Pierre-Simon Laplace în lucrarea sa *Teoria analitică a probabilităților* (1812).

Duvillard și Laplace au arătat, de exemplu, cum se poate modifica formula (4.7) atunci când parametrii  $p$  și  $q$  depind de vârstă:

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

Aici,  $p(x)$  este probabilitatea de a muri de variolă dacă este infectat la vârsta  $x$  și  $q(x)$  este probabilitatea de a fi infectat cu variolă la vârsta  $x$ .

După această lucrare despre variolă, Daniel Bernoulli nu a mai luat în considerare nicio altă problemă de dinamică a populației. A murit la Basel în 1782. D'Alembert a murit la Paris un an mai târziu.

### Lecturi suplimentare

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

## Capitolul 5

### Malthus și obstacolele în calea creșterii geometrice (1798)

În 1798, Malthus a publicat *Eseu asupra principiului populației*, în care susținea că aprovizionarea cu hrană nu poate urma, pentru o perioadă lungă de timp, tendința naturală a populațiilor umane de a crește exponențial. Dacă populația rămânea relativ constantă, acest lucru se datora faptului că o mare parte a omenirii suferea de lipsă de hrană. Malthus a văzut în „principiul populației” un argument împotriva scrierilor lui Godwin și Condorcet, care puneau accentul pe progresul societăților umane. Eseul lui Malthus a influențat teoria evoluției a lui Darwin și Wallace și a fost criticat de Marx, dar a fost pus în practică prin politica chineză a copilului unic.

Thomas Robert Malthus s-a născut în 1766 lângă Londra, al șaselea din șapte copii. Tatăl său, prieten și admirator al lui Jean-Jacques Rousseau, a fost primul său profesor. În 1784, tânărul Malthus a început să studieze matematica la Universitatea Cambridge. A obținut diploma în 1791, a devenit membru al *Jesus College* în 1793 și preot anglican în 1797.



Figura 5.1:  
Malthus (1766–1834)

În 1798, Malthus a publicat o carte anonimă intitulată *Eseu asupra principiului populației, așa cum afectează îmbunătățirea viitoare a societății, cu*



*observații asupra speculațiilor domnului Godwin, ale domnului Condorcet și ale altor scriitori.* Cartea a apărut ca o reacție împotriva lucrării lui Godwin *Anchetă privind justiția politică* (1793) și a lui Condorcet, *Schiță a unui tablou istoric al progreselor spiritului uman* (1794). În ciuda ororilor pe care Revoluția Franceză le-a făcut în numele progresului, cei doi autori au susținut că progresul societății era inevitabil. Malthus nu împărtășea același optimism. De asemenea, el a susținut că legile săracilor din Anglia, care au ajutat familiile sărace cu mulți copii, au favorizat creșterea populației fără a încuraja o creștere similară a producției de alimente. I se părea că aceste legi nu îi ușurau cu adevărat pe cei săraci; dimpotrivă. În general, populația tinzând să crească întotdeauna mai repede decât producția de hrană, o parte a societății părea condamnată la mizerie, foamete sau epidemii: acestea sunt flagelurile care încetinesc creșterea populației și care, în opinia lui Malthus, sunt principalele obstacole în calea progresului societății. Toate teoriile care promiteau progresul ar fi fost pur și simplu utopice. Aceste idei l-au determinat pe Malthus să își publice cartea în 1798. Iată cum își rezuma el teza:

[...] „puterea populației este nesfârșit mai mare decât puterea pământului de a produce mijloace de subzistență pentru om. Populația, atunci când nu este controlată, crește într-un raport geometric. Subzistența crește doar într-un raport aritmetic. O ușoară cunoaștere a numerelor va arăta imensitatea primei puteri în comparație cu cea de-a doua. Prin aceea lege a naturii noastre care face ca hrana să fie necesară pentru viața omului, efectele acestor două puteri inegale trebuie să fie menținute egale. Acest lucru implică un control puternic și constant al populației din cauza dificultăților de subzistență. Această dificultate trebuie să apară undeva și trebuie neapărat să fie resimțită puternic de o mare parte a omenirii.”

Cartea lui Malthus a avut un mare succes. Aceasta conținea puține date. Malthus a observat, de exemplu, că populația Statelor Unite ale Americii s-a dublat la fiecare douăzeci și cinci de ani în secolul al XVIII-lea. El nu a încercat cu adevărat să își transpună tezele în modele matematice, dar a deschis calea pentru lucrările ulterioare ale lui Adolphe Quetelet și Pierre-François Verhulst, care vor face obiectul capitolului următor.

După publicarea cărții sale, Malthus a călătorit cu prietenii mai întâi în Germania, Scandinavia și Rusia, apoi în Franța și Elveția. Punând cap la cap informațiile culese în timpul călătoriilor sale, a publicat sub numele său o a doua ediție foarte mult mărită în 1803, cu un subtitlu diferit: *Eseu asupra principiului populației, sau o privire asupra efectelor sale trecute și pre-*

*zente asupra fericirii umane, cu o anchetă asupra perspectivelor noastre în ceea ce privește înlăturarea sau atenuarea viitoare a relelor pe care le provoacă.* Această nouă ediție a discutat în detaliu obstacolele în calea creșterii populației în diferite țări: căsătoria întârziată, avortul, infanticidul, foametea, războiul, epidemiile, factorii economici. Pentru Malthus, întârzierea căsătoriei era cea mai bună opțiune pentru a stabili populația. Au urmat alte patru ediții ale cărții, în 1806, 1807, 1817 și 1826. În 1805, Malthus a devenit profesor de istorie și economie politică într-o nouă școală înființată de Compania Indiilor de Vest pentru angajații săi. A publicat, de asemenea, *O investigație asupra naturii și progresului chiriei* (1815) și *Principii de economie politică* (1820). În 1819, Malthus a fost ales membru al *Royal Society*. În 1834 a fost unul dintre membrii fondatori ai Societății de Statistică. A murit lângă Bath în același an.

Lucrările lui Malthus au avut o influență puternică asupra dezvoltării teoriei evoluției. Charles Darwin, întors din călătoria sa la bordul navei *Beagle*, a citit cartea lui Malthus despre populație în 1838. Iată ce a scris acesta în introducerea celebrei sale cărți *Originea speciilor prin selecție naturală*, publicată în 1859:

„În capitolul următor va fi tratată lupta pentru existență dintre toate ființele organice din întreaga lume, care rezultă în mod inevitabil din marea lor putere de creștere geometrică. Aceasta este doctrina lui Malthus, aplicată la întregul regn animal și vegetal.”

Alfred Russel Wallace, care a dezvoltat teoria evoluției în același timp cu Darwin, a declarat, de asemenea, că ideile sale au apărut după ce a citit cartea lui Malthus.

În contrast, iată punctul de vedere al lui Karl Marx cu privire la succesul cărții lui Malthus, așa cum poate fi citit într-o notă de subsol din *Capitalul* său:

„Dacă cititorul își va aminti de Malthus, al cărui *Essay on Population* a apărut în 1798, eu voi aminti că această lucrare nu este în forma ei inițială decât un plagiat școlăresc-superficial și clerical-emfatic, după Defoe, sir James Steuart, Townsend, Franklin, Wallace etc. și nu conține nici măcar o singură frază originală. Marea senzație pe care acest pamflet a provocat-o s-a datorat exclusiv unor interese de partid. Revoluția franceză găsisese în Regatul britanic apărători fervenți ; «principiul populației», elaborat pe ndelete în cursul secolului al XVIII-iea, proclamat apoi cu surle și trâmbițe în toiul unei mari crize sociale ca fiind antidotul infailibil împotriva teoriilor lui Condorcet și ale altora, a fost salutat

cu entuziasm de oligarhia engleză, încredințată că el va distruge din rădăcini orice aspirații spre progres uman. Mirat peste măsură de succesul său, Malthus s-a apucat să completeze vechea schemă cu material compilat superficial și să-i adauge material nou, pe care însă nu-l descoperise el, ci numai și-l însușise.”

Cu siguranță, tezele lui Malthus nu erau complet noi. De exemplu, ideea că populația tinde să crească în mod geometric îi este adesea atribuită<sup>1</sup>, deși am văzut în capitolul 3 că această idee îi era deja cunoscută lui Euler cu jumătate de secol mai devreme. Cu toate acestea, Malthus i-a făcut publicitate, legând-o în mod polemic de probleme legislative reale. În mod ironic, tocmai în China comunistă sugestia lui Malthus de a limita nașterile avea să-și găsească cea mai izbitoare aplicare (vezi Capitolul 25).

### Lecturi suplimentare

1. Condorcet: *Esquisse d'un tableau historique des progrès de l'esprit humain*. Agasse, Paris (1794). gallica.bnf.fr
2. Darwin, C.: *Originea speciilor*. Beladi, Craiova (2007)
3. Godwin, W.: *An Enquiry Concerning Political Justice*. Robinson, London (1793). archive.org
4. Malthus, T.R. (trad. Victor Vasileoiu V., Angelescu, E.): *Eseu asupra principiului populației*. Editura Științifică, București (1992). econlib.org
5. Marx, K.: *Capitalul*. In : *Marx Engels Opere*, vol. 23, Editura Politică, București (1966) marxists.org
6. Simpkins, D.M.: Malthus, Thomas Robert. In: Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 9, 67–71. Scribner, New York (1974)

---

<sup>1</sup>R. A. Fisher (vezi capitolele 14 și 20) va numi „parametru malthusian” rata de creștere a populațiilor. Malthus a menționat tratatul lui Süßmilch în propria sa carte.

## Capitolul 6

### Verhulst și ecuația logistică (1838)

În 1838, matematicianul belgian Verhulst a introdus ecuația logistică, care este un fel de generalizare a ecuației pentru creșterea exponențială, dar cu o valoare maximă pentru populație. El a folosit date din mai multe țări, în special din Belgia, pentru a estima parametrii necunoscuți. Lucrarea lui Verhulst a fost redescoperită abia în anii 1920.

Pierre-François Verhulst s-a născut în 1804 la Bruxelles. A obținut un doctorat în matematică la Universitatea din Ghent în 1825. De asemenea, a fost interesat de politică. În timp ce se afla în Italia pentru a-și controla tuberculoza, a pledat fără succes în favoarea unei constituții pentru Statele Papale. După revoluția din 1830 și independența Belgiei, a publicat un eseu istoric despre un patriot din secolul al XVIII-lea. În 1835 a devenit profesor de matematică la nou creată Universitate Liberă din Bruxelles.



Figura 6.1:  
Verhulst (1804–1849)

În același an 1835, compatriotul său Adolphe Quetelet, statistician și director al observatorului din Bruxelles, a publicat *Tratat despre om și dezvoltarea facultăților sale*. Quetelet a sugerat că populațiile nu puteau crește geometric pe o perioadă lungă de timp, deoarece obstacolele menționate de Malthus formau un fel de „rezistență”, care, în opinia sa (prin analogie cu meca-

nica), era proporțională cu pătratul vitezei de creștere a populației. Această analogie nu avea o bază reală, dar l-a inspirat pe Verhulst.

Într-adevăr, Verhulst a publicat în 1838 o *Nota asupra legii creșterii populației*. Iată câteva extrase:

„Știm că celebrul Malthus a demonstrat principiul conform căruia populația umană tinde să crească într-o progresie geometrică, astfel încât să se dubleze după o anumită perioadă de timp, de exemplu la fiecare douăzeci și cinci de ani. Această propoziție este de necontestat dacă se face abstracție de dificultatea tot mai mare de a găsi hrană [...].

Creșterea virtuală a populației este, prin urmare, limitată de mărimea și fertilitatea țării. Ca urmare, populația se apropie din ce în ce mai mult de o stare de echilibru.”

Verhulst și-a dat probabil seama că analogia mecanică a lui Quetelet nu era rezonabilă și a propus în schimb următoarea ecuație diferențială (încă oarecum arbitrară) pentru populația  $P(t)$  la momentul  $t$ :

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

Când populația  $P(t)$  este mică în comparație cu parametrul  $K$ , se obține ecuația aproximativă

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

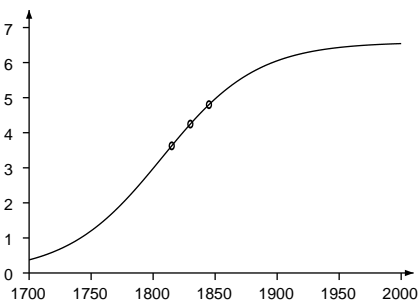
a cărei soluție este  $P(t) \approx P(0)e^{rt}$ , adică o creștere exponențială<sup>1</sup>. Rata de creștere scade pe măsură ce  $P(t)$  se apropie de  $K$ . Ea ar deveni chiar negativă dacă  $P(t)$  ar putea depăși  $K$ . Pentru a obține expresia exactă a soluției ecuației (6.1), putem proceda ca Daniel Bernoulli pentru ecuația (4.5).

Împărțind ecuația (6.1) la  $P^2$  și fixând  $p = 1/P$ , obținem  $dp/dt = -rp + r/K$ . Cu  $q = p - 1/K$ , obținem  $dq/dt = -rq$  și  $q(t) = q(0)e^{-rt} = (1/P(0) - 1/K)e^{-rt}$ . Deci putem deduce  $p(t)$  și  $P(t)$ .

În cele din urmă obținem după rearanjare

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

Figura 6.2: Populația Belgiei (în milioane) și curba logistică. Punctele de date corespund anilor 1815, 1830 și 1845. Valorile parametrilor sunt cele din articolul din 1845.



Populația totală crește progresiv de la  $P(0)$  la momentul  $t = 0$  până la limita  $K$ , care este atinsă numai când  $t \rightarrow +\infty$  (figura 6.2). Fără a da valorile pe care le-a folosit pentru parametrii necunoscuți  $r$  și  $K$ , Verhulst a comparat rezultatul său cu date privind populația Franței între 1817 și 1831, a Belgiei între 1815 și 1833, a comitatului Essex din Anglia între 1811 și 1831 și a Rusiei între 1796 și 1827. Potrivirea s-a dovedit a fi destul de bună.

În 1840, Verhulst a devenit profesor la Școala Militară Regală din Bruxelles. În anul următor a publicat un *Tratat elementar al funcțiilor eliptice* și a fost ales membru al Academiei Regale a Belgiei. În 1845 și-a continuat studiile privind populația cu un articol intitulat *Cercetări matematice privind legea creșterii populației*. El s-a întors mai întâi la observația lui Malthus, potrivit căreia populația SUA se dublase la fiecare 25 de ani (tabel 6.1).

Tabelul 6.1: Recensămintele oficiale ale populației din SUA.

an	populație	an	populație
1790	3.929.827	1820	9.638.131
1800	5.305.925	1830	12.866.020
1810	7.239.814	1840	17.062.566

Dacă calculăm raportul dintre populația din anul  $n + 10$  și cea din anul  $n$ , găsim 1,350, 1,364, 1,331, 1,335 și, respectiv, 1,326, ceea ce este destul de constant. Prin urmare, populația a fost înmulțită în medie cu 1,34 la fiecare 10 ani și cu  $1,34^{25/10} \approx 2,08$  la fiecare 25 de ani. Așadar, populația a continuat să se dubleze la fiecare 25 de ani de la eseul lui Malthus, cu aproape o jumătate de secol mai devreme. Cu toate acestea, Verhulst a adăugat:

<sup>1</sup>De obicei se vorbește de creștere geometrică în cazul modelelor în timp discret și de creștere exponențială în cazul modelelor în timp continuu, dar în esență este vorba de același lucru.

„Nu vom insista asupra ipotezei progresiei geometrice, având în vedere că aceasta nu poate fi valabilă decât în circumstanțe foarte speciale; de exemplu, atunci când un teritoriu fertil de dimensiuni aproape nelimitate este locuit de oameni cu o civilizație avansată, așa cum a fost cazul primelor colonii americane.”

În articolul său, Verhulst a revenit, de asemenea, la ecuația (6.1), pe care a numit-o „logistică”. El a observat că funcția  $P(t)$  crește cu o curbă pozitivă (este convexă) atâta timp cât  $P(t) < K/2$  și apoi continuă să crească spre  $K$ , dar cu o curbă negativă (este concavă) de îndată ce  $P(t) > K/2$ . Astfel, curba are forma unei litere S distorsionate (figura 6.2).

Într-adevăr,  $\frac{d^2P}{dt^2} = r(1 - 2P/K) \frac{dP}{dt}$ . Deci  $\frac{d^2P}{dt^2} > 0$  dacă  $P < K/2$  și  $\frac{d^2P}{dt^2} < 0$  dacă  $P > K/2$ .

Verhulst a explicat, de asemenea, cum pot fi estimați parametrii  $r$  și  $K$  din populația  $P(t)$  în trei ani diferiți, dar la intervale egale. Dacă  $P_0$  este populația la momentul  $t = 0$ ,  $P_1$  cea de la momentul  $t = T$  și  $P_2$  cea de la momentul  $t = 2T$ , atunci un calcul anevoios pornind de la ecuația (6.2) arată că

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

Folosind estimările pentru populația Belgiei din anii 1815, 1830 și 1845 (3,627, 4,247 și respectiv 4,801 milioane), a obținut  $K = 6,584$  milioane și  $r = 2,62\%$  pe an. El a putut folosi apoi ecuația (6.2) pentru a prezice că populația Belgiei va fi de 4,998 milioane la începutul anului 1851 și de 6,064 milioane la începutul anului 1900 (figura 6.2). Verhulst a făcut un studiu similar pentru Franța. El a obținut  $K = 39,685$  milioane și  $r = 3,2\%$  pe an. Cum populațiile Belgiei și Franței au depășit între timp cu mult aceste valori ale lui  $K$ , vedem că ecuația logistică poate fi un model realist doar pentru perioade de timp de câteva decenii, ca în articolul lui Verhulst din 1838, dar nu și pentru perioade mai lungi.

În 1847 a apărut o *A doua anchetă asupra legii creșterii populației* în care Verhulst renunță la ecuația logistică și alege în schimb o ecuație diferențială care poate fi scrisă sub forma

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

El credea că această ecuație se va menține atunci când populația  $P(t)$  depășește un anumit prag. Soluția este  $P(t) = K + (P(0) - K)e^{-rt/K}$ . Folosind aceleași

date demografice pentru Belgia, Verhulst a estimat din nou parametrii  $r$  și  $K$ . De data aceasta a găsit  $K = 9,4$  milioane pentru populația maximă. Vedem cât de mult poate depinde rezultatul de alegerea modelului!

Verhulst a devenit președinte al Academiei Regale a Belgiei în 1848, dar a murit în anul următor la Bruxelles, probabil de tuberculoză. În ciuda ezitării lui Verhulst între ecuațiile-model, ecuația logistică a fost reintrodusă independent câteva decenii mai târziu, de către diferite persoane. Robertson a folosit-o în 1908 pentru a modela creșterea individuală a animalelor, plantelor, oamenilor și a organelor corpului. McKendrick și Kesava Pai au folosit-o în 1911 pentru creșterea populațiilor de microorganisme. Pearl și Reed au folosit-o în 1920 pentru creșterea populației din SUA, care începuse să încetinească. În 1922, Pearl a observat în sfârșit activitatea lui Verhulst. Din acel moment, ecuația logistică a inspirat numeroase lucrări (vezi capitolele 13, 20 și 24). Populația maximă  $K$  a devenit în cele din urmă cunoscută sub numele de „capacitate de încărcare”.

### Lecturi suplimentare

1. Lloyd, P.J.: American, German and British antecedents to Pearl and Reed's logistic curve. *Pop. Stud.* 21, 99–108 (1967)
2. McKendrick, A.G., Kesava Pai, M.: The rate of multiplication of micro-organisms: A mathematical study. *Proc. R. Soc. Edinb.* 31, 649–655 (1911)
3. Pearl, R.: *The Biology of Death*. Lippincott, Philadelphia (1922). archive.org
4. Pearl, R., Reed, L.J.: On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 6, 275–288 (1920). pnas.org
5. Quetelet, A.: *Sur l'homme et le développement de ses facultés*. Bachelier, Paris (1835). gallica.bnf.fr
6. Quetelet, A.: Pierre-François Verhulst. *Annu. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 16, 97–124 (1850). archive.org
7. Quetelet, A.: *Sciences mathématiques et physiques au commencement du XIXe siècle*. Mucquardt, Bruxelles (1867). gallica.bnf.fr
8. Robertson, T.B.: On the normal rate of growth of an individual and its biochemical significance. *Arch. Entwicklungsmechanik Org.* 25, 581–614 (1908)
9. Verhulst, P.-F.: Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement. *Corresp. Math. Phys.* 10, 113–121 (1838). archive.org
10. Verhulst, P.-F.: Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population. *Nouv. Mém. Acad. R. Sci. B.-lett. Brux.* 18, 1–45 (1845). uni-goettingen.de
11. Verhulst, P.-F.: Deuxième mémoire sur la loi d'accroissement de la population. *Mém. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 20 (1847). archive.org



## Capitolul 7

### Bienaymé, Cournot și dispariția numelor de familie (1845–1847)

Statisticianul francez Bienaymé a înțeles în 1845 cum să calculeze probabilitatea ca un nume de familie să dispară dacă fiecare bărbat are un număr de fii care urmează o anumită distribuție de probabilitate. În cazul în care numărul mediu de fii este mai mic sau egal cu unu, numele de familie se va stinge. Dacă media este mai mare decât unu, probabilitatea de dispariție este strict mai mică decât unu. Dovada rezultatului său a fost publicată doi ani mai târziu într-o carte scrisă de prietenul său Cournot. Aceste lucrări au fost redescoperite abia recent.

Irenée Jules Bienaymé s-a născut în 1796 la Paris. A studiat la Școala Politehnică și a făcut carieră în Ministerul de Finanțe, ajungând la nivelul înalt de inspector general. Influențat de cartea *Teoria analitică a probabilităților* scrisă de Laplace, Bienaymé și-a găsit timp să publice și articole despre numeroase aplicații ale teoriei probabilităților, cum ar fi statisticile demografice și medicale (mortalitatea infantilă, numărul de nașteri, speranța de viață), probabilitatea erorilor în justiție, teoria asigurărilor și reprezentativitatea sistemelor de vot.

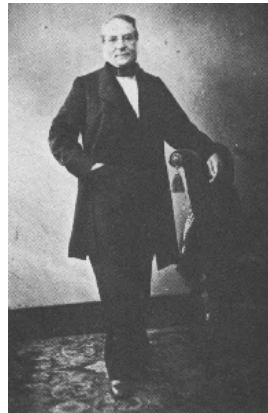


Figura 7.1:  
Bienaymé (1796–1878)

În 1845, Bienaymé a scris o scurtă notă *Despre legea înmulțirii și durata familiilor*, publicată în buletinul Societății Filomaice din Paris. O serie de autori scriseseră deja pe această temă. În cea de-a doua ediție a lucrării *Un eseu asupra principiului populației* (1803), Malthus a inclus un capitol despre populația Elveției și a observat că

„în orașul Berna, din anul 1583 până în 1654, consiliul suveran a admis în burghezie 487 de familii, dintre care 379 au dispărut în decurs de două secole, iar în 1783 mai rămăseseră doar 108.”

În 1842, Thomas Doubleday susținea, în general, că familiile din clasa superioară, provenite din nobilime sau din burghezie, aveau o tendință mai mare de dispariție decât familiile din clasa inferioară. Idei similare au fost avansate în Franța de Émile Littré în 1844 într-un text de introducere la filozofia pozitivistă a lui Auguste Comte și de Benoiston de Châteauneuf - un prieten al lui Bienaymé - care a publicat în 1845 un eseu *Despre durata familiilor nobile în Franța*.

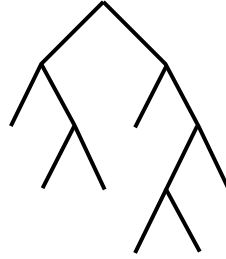
În acest context, Bienaymé a încercat să explice cum se poate ca populația unei țări să aibă tendința de a crește în mod geometric, în timp ce un număr mare de familii dispar. Pentru a ataca această problemă, el a luat în considerare cazul simplificat în care toți bărbații ar avea aceleași probabilități de a avea 0, 1, 2, 3... fii care ajung la vârsta adultă. Mai precis, el s-a întrebat care este probabilitatea ca un bărbat să aibă urmași care să-i poarte numele după  $n$  generații. Dacă numărul mediu de fii este mai mic de unu, este clar că această probabilitate ar trebui să tindă spre zero pe măsură ce  $n$  crește la infinit. Bienaymé a observat că aceleași concluzii ar rămâne valabile<sup>1</sup> dacă numărul mediu de fii ar fi exact unu, de exemplu, dacă există o probabilitate  $1/2$  de a nu avea niciun fiu și o probabilitate  $1/2$  de a avea doi fii (Fig. 7.2). Dar, în acest caz, probabilitatea de a avea urmași în generația  $n$  tinde spre zero mai lent: în exemplul de față, aceasta ar fi încă 5% după 35 de generații, adică după unsprezece sau douăsprezece secole, dacă există trei generații pe secol<sup>2</sup>. Bienaymé a observat în final că, dacă numărul mediu de fii este mai mare decât unu, stingerea liniei familiale nu este sigură: probabilitatea ei poate fi calculată prin rezolvarea unei ecuații algebrice.

Articolul lui Bienaymé nu conținea mai multe explicații. În 1847, prietenul său Antoine-Augustin Cournot, matematician și economist, a inclus câteva detalii într-o carte intitulată *Despre originea și limitele corespondenței dintre algebră și geometrie*. El a prezentat problema sub forma unui joc de

<sup>1</sup>Cu excepția cazului în care fiecare bărbat are exact un fiu.

<sup>2</sup>După cum vom vedea mai jos, această probabilitate este egală cu  $1 - x_{35}$  cu  $x_{n+1} = \frac{1}{2} + \frac{1}{2} x_n^2$  și  $x_0 = 0$ .

Figura 7.2: Exemplu de arbore genealogic. Strămoșul se află în vârful arborelui. În fiecare generație, bărbații au o probabilitate  $1/2$  de a nu avea niciun fiu și o probabilitate  $1/2$  de a avea doi fii.



noroc, dar a recunoscut că aceasta era identică cu studiul lui Bienaymé privind dispariția numelor de familie. Dacă păstrăm interpretarea în termeni de nume de familie, Cournot a considerat mai întâi cazul special în care bărbații au cel mult doi fii,  $p_0$ ,  $p_1$  și  $p_2$  fiind probabilitatea de a avea 0, 1 sau 2 fii. Bineînțeles,  $p_0 + p_1 + p_2 = 1$ . Pornind de la un singur strămoș, probabilitatea de dispariție după o singură generație, numită  $x_1$ , este evident egală cu  $p_0$ . Probabilitatea de dispariție în două generații este  $x_2 = p_0 + p_1 x_1 + p_2 x_1^2$ : fie familia a dispărut deja în prima generație (probabilitatea  $p_0$ ), fie a existat un singur fiu în prima generație care nu a avut urmași de sex masculin (probabilitatea  $p_1 x_1$ ), fie au existat doi fii în prima generație și fiecare dintre ei nu a avut urmași de sex masculin (probabilitatea  $p_2 x_1^2$ ). Mai general, probabilitatea de dispariție în termen de  $n$  generații este

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

Într-adevăr, dacă există, de exemplu, doi fii în prima generație (probabilitatea  $p_2$ ), familia va dispărea  $n - 1$  generații mai târziu (adică în generația  $n$ ) cu o probabilitate egală cu  $(x_{n-1})^2$ . Cournot a observat că  $x_n$  este un șir crescător cu  $x_n \leq 1$  pentru toți  $n$ . Deci  $x_n$  are o limită  $x_\infty \leq 1$ , care este o soluție a ecuației  $x = p_0 + p_1 x + p_2 x^2$ . Folosind  $p_1 = 1 - p_0 - p_2$ , această ecuație este echivalentă cu  $0 = p_2(x - 1)(x - p_0/p_2)$ . Așadar, există două rădăcini:  $x = 1$  și  $x = p_0/p_2$ . Se pot distinge trei cazuri în funcție de numărul mediu de fii  $p_1 + 2p_2$ , care este de asemenea egal cu  $1 - p_0 + p_2$  și pe care îl vom numi  $\mathcal{R}_0$ . Dacă  $\mathcal{R}_0 < 1$ , atunci  $p_0/p_2 > 1$ . Deci  $x = 1$  este singura valoare posibilă pentru limita  $x_\infty$ . Cu siguranță numele de familie va dispărea. Dacă  $\mathcal{R}_0 = 1$ , ambele rădăcini sunt egale cu 1 și concluzia este aceeași. Dacă  $\mathcal{R}_0 > 1$ , atunci Cournot a argumentat că  $x_\infty$  ar trebui să fie egală cu a doua rădăcină  $p_0/p_2$ , deoarece probabilitatea de extincție trebuie să fie, evident, 0 în cazul special în care  $p_0 = 0$ .

Cournot a menționat pe scurt cazul mai general în care bărbații pot avea cel mult  $m$  fii cu probabilitățile  $p_0, p_1, \dots, p_m$ . Concluzia depinde în același

mod de valoarea lui  $\mathcal{R}_0 = p_1 + 2p_2 + \dots + mp_m$ , numărul mediu de fii, în raport cu 1. Ecuația pentru  $x_\infty$ , care este  $x = p_0 + p_1x + \dots + p_mx^m$ , are întotdeauna rădăcina  $x = 1$ . Ea mai are o singură rădăcină pozitivă, care dă probabilitatea de extincție  $x_\infty$  atunci când  $\mathcal{R}_0 > 1$ .

Din păcate, articolul lui Bienaymé și cele câteva pagini din cartea lui Cournot au trecut complet neobservate la vremea respectivă. Articolul a fost observat abia în anii 1970, iar paginile din carte abia douăzeci de ani mai târziu! Între timp, problema și soluția sa au fost redescoperite de alții, iar subiectul s-a dezvoltat considerabil. Vom reveni asupra acestui subiect în capitolele 9, 17 și 18.

Bienaymé a fost nevoit să renunțe la slujba pe care o deținea la Ministerul de Finanțe în urma revoluției din 1848. Catedra de teoria probabilităților de la Universitatea din Paris, pentru care era cu siguranță cel mai bun candidat, a fost, de asemenea, acordată altcuiva. Cu toate acestea, Bienaymé a reușit să lucreze din nou pentru Ministerul de Finanțe după 1850, dar a demisionat în 1852. Mai târziu, în același an, a fost ales la Academia de Științe, unde a fost specialist în domeniul statisticii. În 1853 a demonstrat ceea ce unele manuale moderne numesc inegalitatea „Bienaymé-Tchebychev”. În 1875 a devenit președinte al nou createi *Société Mathématique de France*. A murit la Paris în 1878.

## Lecturi suplimentare

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

## Capitolul 8

### Mendel și ereditatea (1865)

În 1865, Mendel a publicat rezultatele experimentelor sale de pionierat privind hibridizarea mazărei. Analiza sa a utilizat aspecte elementare ale teoriei probabilităților. De asemenea, a luat în considerare un model dinamic pentru o populație de plante care se autofertilizează. Lucrarea sa, care a fost redescoperită abia în 1900, reprezintă o piatră de hotar în istoria geneticii.

Johann Mendel s-a născut în 1822 în Moravia, pe atunci parte a Imperiului Austriac și acum parte a Republicii Cehe. Tatăl său era țăran. Având rezultate bune la liceu și o sănătate precară, Mendel a preferat să continue să studieze în loc să lucreze la ferma familiei. Însă nu și-a putut permite să meargă la universitate. Astfel, în 1843 a intrat la mănăstirea Sfântul Toma din Brünn (în prezent Brno), unde a primit numele de Gregor. A studiat teologia, dar a urmat și câteva cursuri de agricultură. În 1847 a fost hirotonit preot. A predat la un liceu timp de câțiva ani, dar a picat examenul pentru a deveni profesor obișnuit. Între 1851 și 1853, datorită sprijinului ierarhului său, a putut totuși să își continue studiile la Universitatea din Viena, unde a urmat cursuri de fizică, matematică și științe naturale. După aceea s-a întors la Brünn și a predat fizica într-o școală tehnică.



Figura 8.1:  
Mendel (1822–1884)

Între 1856 și 1863, Mendel a făcut o serie de experimente pe un număr mare de plante în grădina mănăstirii sale. În 1865, și-a prezentat rezulta-

tele la două reuniuni ale Societății de Istorie Naturală din Brünn, din care era membru. Lucrarea sa, *Experimente privind hibridizarea plantelor*, a fost publicată în limba germană în anul următor în actele Societății. Mendel a explicat cum a ajuns să studieze variațiile mazărelor, plante care se reproduc în mod natural prin autofertilizare și ale căror semințe pot lua diferite forme ușor de identificat: rotunde sau încrețite, galbene sau verzi etc. Prin încrucișarea unei plante provenind dintr-o linie genealogică cu semințe rotunde și a unei plante provenind dintr-o linie genealogică cu semințe încrețite, a observat că a obținut întotdeauna hibridi care dădeau semințe rotunde. El a numit caracterul „semințe rotunde” dominant și caracterul „semințe ridate” recesiv. În același mod, a arătat că caracterul „semințe galbene” este dominant și că caracterul „semințe verzi” este recesiv.

Mendel a observat apoi că autofecundarea plantelor cultivate din semințe hibride a dat la prima generație semințe noi care aveau fie caracterul dominant, fie caracterul recesiv, în proporții aparent aleatorii. Mai mult, a observat că, repetând experimentul de mai multe ori, a obținut în medie de aproximativ trei ori mai multe semințe cu caracter dominant decât cu caracter recesiv. De exemplu, a obținut într-un prim experiment un total de 5.474 de semințe rotunde și 1.850 de semințe ridate, ceea ce corespunde unui raport de 2,96 la 1. Un al doilea experiment a dat un total de 6.022 de semințe galbene și 2.001 semințe verzi, ceea ce corespunde unui raport<sup>1</sup> de 3,01 la 1.

Mendel a observat, de asemenea, că printre plantele crescute din semințele primei generații cu caracter dominant, cele care au dat prin autofertilizare semințe cu caracter dominant sau recesiv erau de aproximativ două ori mai multe decât cele care au dat semințe cu caracter dominant. De exemplu, dintre cele 565 de plante crescute din semințe rotunde din prima generație, 372 au dat atât semințe rotunde, cât și ridate, în timp ce 193 au dat numai semințe rotunde; raportul este egal cu 1,93. În mod similar, dintre cele 519 plante cultivate din semințe galbene din prima generație, 353 au dat atât semințe galbene, cât și verzi, în timp ce 166 au dat numai semințe galbene; raportul este egal cu 2,13.

Pentru a explica aceste rezultate, Mendel a avut ideea genială de a considera caracterul aparent al unei semințe ca fiind rezultatul asocierii a doi factori ascunși, fiecare dintre acești factori fiind fie dominant (scris *A*), fie recesiv (scris *a*). Astfel, există trei combinații posibile: *AA*, *Aa* și *aa*. Semințele

---

<sup>1</sup>După cum a observat mai târziu R. A. Fisher (vezi capitolul 14), probabilitatea de a ajunge la rezultate experimentale atât de apropiate de valoarea teoretică este destul de mică. Mendel și-a aranjat probabil datele. De exemplu, în cel de-al doilea experiment referitor la  $n = 6.022 + 2.001 = 8.023$  semințe, probabilitatea ca raportul să difere de 3 cu mai puțin de 0,01 este de numai aproximativ 10 %.

cu factorii  $AA$  sau  $Aa$  au același caracter dominant  $A$ . Semințele cu factorii  $aa$  au caracterul recesiv  $a$ . Mendel a presupus, în plus, că în timpul fertilizării, boabele de polen și ovulele (gameții) transmit doar unul dintre cei doi factori, fiecare cu o probabilitate  $1/2$ .

Prin urmare, încrucișarea liniilor pure  $AA$  și  $aa$  dă hibridi care au toți factorii  $Aa$  și caracterul dominant  $A$ . Gameții hibridului  $Aa$  transmit factorul  $A$  cu o probabilitate de  $1/2$  și factorul  $a$  cu o probabilitate de  $1/2$ . Prin urmare, autofecundarea unei plante crescute dintr-o sămânță hibridă  $Aa$  dă  $AA$  cu probabilitatea  $1/4$ ,  $Aa$  cu probabilitatea  $1/2$  și  $aa$  cu probabilitatea  $1/4$ , așa cum se arată în tabelul 8.1.

Tabelul 8.1: Rezultatele posibile ale autofertilizării unui hibrid  $Aa$  și probabilitățile acestora în funcție de factorii transmiși de gameții masculi (în linii) și de gameții femele (în coloane).

Factor (Probabilitate)	$A$ ( $1/2$ )	$a$ ( $1/2$ )
$A$ ( $1/2$ )	$AA$ ( $1/4$ )	$Aa$ ( $1/4$ )
$a$ ( $1/2$ )	$Aa$ ( $1/4$ )	$aa$ ( $1/4$ )

Mendel a observat că proporțiile  $AA : Aa : aa$ , care erau  $1 : 2 : 1$ , puteau fi obținute și prin calculul formal  $(A + a)^2 = AA + 2Aa + aa$ . Deoarece semințele  $AA$  și  $Aa$  au caracterul aparent  $A$ , în timp ce numai semințele  $aa$  au caracterul aparent  $a$ , există într-adevăr de trei ori mai multe semințe cu caracterul  $A$  decât cu caracterul  $a$ . În plus, există în medie de două ori mai multe semințe  $Aa$  decât  $AA$ . Autofertilizarea plantelor crescute din primele dă semințe cu caracterul dominant ( $AA$  sau  $Aa$ ) sau cu caracterul recesiv ( $aa$ ). În ceea ce privește autofertilizarea plantelor cultivate din semințele  $AA$ , aceasta dă întotdeauna semințe  $AA$  cu caracter dominant. Toate observațiile sunt astfel explicate.

Mendel a analizat și generațiile următoare. Pornind de la  $N$  semințe hibride  $Aa$  și presupunând, pentru simplificare, că fiecare plantă dă prin autofertilizare doar patru semințe noi, el a calculat că numărul mediu de semințe  $(AA)_n$ ,  $(Aa)_n$  și  $(aa)_n$  în generația  $n$  ar fi dat de Tabelul 8.2, unde, pentru claritatea prezentării, rezultatele au fost împărțite la  $N$ .

Tabelul 8.2: Generații succesive.

$n$	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
total	1	4	16	64	256	1.024

Aceste numere se obțin pur și simplu din formulele

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

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

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

care spun că  $AA$  dă după autofertilizare patru semințe  $AA$ , că  $aa$  dă patru semințe  $aa$  și că  $Aa$  dă în medie o sămânță  $AA$ , două semințe  $Aa$  și o sămânță  $aa$ . Mendel a observat, de asemenea, că  $(AA)_n = (aa)_n = 2^{n-1}(2^n - 1)$ ,  $(Aa)_n = 2^n$ .

Într-adevăr, din ecuația (8.2) și din condiția inițială  $(Aa)_0 = 1$  rezultă că  $(Aa)_n = 2^n$ . Înlocuind acest lucru în ecuația (8.1), obținem că  $(AA)_{n+1} = 4(AA)_n + 2^n$ . Ne dăm seama cu ușurință că  $(AA)_n = c2^n$  este o soluție particulară când  $c = -1/2$ . Soluția generală a ecuației omogene  $(AA)_{n+1} = 4(AA)_n$  este  $(AA)_n = C4^n$ . În final, adunând aceste două soluții, vedem că  $(AA)_n = C4^n - 2^{n-1}$  satisface condiția inițială  $(AA)_0 = 0$  dacă  $C = 1/2$ . În ceea ce privește secvența  $(aa)_n$ , aceasta satisface aceeași relație de recurență și aceeași condiție inițială ca și  $(AA)_n$ . Deci  $(aa)_n = (AA)_n$ .

În concluzie, proporția de hibrizi  $Aa$  în populația totală, care este de  $2^n/4^n = 1/2^n$ , este împărțită la două la fiecare generație prin autofertilizare.

Munca lui Mendel a trecut total neobservată în timpul vieții sale. Câțiva ani mai târziu, Mendel a încercat experimente similare și cu alte specii de plante, a publicat câteva articole despre meteorologie și a investigat ereditatea albinelor. După ce a devenit abate în 1868, și-a petrecut cea mai mare parte a timpului gestionând probleme administrative. A murit în 1884.

Abia în 1900, activitatea lui Mendel a fost redescoperită în cele din urmă, independent și aproape simultan, de Hugo De Vries la Amsterdam, Carl Correns la Tübingen și Erich von Tschermak la Viena. Acest lucru avea să dea startul unei noi ere în ceea ce numim astăzi genetică.

## Lecturi suplimentare

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



## Capitolul 9

### Galton, Watson și problema extincției (1873–1875)

În 1873, statisticianul britanic Galton și compatriotul său, matematicianul Watson, au analizat problema extincției numelor de familie fără a cunoaște lucrările lui Bienaymé. Watson a observat că funcția generatoare asociată cu distribuția de probabilitate a numărului de bărbați din fiecare generație poate fi calculată în mod recursiv. Dar el a analizat incorect probabilitatea de extincție.

Francis Galton s-a născut în 1822, în același an cu Mendel, lângă Birmingham, în Anglia. A fost cel mai mic dintre cei șapte copii. Tatăl său era un bancher bogat. Prin intermediul mamei sale, a fost vărul lui Charles Darwin. Galton a început să studieze medicina în 1838, mai întâi într-un spital din Birmingham și apoi la Londra. În vara anului 1840, a făcut prima sa călătorie lungă prin Europa până la Istanbul. A studiat apoi la *Trinity College*, Universitatea Cambridge, timp de patru ani. Dar tatăl său a murit în 1844, lăsând o avere semnificativă. Galton a renunțat la ideea de a deveni doctor în medicină. A călătorit în Egipt, Sudan și Siria. În următorii ani și-a păstrat un stil de viață degajat, petrecându-și timpul la vânătoare, călătorind cu baloane și bărci sau încercând să îmbunătățească telegraful electric. În 1850, a înființat o expediție de explorare în Africa de Sud-Vest (în prezent Namibia). La întoarcerea sa în Anglia, în 1852, a fost ales membru al Societății Regale de Geografie. Acolo a putut urmări știrile din expedițiile din Africa de Est, în căutarea izvoarelor Nilului. S-a stabilit la Londra și a scris un ghid pentru călători, care a devenit un best-seller. În 1856 a fost ales membru al *Royal Society*. Atunci a fost interesat de meteorologie și a inventat cuvântul „anticiclon”. După publicarea în 1859, de către vărul său Darwin, a lucrării *Originea speciilor*, Galton s-a orientat spre studiul eredității. El a publicat în 1869 *Geniul ereditar*, în care susținea că facultățile intelectuale pot fi transmise prin ereditate.

În 1873, Alphonse de Candolle, un botanist elvețian, a publicat o carte intitulată *Istoria științei și a oamenilor de știință în ultimele două secole*, care conținea, de asemenea, un eseu despre *Influența eredității, variabilității și selecției asupra dezvoltării speciei umane și asupra viitorului probabil al acestei specii*. Acolo a făcut următoarele remarci:

„Printre informațiile precise și opiniile foarte sănătoase ale dom-

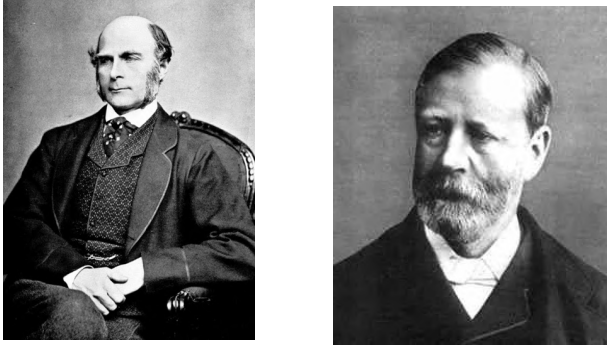


Figura 9.1: Galton (stânga) și Watson (dreapta).

nului Benoiston de Châteauneuf, ale lui Galton și ale altor statisticieni, nu am văzut remarcă importantă pe care ar fi trebuit să o facă cu privire la inevitabila dispariție a numelor de familie. Desigur, orice nume trebuie să dispară [...] Un matematician ar putea calcula cum se va produce scăderea numelor sau a titlurilor, cunoscând probabilitatea de a avea copii de sex feminin sau masculin și probabilitatea de a nu avea niciun copil pentru un cuplu dat.”

Este aceeași problemă pe care Bienaymé o studiasse în 1845. Dar Candolle, care nu era la curent cu lucrările lui Bienaymé, credea că toate familiile sunt sortite extincției. Galton a observat paragraful de mai sus din cartea lui Candolle. Întrucât nici el nu cunoștea lucrările lui Bienaymé, Galton a pus această problemă ca fiind deschisă pentru cititorii revistei *Educational Times*:

„Problema 4.001: O națiune numeroasă, din care ne vom ocupa doar de bărbații adulți, în număr de  $N$ , și care poartă fiecare nume de familie separate, colonizează un district. Legea evoluției lor este de așa natură încât, în fiecare generație,  $a_0$  la sută dintre bărbații adulți nu au niciun copil de sex masculin care să ajungă la vârsta adultă;  $a_1$  au un astfel de copil de sex masculin;  $a_2$  au doi; și așa mai departe până la  $a_5$  care au cinci.

Aflați (1) ce proporție din numele lor de familie vor fi dispărut după  $r$  generații; și (2) câte cazuri vor exista de nume de familie deținute de  $m$  persoane.”

Observați că a doua parte a problemei nu fusese abordată de Bienaymé. Galton nu a primit niciun răspuns satisfăcător din partea cititorilor revistei și se pare că nu a putut găsi singur soluția problemei. Așa că l-a rugat pe prietenul său Henry William Watson, un matematician, să încerce să o rezolve.

Watson s-a născut la Londra în 1827. Tatăl său a fost ofițer în marina britanică. A studiat mai întâi la *King's College* din Londra și apoi s-a orientat spre matematică la *Trinity College*, Universitatea Cambridge, din 1846 până în 1850, la câțiva ani după Galton. A devenit succesiv membru al *Trinity College*, maestru asistent la *City of London School*, lector de matematică la *King's College* și profesor de matematică la *Harrow School* între 1857 și 1865. Pasionat de alpinism, a făcut parte dintr-o expediție care a atins vârful Muntelui Rosa din Elveția în 1855. A fost hirotonisit ca diacon în 1856 și ca preot anglican doi ani mai târziu. Din 1865 și până la pensionare a fost rector la Berkswell with Barton, lângă Coventry, poziție care i-a lăsat suficient timp pentru cercetare.

Galton și Watson au scris împreună un articol intitulat *Despre probabilitatea de dispariție a familiilor*, publicat în 1875 în *Journal of the Royal Anthropological Institute*. Galton a prezentat problema, iar Watson a explicat calculele sale și concluziile la care a ajuns. Ei au presupus că bărbații au cel mult  $q$  fii,  $p_k$  fiind probabilitatea de a avea  $k$  fii ( $k = 0, 1, 2, \dots, q$ ). Cu alte cuvinte,  $p_k = a_k/100$  dacă folosim notațiile originale ale lui Galton. Deci  $p_0 + p_1 + \dots + p_q = 1$ . Să considerăm situația în care generația 0 este formată dintr-un singur om. Generația 1 este formată din  $s$  bărbați cu o probabilitate  $p_s$ . Folosind un truc bine cunoscut în vremea sa și care fusese introdus cu mult timp înainte de Abraham de Moivre, Watson a considerat funcția generatoare

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

asociată cu probabilitățile  $p_0, \dots, p_q$ . În mod similar, fie  $f_n(x)$  polinomul pentru care coeficientul lui  $x^s$  este probabilitatea de a avea  $s$  masculi în generația  $n$  pornind de la un singur om în generația 0. Atunci  $f_1(x) = f(x)$ . Watson a observat că

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

o formulă care permite să se calculeze  $f_n(x)$  în mod recursiv.

Într-adevăr, punem  $f_n(x) = p_{0,n} + p_{1,n}x + p_{2,n}x^2 + \dots + p_{q^n,n}x^{(q^n)}$ . Observăm că există cel mult  $q^n$  bărbați în generația  $n$ . Dacă în generația  $n - 1$  există  $s$  bărbați numerotați de la 1 la  $s$ , numim  $t_1, \dots, t_s$  numărul de descendenți masculi ai acestora. În acest caz, vor exista  $t$  bărbați în

generația  $n$  cu o probabilitate egală cu

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

Când  $s = 0$ , trebuie înțeles că această probabilitate este egală cu 1 dacă  $t = 0$  și egală cu 0 dacă  $t \geq 1$ . Prin urmare,

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

Rezultă că

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

În special, probabilitatea  $x_n$  de dispariție a numelui de familie în decurs de  $n$  generații este egală cu  $p_{0,n}$ , care este aceeași cu  $f_n(0)$ . Ca un prim exemplu, Watson a luat

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

adică  $q = 3$  și  $p_0 = p_1 = p_2 = 1/3$ . El a calculat polinoamele  $f_n(x)$  pentru  $n = 1, \dots, 4$  folosind ecuația (9.2). El a obținut de exemplu

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

și  $f_2(0) = 13/27 \approx 0,481$ . Calculul lui  $f_n(x)$  pentru  $n \geq 3$  devine foarte anevoios, atât de anevoios încât Watson a făcut deja o greșeală pentru  $n = 4$ . Deoarece  $x_5 = f_5(0) = f_4(f(0))$ , deci se poate evita calculul lui  $f_5(x)$ , el a obținut următoarea listă de probabilități de extincție  $x_n = f_n(0)$ :

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

Valorile corecte sunt  $x_4 \approx 0,632$  și  $x_5 \approx 0,677$ , după cum se poate verifica folosind formula simplă  $x_n = f(x_{n-1})$  derivată de Bienaymé. După cum vom vedea în capitolul 17, această din urmă formulă poate fi derivată și din ecuația (9.2).

Watson a observat că fiecare om are în medie

$$\mathcal{R}_0 = p_1 + 2p_2 + \dots + qp_q$$

fi și că  $\mathcal{R}_0 = 1$  în primul său exemplu. Astfel, s-ar putea crede că, dacă numărul inițial de membri masculi ai familiei este suficient de mare, mărimea familiei va rămâne aproximativ constantă. Cu toate acestea, Watson a afirmat că probabilitatea de extincție  $x_n$  converge spre 1 atunci când  $n \rightarrow +\infty$ , deși destul de lent. Cu alte cuvinte, întreaga familie va ajunge la extincție, așa cum sugerase Candolle. Figura 9.2a, care nu este desenată în articolul original, și rezultatele lui Bienaymé confirmă că această concluzie pentru primul exemplu este corectă.

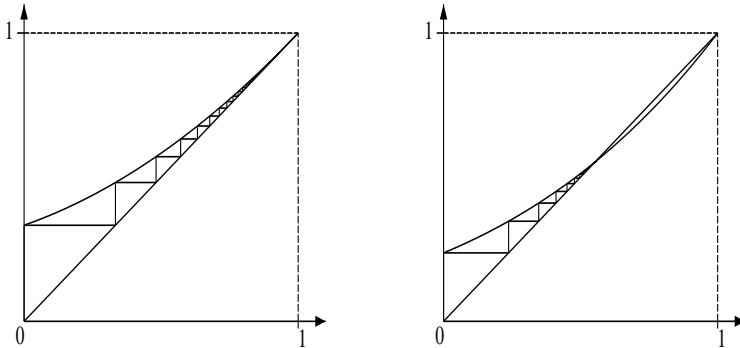


Figura 9.2: Graficul funcțiilor  $y = f(x)$  și  $y = x$ . Probabilitatea de dispariție  $x_n = f(x_{n-1})$  în decurs de  $n$  generații este înălțimea celei de-a  $n$ -a „trepte a scării”. Stânga:  $f(x) = (1 + x + x^2)/3$ . Dreapta:  $f(x) = (3 + x)^5/4^5$ .

Ca un al doilea exemplu, Watson a considerat distribuția de probabilitate binomială

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

pentru care funcția generatoare (9.1) este

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

El a calculat  $f_2(x)$  și  $x_2 = f_2(0)$ . În acest moment și-a dat seama că  $x_2 = f(x_1)$  și că  $x_n = f(x_{n-1})$  pentru toți  $n$ . Dar el credea că această formulă era adevărată doar pentru cazul special al binomului (9.3). Aplicând-o la cazul în care  $q = 5$ ,  $a = 3$  și  $b = 1$ , a obținut

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

Watson și-a dat seama că  $x_n$  trebuie să convergă la o limită  $x_\infty$  pe măsură ce  $n \rightarrow +\infty$ , care satisface

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

El a observat că  $x = 1$  este o soluție a acestei ecuații, dar nu și-a dat seama că ar putea exista și alte soluții atunci când  $\mathcal{R}_0 > 1$ . Așa că a concluzionat în mod eronat, indus în eroare de Candolle, că există extincție ( $x_\infty = 1$ ) în orice caz, inclusiv în exemplul numeric pe care tocmai îl luase în considerare. Figura 9.2b arată că nu este cazul!

Watson a observat că numărul mediu de fii din acest exemplu numeric este mai mare decât 1 (se poate arăta că  $\mathcal{R}_0 = qb/(a + b) = 5/4$ ), ceea ce înseamnă că populația tinde să crească exponențial. Dar acest lucru nu l-a ajutat să-și descopere eroarea. El chiar a conchis că extincția numelui de familie era sigură pentru orice distribuție de probabilitate ( $p_k$ ), adică nu doar pentru cazul binomial. Vom reveni asupra acestei probleme în capitolele 17 și 18.

Galton și-a continuat studiul statistic al familiilor cu o carte intitulată *Oameni de știință englezi, natura și educația lor*, care se concentra pe genealogia membrilor din *Royal Society*. De asemenea, a devenit interesat de antropometrie, măsurarea corpului uman. A profitat de o expoziție internațională organizată în 1884 la Londra pentru a colecta date despre un număr mare de persoane. Rezultatele sale au fost publicate în 1889 într-o carte intitulată *Ereditatea naturală*, al cărei apendice reproducea articolul scris în colaborare cu Watson. Această carte a introdus, de asemenea, un nou vocabular statistic, cum ar fi „percentila” și „quartilul”, precum și cuvântul „eugenie”, adică îmbunătățirea speciei umane din punct de vedere al caracterelor ereditare. După 1888, Galton a dezvoltat tehnica de recunoaștere a amprentelor digitale, care avea să fie folosită câțiva ani mai târziu de poliția britanică. De asemenea, a continuat să studieze rolul respectiv al eredității (natura) și al mediului (educația) asupra caracteristicilor fizice și intelectuale ale gemenilor, asupra dimensiunii plantelor de mază crescute pe parcursul mai multor generații sau asupra culorii șoarecilor crescuți în laborator. Acest lucru l-a

condus la noțiunea de „coeficient de corelație” între două variabile. În 1904 a fost înființat Laboratorul Galton în cadrul *University College* din Londra. Galton a fost făcut cavaler în 1909 și a murit în 1911.

Watson a publicat mai multe cărți, în special un tratat despre teoria cinică a gazelor în 1876 și un tratat despre teoria matematică a electricității și magnetismului în două volume (1885 și 1889). A fost ales membru al *Royal Society* în 1881 și a murit la Brighton în 1903.

În 1924, în cel de-al doilea volum al biografiei sale despre Galton, Karl Pearson a rezumat articolul privind dispariția numelor de familie fără să observe eroarea. Această eroare avea să fie în cele din urmă observată în 1930 (vezi capitolul 18).

### **Lecturi suplimentare**

1. De Candolle, A.: *Histoire des sciences et des savants depuis deux siècles*. Ge-org, Genève (1873). [archive.org](http://archive.org)
2. Galton, F.: *Natural Inheritance*. Macmillan, London (1889). [galton.org](http://galton.org)
3. Galton, F.: *Memories of my Life*. Methuen & Co., London (1908). [galton.org](http://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](http://galton.org)
6. S.H.B.: Henry William Watson, 1827-1903. *Proc. R. Soc. Lond.* 75, 266–269 (1905). [gallica.bnf.fr](http://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](http://galton.org)

## Capitolul 10

### Lotka și teoria populației stabile (1907–1911)

În 1907, chimistul american Alfred Lotka a început să studieze relația dintre rata natalității, ratele de mortalitate specifice vârstei și rata de creștere a populației folosind un model în timp continuu. În 1911 a publicat un articol pe această temă împreună cu F. R. Sharpe, care includea și ratele de fertilitate specifice vârstei. Ecuația implicită care oferă rata de creștere a populației este adesea numită „ecuația lui Lotka”.

Alfred James Lotka s-a născut din părinți americani în 1880, în Lemberg, care făcea parte din Imperiul Austro-Ungar (în prezent L'viv, în Ucraina). A studiat mai întâi în Franța și Germania, iar în 1901 a obținut o diplomă de licență în fizică și chimie la Universitatea din Birmingham, Anglia. A petrecut apoi un an la Leipzig, unde rolul termodinamicii în chimie și biologie a fost evidențiat de Wilhelm Ostwald, care avea să primească premiul Nobel pentru chimie în 1909. Lotka s-a stabilit la New York în 1902 și a început să lucreze pentru *General Chemical Company*.



Figura 10.1:  
Lotka (1880–1949)

În 1907 și 1911<sup>1</sup>, Lotka s-a apucat de studiul dinamicii populațiilor structurate pe vârste, fără a cunoaște lucrările lui Euler pe aceeași temă (vezi capitolul 3). Spre deosebire de Euler, el a presupus că timpul și vârsta sunt variabile continue. Fie  $B(t)$  rata natalității masculine (numărul de nașteri

---

<sup>1</sup>Cel de-al doilea articol a fost scris în colaborare cu F. R. Sharpe, un matematician de la Universitatea Cornell.



masculine pe unitate de timp) la momentul  $t$ ,  $p(x)$  probabilitatea de a fi încă în viață la vârsta  $x$  și  $h(x)$  fertilitatea la vârsta  $x$ :  $h(x)dx$  este probabilitatea ca un bărbat să aibă un fiu nou-născut între vârsta  $x$  și  $x + dx$  dacă  $dx$  este infinit de mic. Atunci  $\int_0^{+\infty} p(x)dx$  este speranța de viață la naștere. În plus,  $B(t-x)p(x)dx$  este numărul de bărbați născuți între momentul  $t-x$  și  $t-x+dx$ , care sunt încă în viață la momentul  $t$ . Acești masculi au  $B(t-x)p(x)h(x)dx$  fii pe unitate de timp la momentul  $t$ . Așadar, rata totală de natalitate masculină la momentul  $t$  este

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

Căutând o soluție exponențială pentru această ecuație integrală în necunoscuta  $B(t)$  de forma  $B(t) = be^{rt}$ , Lotka a obținut prin împărțirea ambelor părți la  $B(t)$  ecuația

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

care acum este numită de demografi „ecuația lui Lotka”<sup>2</sup>. Euler a obținut ecuația implicită analogă (3.1) pentru rata de creștere atunci când timpul și vârsta sunt variabile discrete. Lotka a observat că partea dreaptă a lui (10.1) este o funcție descrescătoare de  $r$  care tinde la  $+\infty$  când  $r \rightarrow -\infty$  și care tinde la 0 când  $r \rightarrow +\infty$ . Deci există o valoare unică a lui  $r$ , numită  $r^*$ , astfel încât ecuația (10.1) să fie adevărată. În plus,  $r^* > 0$  dacă și numai dacă

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

Parametrul  $\mathcal{R}_0$  (notația a fost introdusă de Dublin și Lotka în 1925) reprezintă numărul așteptat de fii pe care un om îi poate avea de-a lungul vieții sale.

Lotka a sugerat<sup>3</sup> că, indiferent de structura inițială de vârstă a populației, numărul de nașteri masculine pe unitate de timp era într-adevăr astfel încât  $B(t) \sim be^{r^*t}$  când  $t \rightarrow +\infty$ , unde  $b$  este o constantă. Populația totală este atunci dată de

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

Rezultă că  $P(t)$  crește sau scade de asemenea ca  $e^{r^*t}$  atunci când  $t \rightarrow +\infty$ : rata de creștere este egală cu  $r^*$ . Mai mult, structura pe vârste a populației,

<sup>2</sup>R.A. Fisher a ajuns independent la aceeași ecuație în 1927 și mai târziu a interpretat rădăcina  $r^*$  ca fiind o măsură a „fitness-ului darwinist” în teoria evoluției prin selecție naturală.

<sup>3</sup>Acest lucru a fost demonstrat în mod riguros în 1941 de William Feller, care era pe atunci profesor de matematică la Universitatea Brown din SUA. O abordare probabilistică a fost dezvoltată în 1968 de către Crump, Mode și Jagers.

dată de  $B(t-x)p(x)/P(t)$ , tinde la

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

Aceasta este ceea ce Lotka numea o „populație stabilă”: piramida vârsteilor păstrează aceeași formă în timp, dar populația totală crește sau scade exponențial. Concluzia este astfel aceeași ca în cazul modelului în timp discret al lui Euler. Dar studiul lui Lotka ia în considerare dependența fertilității de vârstă. Așadar, acesta este, într-un anumit sens, mai general decât cel al lui Euler.

Lotka a continuat să lucreze la acest subiect pe tot parcursul vieții sale. În 1908–1909 și-a reluat studiile la Universitatea Cornell pentru a obține o diplomă de masterat. A lucrat pentru Biroul Național de Standarde din 1909 până în 1911 și ca editor al revistei *Scientific American Supplement* din 1911 până în 1914. În 1912 a obținut un doctorat de la Universitatea din Birmingham, adunând articolele pe care le publicase începând cu 1907 despre dinamica populației și demografie. În timpul Primului Război Mondial, a lucrat din nou pentru *General Chemical Company* la modul de fixare a azotului din atmosferă. În 1920, unul dintre articolele sale despre oscilațiile biologice (vezi capitolul 13) l-a impresionat profund pe Raymond Pearl, profesor de biometrie la Universitatea Johns Hopkins, care tocmai „descoperise” ecuația logistică (vezi capitolul 6). În speranța de a găsi un loc de muncă la Institutul Rockefeller de Cercetări Medicale din New York, Lotka a lucrat la modelele matematice dezvoltate de Ross pentru malarie (vezi Capitolul 12). În cele din urmă, a obținut o bursă de doi ani de la Universitatea Johns Hopkins, care i-a permis să scrie o carte intitulată *Elemente de biologie fizică*, publicată în 1925. Apoi a devenit șeful departamentului de cercetare al *Metropolitan Life Insurance Company* din New York. S-a axat pe analiza matematică a problemelor demografice și a publicat mai multe cărți în colaborare cu un coleg, statisticianul și vicepreședintele companiei Louis Israel Dublin: *Valoarea bănească a unui om* (1930), *Durata de viață* (1936) și *Douăzeci și cinci de ani de progrese în domeniul sănătății* (1937). A fost ales președinte al Asociației Populației din America pentru 1938-1939. Printre diversele sale studii statistice, „Legea lui Lotka” (care datează din 1926) afirmă că numărul de autori care au scris  $n$  articole într-un anumit domeniu științific scade mai mult sau mai puțin ca  $1/n^2$  pe măsură ce  $n$  crește.

Lotka a publicat, de asemenea, o carte în limba franceză intitulată *Teoria analitică a asociațiilor biologice*. Prima parte, care era mai mult filosofică, a apărut în 1934. Cea de-a doua parte, mai tehnică, publicată în 1939, rezuma toate cercetările sale privind demografia umană din 1907 înapoi. În car-

tea sa, Lotka și-a prezentat, de asemenea, contribuția la problema extincției numelor de familie. După publicarea, în 1930, a primului articol al lui Steffensen pe această temă (vezi capitolul 18), acesta a aplicat teoria la datele cuprinse în recensământul din 1920 al populației albe din SUA. El a observat că distribuția observată  $(p_k)_{k \geq 0}$  a numărului de fii este bine aproximată de o lege geometrică descrescătoare pentru toți  $k \geq 1$ :  $p_0 = a$ ,  $p_k = b c^{k-1}$  ( $k \geq 1$ ), cu  $a = 0,4825$ ,  $b = 0,2126$  și  $c = 1 - b/(1 - a)$ . În acest fel,  $\sum_{k \geq 0} p_k = 1$ . Funcția generatoare asociată este  $f(x) = a + b \sum_{k=1}^{+\infty} c^{k-1} x^k = a + \frac{bx}{1-cx}$ . Cele două soluții ale ecuației  $x = f(x)$  sunt  $x = 1$  și  $x = a/c$ . Probabilitatea de extincție  $x_\infty$  este cea mai mică dintre aceste două soluții (vezi capitolul 7). Cu valorile numerice pentru SUA, el a găsit  $x_\infty \approx 0,819$ , în timp ce numărul mediu de fii a fost  $\mathcal{R}_0 = f'(1) = (1 - a)^2/b \approx 1,260$ . În ciuda unui număr mediu de copii (inclusiv fii și fiice) apropiat de 2,5, probabilitatea de dispariție a numelui de familie este de peste 80 %.

Lotka a fost ales președinte al Asociației Americane de Statistică în 1942. S-a pensionat în 1947 și a murit în 1949 în New Jersey. O nouă ediție a cărții sale din 1925 a apărut în 1956, cu un titlu ușor diferit: *Elemente de biologie matematică*.

### Lecturi suplimentare

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](http://projecteuclid.org)
4. Fisher, R.A.: The actuarial treatment of official birth records. *Eugen. Rev.* 19, 103–108 (1927). [digital.library.adelaide.edu.au](http://digital.library.adelaide.edu.au)
5. Gridgeman, N.T.: Lotka, Alfred James. In Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 8, 512. Scribner, New York (1981)
6. Lotka, A.J.: Relation between birth rates and death rates. *Science* 26, 21–22 (1907) → Smith & Keyfitz (1977).
7. Lotka, A.J.: *Théorie analytique des associations biologiques*, 2<sup>e</sup> partie. Hermann, Paris (1939) [gallica.bnf.fr](http://gallica.bnf.fr)
8. Sharpe, F.R., Lotka, A.J.: A problem in age-distribution. *Philos. Mag. Ser. 6*, 21, 435–438 (1911) → Smith & Keyfitz (1977).
9. Smith, D.P., Keyfitz, N.: *Mathematical Demography*. Springer, Berlin (1977)
10. Tanner, A.: *Von Molekülen, Parasiten und Menschen – A. J. Lotka und die Mathematisierung des Lebens*. ETH Zürich (2014) doi:10.3929/ethz-a-010209129

## Capitolul 11

### Legea Hardy-Weinberg (1908)

În 1908, matematicianul britanic Hardy și medicul german Weinberg au descoperit, în mod independent, că într-o populație infinit de mare care se împerechează la întâmplare conform legilor lui Mendel, frecvențele genotipurilor obținute din două alele rămân constante de-a lungul generațiilor. Modelul lor matematic a fost unul dintre punctele de plecare pentru genetica populațiilor.

Godfrey Harold Hardy s-a născut în 1877 în Surrey, Anglia. Părinții săi au fost profesori. A studiat matematica la *Trinity College*, Universitatea Cambridge, începând din 1896, a devenit membru al colegiului său în 1900 și lector de matematică în 1906. După o primă carte despre *Integrarea funcțiilor de o singură variabilă* (1905), a publicat în 1908 *Un curs de matematică pură*, care a fost reeditată de mai multe ori și tradus în multe limbi străine.



Figura 11.1:  
Hardy (1877–1947)

La acea vreme, redescoperirea operei lui Mendel a ridicat unele îndoieli. Unii biologi se întrebau de ce caracterele dominante nu deveneau mai frecvente de la o generație la alta. Reginald Punnett, care scrisese o carte intitulată *Mendelism* în 1905, i-a pus întrebarea lui Hardy, cu care juca cricket la Cambridge. Hardy și-a scris soluția într-un articol despre *Proporțiile mendeliene într-o populație mixtă*, care a fost publicat în 1908. Pentru a simplifica analiza, el și-a imaginat situația unei populații mari în care alegerea partenerului sexual ar fi aleatorie. Mai mult, el și-a restrâns atenția la doar doi factori

(sau „alele”)  $A$  și  $a$ ,  $A$  fiind dominant și  $a$  recesiv. Pentru generația  $n$ , fie  $p_n$  frecvența „genotipului”  $AA$ ,  $2q_n$  cea a lui  $Aa$  și  $r_n$  cea a lui  $aa$ . Bineînțeles,  $p_n + 2q_n + r_n = 1$ . Hardy a presupus, de asemenea, că niciunul dintre aceste genotipuri nu a condus la un exces de mortalitate sau la o scădere a fertilității în comparație cu celelalte două genotipuri. Frecvențele în generația  $n + 1$  pot fi calculate cu ușurință observând că un individ ales la întâmplare în generația  $n$  transmite alela  $A$  cu o probabilitate  $p_n + q_n$ : fie că genotipul este  $AA$  și alela  $A$  este transmisă cu siguranță, fie că genotipul este  $Aa$  și alela  $A$  este transmisă cu o probabilitate de 50%. În mod similar, alela  $a$  se transmite cu o probabilitate  $q_n + r_n$ . Prin urmare, se poate construi tabelul 11.1 în același mod ca și tabelul 8.1.

Tabelul 11.1: Calculul frecvențelor genotipurilor în generația  $n + 1$  din frecvențele alelelor părinților (rândurile sunt pentru mamă, iar coloanele pentru tată).

Alela Frecvență	$A$ $p_n + q_n$	$a$ $q_n + r_n$
$A$ $p_n + q_n$	$AA$ $(p_n + q_n)^2$	$Aa$ $(p_n + q_n)(q_n + r_n)$
$a$ $q_n + r_n$	$Aa$ $(p_n + q_n)(q_n + r_n)$	$aa$ $(q_n + r_n)^2$

Frecvențele genotipurilor  $AA$ ,  $Aa$  și  $aa$  în generația  $n + 1$  sunt, respectiv,  $p_{n+1}$ ,  $2q_{n+1}$  și  $r_{n+1}$ . Astfel, Hardy a constatat că

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

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

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

Apoi a cercetat în ce condiții frecvențele genotipurilor pot rămâne constante de-a lungul generațiilor, fiind egale cu  $p$ ,  $2q$  și  $r$ . Deoarece prin definiție  $p + 2q + r = 1$ , observăm că ecuațiile (11.1)-(11.3) conduc toate la aceeași condiție  $q^2 = pr$ .

De exemplu, prima ecuație dă  $p = (p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$ , ceea ce este echivalent cu  $p(1 - p - 2q) = q^2$  și în final cu  $pr = q^2$ .

Pornind de la condiții inițiale arbitrare  $(p_0, 2q_0, r_0)$  cu  $p_0 + 2q_0 + r_0 = 1$ , Hardy a observat că

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

Prin urmare, starea  $(p_1, 2q_1, r_1)$  este deja un echilibru. Deci  $(p_n, 2q_n, r_n)$  rămâne egal cu  $(p_1, 2q_1, r_1)$  pentru toate  $n \geq 1$ . Dacă se stabilește  $x = p_0 + q_0$  pentru frecvența alelei  $A$  în generația 0, atunci  $1 - x = q_0 + r_0$  este frecvența alelei  $a$ . Folosind din nou sistemul (11.1)–(11.3), obținem

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

pentru toți  $n \geq 1$  (figura 11.2).

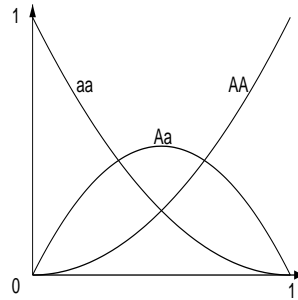


Figura 11.2: Graficele funcțiilor  $x^2$ ,  $2x(1-x)$  și  $(1-x)^2$  care corespund frecvențelor de echilibru ale genotipurilor  $AA$ ,  $Aa$  și  $aa$ .

În concluzie, ipotezele de mai sus conduc la legea conform căreia frecvențele genotipurilor  $AA$ ,  $Aa$  și  $aa$  rămân neschimbate de-a lungul generațiilor. Teoria lui Mendel nu conduce la o creștere progresivă a frecvenței caracterului dominant, așa cum s-a crezut la început.

Câțiva ani mai târziu, Fisher avea să insiste asupra unui corolar important al acestei legi: la o primă aproximație (adică presupunând că ipotezele modelului sunt realiste), o populație păstrează o varianță genetică constantă. Această observație rezolvă una dintre problemele ridicate de teoria evoluției prin selecție naturală a lui Darwin. Într-adevăr, Darwin credea, ca și contemporanii săi, că la fiecare generație caracteristicile fiziologice ale copiilor sunt un fel de medie a caracteristicilor celor doi părinți, fiecare părinte contribuind cu o jumătate. Această idee a fost ulterior studiată în profunzime cu ajutorul statisticii de către Francis Galton și de succesorul său la laboratorul de biometrie, Karl Pearson. Dacă ar fi fost adevărată, variația acestor caracteristici într-o populație ar fi trebuit să fie împărțită la fiecare generație la doi și în curând ar fi existat o asemenea omogenitate încât selecția naturală, presupusă a explica evoluția, ar fi fost imposibilă. Ar fi totuși nevoie de mai mulți ani pentru ca acest mecanism de mediere să fie respins, biometriștii apărând punctul de vedere al lui Darwin și fiind reticenți în a admite că legile lui Mendel sunt inevitabile pentru a înțelege evoluția.

După această lucrare, în 1908, Hardy s-a întors la matematica pură. În autobiografia sa, *Apologia unui matematician*, el a susținut chiar cu mândrie că a evitat descoperirile de utilitate practică. În 1910 a fost ales membru al *Royal Society*. În 1913, l-a descoperit pe prodigiosul indian Ramanujan și l-a invitat să lucreze la Cambridge. După Primul Război Mondial, a devenit profesor la Universitatea Oxford și a continuat o colaborare fructuoasă cu compatriotul său Littlewood. Între 1931 și 1942 a fost din nou profesor la Cambridge. A publicat numeroase cărți, adesea în colaborare: *Ordine ale infinitului* (1910), *Teoria generală a seriilor Dirichlet* cu Marcel Riesz (1915), *Inegalități* cu Littlewood și Pólya (1934), *O introducere în teoria numerelor* cu E. M. Wright (1938), *Ramanujan* (1940), *Serii Fourier* cu Rogosinski (1944) și *Serii Divergente* (1949). A murit la Cambridge în 1947.

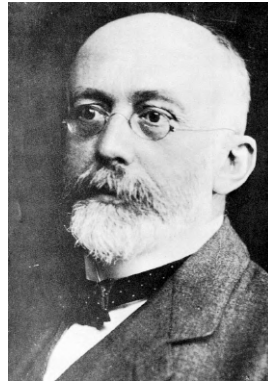


Figura 11.3:  
Weinberg (1862–1937)

Câteva decenii mai târziu, oamenii au observat că legea lui Hardy pentru frecvența genelor fusese descoperită în același an 1908 de un medic german, Wilhelm Weinberg. Weinberg s-a născut la Stuttgart în 1862. După ce a studiat la Tübingen și München până la obținerea doctoratului în medicină, a lucrat mai mulți ani în spitale din Berlin, Viena și Frankfurt. S-a stabilit în 1889 la Stuttgart ca medic generalist și obstetrician. În ciuda faptului că era foarte ocupat cu munca sa, și-a găsit timp să scrie numeroase articole în reviste științifice germane. În 1901 a studiat din punct de vedere statistic frecvența gemenilor de același sex. Articolul din 1908, în care a explicat aceeași lege pe care o găsisse Hardy, fusese publicat într-o revistă științifică locală și nu fusese remarcat. Dar, spre deosebire de Hardy, el a continuat acest studiu în anii următori, descoperind, de exemplu, generalizarea la cazul în care există mai mult de două alele. De asemenea, contribuise și în domeniul statisticii medicale. Weinberg a murit în 1937. După redescoperirea

articolului său din 1908, geneticienii au numit legea stabilității frecvențelor genotipurilor „Legea Hardy-Weinberg”.

În zilele noastre, această lege este adesea utilizată după cum urmează. Dacă o alelă recesivă rară  $a$  nu are nicio influență asupra supraviețuirii sau fertilității și dacă cunoaștem frecvența  $x^2$  a genotipului  $aa$ , deoarece  $aa$  produce un anumit fenotip, atunci putem calcula  $x$  și estima frecvența  $2x(1-x) \approx 2x$  a genotipului  $Aa$ . De exemplu, dacă frecvența genotipului  $aa$  este de  $1/20.000$ , atunci obținem  $x \approx 1/140$ . Așadar,  $2x \approx 1/70$  este frecvența genotipului  $Aa$ . Alela recesivă  $a$ , care ar putea părea foarte rară la inspectarea fenotipurilor, nu este de fapt atât de rară.

### Lecturi suplimentare

1. Hardy, G.H.: Mendelian proportions in a mixed population. *Science* 28, 49–50 (1908). [esp.org](http://esp.org)
2. Hardy, G.H.: *A Mathematician's Apology*. Cambridge University Press (1940). [archive.org](http://archive.org)
3. Punnett, R.C.: *Mendelism*, 2nd edn. Cambridge University Press (1907). [archive.org](http://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](http://biodiversitylibrary.org)



## Capitolul 12

### Ross și malaria (1911)

În 1911, medicul britanic Ronald Ross, care primise deja premiul Nobel în 1902 pentru lucrările sale asupra malariei, a studiat un sistem de ecuații diferențiale care modelează răspândirea acestei boli. El a arătat că malaria poate persista numai dacă numărul de țânțari depășește un anumit prag. Prin urmare, pentru a eradica malaria, nu este necesar să se ucidă toți țânțarii, ci este suficient să se ucidă doar o anumită fracțiune. Modele epidemice similare au fost dezvoltate ulterior de Kermack și McKendrick.

Ronald Ross s-a născut în 1857 în nordul Indiei, unde tatăl său era ofițer în armata britanică. A studiat medicina la Londra, dar a preferat să scrie poezii și drame. După ce a lucrat timp de un an pe o navă ca chirurg, a reușit să intre în serviciul medical indian în 1881. Activitatea medicală din India i-a lăsat mult timp liber, timp în care a scris lucrări literare și a învățat singur matematică. În 1888, în permisie în Anglia, a obținut o diplomă în sănătate publică și a studiat bacteriologia, o știință nouă creată cu câțiva ani mai devreme de Pasteur și Koch. Întors în India, Ross a început să studieze malaria. În timpul celei de-a doua permisii, în 1894, l-a întâlnit la Londra pe Patrick Manson, un specialist în medicină tropicală, care i-a arătat la microscop ceea ce medicul militar francez Alphonse Laveran observase în 1880: sângele pacienților cu malarie conține paraziți. Manson a sugerat că paraziții ar putea proveni de la țânțari, deoarece el însuși descoperise în China parazitul unei alte boli tropicale (filarioza) în aceste insecte. Cu toate acestea, el credea că oamenii erau infectați de parazit atunci când beau apă contaminată de țânțari. Din 1895 până în 1898, Ross și-a continuat cercetările în India și a testat ideea lui Manson. În 1897, el a descoperit în stomacul unei anumite specii de țânțari pe care nu o studiasse până atunci (anofel) niște paraziți asemănători cu cei observați de Laveran. Superiorii săi trimitându-l la Calcutta într-un anotimp în care cazurile de malarie erau rare, el a decis să studieze malaria la păsările de colivie. A găsit parazitul în glandele salivare ale țânțarilor anofeli și a reușit să infecteze experimental păsări sănătoase lăsând țânțarii să le înțepe: acest lucru a dovedit că malaria se transmite prin înțepăturile de țânțari și nu prin ingerarea de apă contaminată. În 1899, Ross a părăsit Serviciul Medical

Indian pentru a predă la Școala de Medicină Tropicală din Liverpool, care fusese creată cu un an înainte. A fost ales membru al *Royal Society* în 1901 și a primit în 1902 Premiul Nobel pentru Fiziologie sau Medicină pentru activitatea sa în domeniul malariei. A călătorit în Africa, în Mauritius și în zona mediteraneană pentru a populariza lupta împotriva țânțarilor. Metoda a avut succes în Egipt, de-a lungul canalului Suez, de-a lungul canalului Panama aflat în construcție, în Cuba și în Malaezia. A avut mai puțin succes în alte zone. Ross a publicat *Raportul privind prevenirea malariei în Mauritius* în 1908 și *Prevenția malariei* în 1910.



Figura 12.1:  
Ross (1857–1932)

În ciuda dovezilor sale cu privire la rolul anumitor țânțari în transmiterea malariei, Ross s-a lovit de scepticism atunci când a afirmat că malaria ar putea fi eradicată prin simpla reducere a numărului de țânțari. În cea de-a doua ediție a cărții sale despre *Prevenirea malariei*, publicată în 1911, a încercat să construiască modele matematice de transmitere a malariei pentru a-și susține afirmația. Unul dintre modelele sale a constatat într-un sistem de două ecuații diferențiale. Să introducem următoarele notații:

- $N$ : totalul populației umane dintr-o anumită zonă;
- $I(t)$ : numărul de oameni infectați cu malarie la momentul  $t$ ;
- $n$ : populația totală de țânțari (presupusă constantă);
- $i(t)$ : numărul de țânțari infectați cu malarie;
- $b$ : frecvența de înțepare a țânțarilor;
- $p$  (respectiv  $p'$ ): probabilitatea de transmitere a malariei de la om la țânțar (respectiv de la țânțar la om) în timpul unei înțepături;

- $a$ : rata cu care oamenii se recuperează după malarie;
- $m$ : mortalitatea țânțarilor.

Pe parcursul unui mic interval de timp  $dt$ , fiecare țânțar infectat înțeapă  $bdt$  oameni, dintre care o fracțiune egală cu  $\frac{N-I}{N}$  nu este încă infectată. Ținând cont de probabilitatea de transmitere  $p'$ , există  $b p' i \frac{N-I}{N} dt$  noi oameni infectați. În același interval de timp, numărul de oameni care se vindecă este  $aI dt$ . Prin urmare,

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

În mod similar, fiecare țânțar neinfecat înțeapă  $bdt$  oameni, dintre care o fracție egală cu  $I/N$  este deja infectată. Ținând cont de probabilitatea de transmitere  $p$ , există  $b p (n-i) \frac{I}{N} dt$  țânțari noi infectați. Între timp, presupunând că infecția nu influențează mortalitatea, numărul de țânțari care mor este  $mi dt$ . Așadar,

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

Deoarece malarie există permanent în majoritatea țărilor infectate, Ross a luat în considerare doar stările de echilibru ale sistemului său de două ecuații: numărul de oameni infectați  $I(t)$  și numărul de țânțari infectați  $i(t)$  rămân constante în timp ( $dI/dt = 0$  și  $di/dt = 0$ ). În primul rând, există întotdeauna starea de echilibru cu  $I = 0$  și  $i = 0$ , care corespunde absenței malariei. În al doilea rând, Ross a căutat o stare de echilibru în care  $I > 0$  și  $i > 0$  și a constatat că

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

Împărțind ecuațiile stării de echilibru cu produsul  $I \times i$ , problema devine un sistem liniar de două ecuații cu două necunoscute  $1/I$  și  $1/i$ ,

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

Soluția sa este ușor de obținut.

Se poate observa că  $I > 0$  și  $i > 0$  dacă numărul de țânțari este peste un prag critic:

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

În acest caz, starea de echilibru corespunde situației în care boala este endemică, adică prezentă în permanență. Ross a ajuns la concluzia că, dacă numărul de țânțari  $n$  este redus sub pragul critic  $n^*$ , atunci singura stare de echilibru rămasă este  $I = 0$  și  $i = 0$ , astfel încât malaria ar trebui să dispară. În special, nu este necesar să exterminăm toți țânțarii pentru a eradica malaria. Acesta este exact punctul pe care Ross a dorit să îl sublinieze cu modelul său.

Pentru a-și ilustra teoria, Ross a căutat valori numerice rezonabile pentru parametrii modelului său. El a presupus că

- mortalitatea țânțarilor este de așa natură încât doar o treime dintre ei sunt încă în viață după zece zile; deci  $e^{-10m} = \frac{1}{3}$  și  $m = (\ln 3)/10$  pe zi;
- jumătate dintre oameni sunt încă infectați după trei luni; deci  $e^{-90a} = 1/2$  și  $a = (\ln 2)/90$  pe zi;
- unul din opt țânțari înțeapă în fiecare zi; deci  $e^{-b} = 1 - 1/8$  și  $b = \ln(8/7)$  pe zi.
- țânțarii infectați nu sunt, de obicei, infecțioși în primele zece zile de la infectare, deoarece parazitii trebuie să treacă prin mai multe etape de transformare. Deoarece o treime dintre țânțari pot supraviețui zece zile, Ross a presupus că există, de asemenea, aproximativ o treime din toți țânțarii infectați care sunt infecțioși:  $p' = 1/3$ ;
- $p = 1/4$ .

Ross ar putea apoi să calculeze cu formula (12.1) fracția infectată  $I/N$  în populația umană în funcție de raportul  $n/N$  dintre numărul țânțarilor și populația umană. El și-a prezentat rezultatele într-un tabel care este echivalent cu figura 12.2.

Forma curbei arată că fracția de oameni infectați este deja mai mare de 50% dacă raportul  $n/N$  este doar puțin peste valoarea critică  $n^*/N$ . Dar această fracție nu se schimbă prea mult atunci când raportul  $n/N$  crește în continuare. Acest lucru explică de ce nu fusese niciodată observată până acum corelația dintre numărul de țânțari și prezența malariei. Cu toate acestea, Ross a observat că valoarea numerică a pragului  $n^*/N$  era foarte sensibilă la mici modificări ale ratei de mușcăături  $b$ , dar că acest lucru nu a schimbat forma generală a curbei din figura 12.2. Explicația sa calitativă este mai importantă decât rezultatele cantitative, care suferă din cauza incertitudinii legate de valorile numerice ale parametrilor.

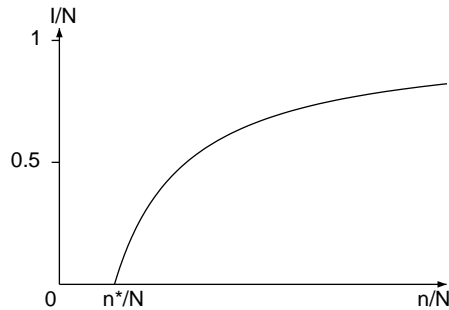


Figura 12.2: Fracția  $I/N$  de oameni infectați în funcție de raportul  $n/N$  dintre țânțari și populația umană.

Pentru a interpreta pragul critic  $n^*$  descoperit de Ross<sup>1</sup>, considerăm un om infectat introdus într-o populație umană și o populație de țânțari, ambele libere de malarie. Acest om rămâne infectat în medie pe o perioadă de timp egală cu  $1/a$ . El sau ea primește  $bn/N$  înțepături pe unitate de timp, astfel încât, în medie,  $bn/(aN)$  înțepături în total cât timp este infectat. Deci, el sau ea infectează în medie  $bpn/(aN)$  țânțari. Fiecare dintre acești țânțari infectați trăiește în medie o perioadă de timp egală cu  $1/m$ , mușcă  $b/m$  oameni și infectează  $bp'/m$  oameni. În total, după transmiterea de la primul om infectat la țânțari și de la acești țânțari la alți oameni, numărul mediu de oameni nou infectați este produsul celor două rezultate anterioare, adică

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

Acest  $\mathcal{R}_0$  este numărul de cazuri umane secundare datorate unui caz uman primar. Astfel, procesul de infectare care are loc continuu în timp poate fi considerat, de asemenea, prin generații succesive. Malaria poate „invada” populația numai dacă  $\mathcal{R}_0 > 1$ . Această condiție este echivalentă cu  $n > n^*$ .

În concluzie, Ross a pledat, în general, în favoarea modelării matematice în epidemiologie:

„De fapt, toată epidemiologia, care se ocupă de variația bolii de la un timp la altul sau de la un loc la altul, trebuie să fie considerată matematic, indiferent de numărul de variabile implicate, dacă se dorește a fi considerată studiu științific. A spune că o boală depinde de anumiți factori nu înseamnă a spune prea multe,

<sup>1</sup> Această interpretare a fost accentuată abia mult timp după lucrarea lui Ross.

până când nu ne putem forma o estimare a gradului în care fiecare factor influențează rezultatul global. Iar metoda matematică de tratament nu este de fapt altceva decât aplicarea unui raționament atent la problemele în cauză.”

Ross a fost făcut cavaler în 1911. S-a mutat la Londra și a devenit consultant pentru armata britanică în timpul Primului Război Mondial. În 1923 și-a publicat autobiografia, *Memorii cu o relatare completă a marii probleme a malariei și a soluției sale*. În 1926 a fost inaugurat Institutul Ross de Boli Tropicale (în prezent parte a Școlii de Igienă și Medicină Tropicală din Londra), al cărui director a devenit. Ross a murit la Londra în 1932.

### Lecturi suplimentare

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)

## Capitolul 13

# Lotka, Volterra și sistemul prădător-pradă (1920–1926)

În 1920, Alfred Lotka a studiat un model prădător-pradă și a arătat că populațiile pot oscila permanent. El a dezvoltat acest studiu în cartea sa din 1925 *Elemente de biologie fizică*. În 1926, matematicianul italian Vito Volterra a devenit interesat de același model pentru a răspunde la o întrebare adresată de biologul Umberto d’Ancona: de ce au fost mai mulți pești prădători capturați de către pescarii din Marea Adriatică în timpul Primului Război Mondial, când efortul de pescuit era scăzut?

În 1920, Lotka a publicat un articol intitulat *Notă analitică asupra anumi-  
tor relații ritmice în sistemele organice*. De câțiva ani deja, el fusese interesat de unele reacții chimice care prezentau oscilații tranzitorii ciudate în experimen-  
tele de laborator. Scopul articolului său era de a sugera că un sistem format din două specii biologice ar putea chiar să oscileze permanent. Exem-  
plul pe care l-a luat în considerare a fost cel al unei populații de erbivore care se hrănesc cu plante. Prin analogie cu ecuațiile utilizate în cinetica chimică, fie  $x(t)$  masa totală a plantelor și  $y(t)$  masa totală a erbivorelor la momentul  $t$ . Lotka a folosit ca model următorul sistem de ecuații diferențiale

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

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

unde parametrii  $a$ ,  $b$ ,  $c$  și  $d$  sunt toți pozitivi. Parametrul  $a$  este rata de creștere a plantelor atunci când nu există erbivore, în timp ce  $c$  este rata de scădere a populației de erbivore atunci când nu există plante. Termenii  $-bxy$  și  $dxy$  exprimă faptul că, cu cât există mai multe animale și plante, cu atât este mai mare transferul de masă de la plante către animale (transferul include o anumită pierdere de masă, astfel încât  $d \leq b$ ). Stabilind  $dx/dt = 0$  și  $dy/dt = 0$ , Lotka a observat că există două stări de echilibru:

- $(x = 0, y = 0)$ , populația de erbivore a dispărut și nu mai există plante;
- $(x = c/d, y = a/b)$ , erbivorele și plantele coexistă.

De asemenea, el a scris, fără a demonstra, că dacă la momentul  $t = 0$ ,  $(x(0), y(0))$  nu este una dintre aceste două stări staționare, atunci funcțiile  $x(t)$  și  $y(t)$  oscilează periodic: există un număr  $T > 0$  astfel încât  $x(t + T) = x(t)$  și  $y(t + T) = y(t)$  pentru toți  $t > 0$  (figura 13.1)<sup>1</sup>. Dacă, de exemplu, plantele sunt foarte abundente, atunci populația de erbivore va crește, ceea ce va determina o scădere a masei totale de plante. Atunci când această masă devine insuficientă pentru a hrăni erbivorele, unele animale mor de foame, iar masa totală de plante va începe să crească din nou până când va ajunge la un nivel egal cu valoarea sa inițială. Fenomenul se va repeta.

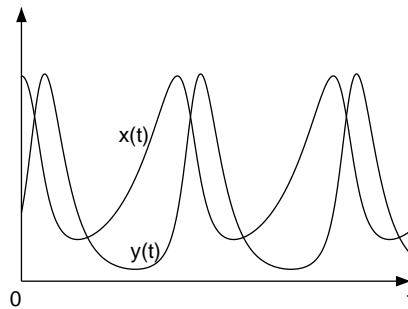


Figura 13.1: Oscilații ale masei totale de plante  $x(t)$  și ale masei totale de erbivore  $y(t)$  în funcție de timp.

Lotka a studiat modelul puțin mai departe într-un al doilea articol publicat în 1920, intitulat *Oscilații neamortizate derivate din legea acțiunii maseilor*. El a explicat de ce sistemul poate oscila în mod periodic. Acest lucru rezultă din faptul că punctul  $(x(t), y(t))$  trebuie să rămână pe o traiectorie închisă în planul cu  $x$  pe axa orizontală și  $y$  pe axa verticală; mai exact, în cadranul în care  $x \geq 0$  și  $y \geq 0$  (figura 13.2).

Într-adevăr, împărțind ecuația (13.1) cu ecuația (13.2), obținem, după câteva reordonări, următoarele

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

Integrarea dă

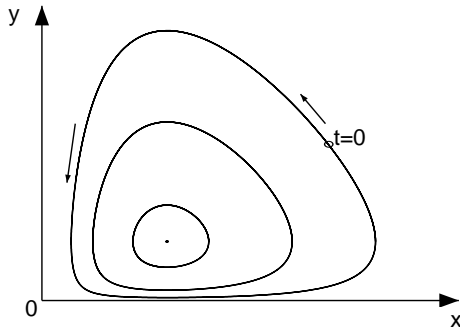
$$dx(t) - c \ln x(t) = a \ln y(t) - by(t) + K,$$

<sup>1</sup>Perioada  $T$  depinde de condițiile inițiale, dar Lotka a realizat acest fapt abia în 1925.



unde  $K$  este o constantă care depinde numai de condiția inițială. Prin urmare, punctul  $(x(t), y(t))$  rămâne pe curba  $dx - c \ln x = a \ln y - by + K$ , care se întâmplă să fie o curbă închisă (figura 13.2).

Figura 13.2: Diagramă cu masa totală a plantelor  $x(t)$  pe axa orizontală și masa totală a erbivorelor  $y(t)$  pe axa verticală. Cele trei curbe închise în jurul stării de echilibru corespund unor condiții inițiale diferite.



Traectoria lui  $(x(t), y(t))$  se rotește în jurul stării de echilibru  $(c/d, a/b)$  în sens invers acelor de ceasornic, după cum se poate observa cu ușurință studiind semnul lui  $dx/dt$  și al lui  $dy/dt$ . În apropierea stării de echilibru, sistemul prezintă mici oscilații cu o perioadă egală cu  $2\pi/\sqrt{ac}$ .

Într-adevăr, fie  $x = \frac{c}{d} + x^*$  și  $y = \frac{a}{b} + y^*$  unde  $|x^*| \ll \frac{c}{d}$  și  $|y^*| \ll \frac{a}{b}$ . Atunci

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

Din aceste două ecuații, obținem

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

Aceste ecuații sunt aceleași cu cele pentru oscilațiile pendulului simplu din fizică. Perioada este  $2\pi/\sqrt{ac}$ .

Raymond Pearl, care comunicase primul articol din 1920 la *Proceedings of the National Academy of Sciences*, l-a ajutat pe Lotka să obțină o bursă de doi ani de la Universitatea Johns Hopkins pentru a scrie o carte intitulată

*Elemente de biologie fizică*. Cartea a fost publicată în 1925. În secțiunea care rezuma lucrarea din 1920 se menționa, de asemenea, că sistemele formate din două specii, o specie gazdă și o specie parazită sau o specie pradă și o specie prădător, pot fi descrise de același model (13.1)–(13.2). Din păcate, cartea lui Lotka nu a atras prea multă atenție atunci când a fost publicată. Cu toate acestea, celebrul matematician Volterra a redescoperit în mod independent același model la scurt timp după aceea, în timp ce studia o problemă de pescuit.



Figura 13.3: Volterra (1860–1940), care a primit un doctorat honoris causa de la Universitatea din Cambridge în 1900.

Vito Volterra s-a născut în ghetoul evreiesc din Ancona în 1860, cu puțin timp înainte de unificarea Italiei, când orașul aparținea încă de statul papal. A fost un copil singur. Tatăl său, un comerciant de țesături, a murit când Vito avea doi ani și a lăsat familia fără bani. Elev bun în liceu, Volterra a reușit să continue să studieze în ciuda sărăciei, mai întâi la Universitatea din Florența și apoi la *Scuola Normale Superiore* din Pisa. În 1882 a obținut un doctorat în fizică, iar în anul următor a devenit profesor de mecanică la Universitatea din Pisa. În 1892 s-a alăturat Universității din Torino, iar în 1900 s-a mutat la o catedră de fizică matematică la Universitatea *La Sapienza* din Roma. A devenit senator în 1905. Multe dintre prelegerile pe care le-a ținut la Roma sau în universități străine au fost publicate sub formă de carte: *Trei lecții despre unele progrese recente în fizica matematică* (Universitatea Clark, 1909), *Lecții de ecuații integrale și integro-diferențiale* (Roma, 1910), *Lecții privind funcțiile de linie* (Paris, 1912), *Teoria funcțiilor permutabile* (Princeton, 1912). A servit ca ofițer în armata italiană în timpul Primului Război Mondial și a condus biroul de invenții de război. După război, a participat activ la înființarea Uniunii Matematice Italiene (1922) și a Consiliului Național de Cercetare din Italia (1923), devenind primul președinte al acestuia din urmă. De asemenea, a devenit președinte al Comisiei Internaționale

pentru Studiul Științific al Mării Mediterane (1923) și președinte al *Accademia dei Lincei* (1924). O altă monografie, scrisă în colaborare cu J. Pérès, *Lecții despre compoziție și funcții permutabile*, a fost publicată în 1924.

În 1925, la vârsta de 65 de ani, Volterra a fost interesat de un studiu realizat de zoologul Umberto D'Ancona, care avea să-i devină ginere mai târziu, privind proporția de pești cartilaginoși (cum ar fi rechini și razele) debarcați în timpul pescuitului în perioada 1905-1923 în trei porturi din Marea Adriatică: Trieste, Fiume<sup>2</sup> și Veneția. D'Ancona observase că proporția acestor pești crescuse în timpul Primului Război Mondial, când efortul de pescuit fusese redus (Tabelul 13.1).

Tabelul 13.1: Procentul de pești cartilaginoși în pescăriile din Trieste, Fiume și Veneția înainte, în timpul și după Primul Război Mondial.

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

Peștii cartilaginoși fiind prădători ai peștilor mai mici, se pare că o scădere a efortului de pescuit a favorizat speciile prădătoare. Volterra, care nu cunoștea lucrările lui Lotka, a explicat această observație prin utilizarea aceluiași model

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

unde  $x(t)$  reprezintă numărul de păzi și  $y(t)$  numărul de prădători. El a observat, ca și Lotka, că acest sistem poate oscila în mod periodic cu o perioadă  $T$  care depinde de condiția inițială  $(x_0, y_0)$ . De asemenea, a observat că

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

<sup>2</sup>Acum Rijeka, în Croația.

Integrând pe o perioadă  $T$  (astfel încât  $x(0) = x(T)$  și  $y(0) = y(T)$ ), el a obținut

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

Astfel, media pe o perioadă atât a numărului de păsări, cât și a numărului de prădători este independentă de condițiile inițiale. În plus, dacă efortul de pescuit scade, rata de creștere  $a$  a păsării crește, în timp ce rata de extincție  $c$  a prădătorilor scade. Prin urmare, media lui  $x(t)$  scade, iar media lui  $y(t)$  crește: proporția prădătorilor crește. Este exact ceea ce s-a observat în cazul statisticilor privind pescuitul din Marea Adriatică.

Volterra și-a publicat articolul în limba italiană în 1926. Un rezumat în limba engleză a apărut câteva luni mai târziu în *Nature*. Lotka l-a informat pe Volterra și pe alți oameni de știință cu privire la prioritatea studiului său asupra sistemelor prădător - pradă. Dar articolul său din 1920 și cartea sa din 1925 nu vor fi întotdeauna menționate. Lotka lucra deja pe atunci pentru o companie de asigurări, astfel că activitatea sa s-a concentrat pe demografia umană. Volterra a continuat să lucreze la variante ale sistemului prădător - pradă timp de un deceniu. El a ținut o serie de prelegeri în 1928-1929 la nou creatul Institut Henri Poincaré din Paris. Notele acestor prelegeri au fost publicate în 1931 sub titlul *Lecții despre teoria matematică a luptei pentru existență*. În 1935, Volterra a publicat, în colaborare cu Umberto D'Ancona, o altă carte despre *Asociații biologice din punct de vedere matematic*.

Deși modelul prădător - pradă pare să explice corect datele privind pescuitul, dezbaterile privind realismul modelelor simplificate în ecologie era abia la început și este încă un subiect de dispută științifică. În prezent, modelul prădător - pradă este cunoscut și sub numele de modelul Lotka-Volterra și este unul dintre cele mai des citate în ecologie.

În 1931, Volterra a refuzat jurământul de fidelitate față de Mussolini. Și-a pierdut catedra de profesor la universitatea din Roma și a fost exclus din academiile științifice italiene, din care era unul dintre cei mai renumiți membri. Din acel moment, a rămas în principal în afara Italiei, călătorind prin Europa și ținând conferințe. A publicat, împreună cu J. Pérès, primul volum al unei cărți *Teoria generală a funcțiilor* (1936) și o carte împreună cu B. Hostinsky despre *Operații liniare infinitezimale* (1938). A murit la Roma în 1940.

## Lecturi suplimentare

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)

## Capitolul 14

### Fisher și selecția naturală (1922)

În 1922, biologul matematician britanic Ronald Fisher a publicat un articol foarte influent despre genetica populațiilor. Acest capitol ia în considerare doar o secțiune a articolului, care se concentrează pe o variantă a modelului Hardy-Weinberg care include selecția naturală. Fisher a arătat că, dacă heterozigotul este favorizat, atunci ambele alele pot coexista. Dacă unul dintre cei doi homozigoți este favorizat, atunci cealaltă alelă dispăre. Problema de fond este aceea de a explica de ce unele gene pot avea mai multe alele.

Ronald Aylmer Fisher s-a născut la Londra în 1890, ultimul din șase copii. Tatăl său a fost licitator, dar mai târziu și-a declarat falimentul. Fisher a studiat matematica și fizica la *Gonville and Caius College* al Universității Cambridge între 1909 și 1913. Genetica se dezvoltă rapid la acea vreme. Începând cu 1911, Fisher a participat la reuniunile Societății Eugenică inițiate de Galton. El a început să se concentreze asupra problemelor statistice legate de activitatea lui Galton și Mendel. După terminarea studiilor universitare, a petrecut o vară lucrând la o fermă din Canada și apoi a lucrat pentru *Mercantile and General Investment Company* din City din Londra. Din cauza miopiei sale extreme, nu a putut participa la Primul Război Mondial, deși se oferise voluntar. Și-a petrecut acești ani predând în licee. În timpul liber, s-a ocupat de o fermă și și-a continuat cercetările. A obținut noi rezultate importante care leagă coeficienții de corelație de genetica mendeliană. În 1919 a început să lucreze ca statistician la Stațiunea Experimentală Rothamsted, care se concentra pe agricultură.

În 1922, Fisher a publicat un articol intitulat *Despre raportul de dominanță*. Printre alte câteva idei noi și importante, acest articol lua în considerare un model matematic care combină legile lui Mendel și ideea de selecție naturală subliniată de Darwin pentru teoria evoluției. Fisher a considerat aceeași situație ca și Hardy cu două alele  $A$  și  $a$  și cu ipoteza împerecherii aleatorii. Dar a presupus că indivizii cu genotipurile  $AA$ ,  $Aa$  și  $aa$  au mortalități diferite înainte de a ajunge la vârsta adultă, imitând astfel selecția naturală. Stabilind  $p_n$ ,  $2q_n$  și  $r_n$  pentru frecvențele celor trei genotipuri în rândul indivizilor adulți din generația  $n$ , există  $(p_n + q_n)^2$ ,  $2(p_n + q_n)(q_n + r_n)$

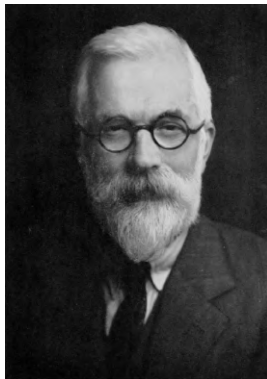


Figura 14.1:  
Fisher (1890–1962)

și  $(q_n + r_n)^2$  nou-născuți în generația  $n + 1$  care au aceste genotipuri. Fie  $u$ ,  $v$  și  $w$  probabilitățile respective de supraviețuire de la naștere până la vârsta adultă. Atunci frecvențele genotipurilor în rândul indivizilor adulți din generația  $n + 1$  sunt  $p_{n+1}$ ,  $2q_{n+1}$  și  $r_{n+1}$  cu

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

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

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

unde, din comoditate, stabilim

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

Amintindu-ne că  $p_n + 2q_n + r_n = 1$ , vedem că atunci când  $u = v = w$  (adică atunci când nu există selecție naturală), sistemul (14.1)-(14.3) se reduce la sistemul (11.1)-(11.3) considerat de Hardy.

Fie  $x_n = p_n + q_n$  frecvența alelei  $A$  în rândul indivizilor adulți din generația  $n$ . Atunci  $q_n + r_n = 1 - x_n$  este frecvența alelei  $a$ . Adunând (14.1) și (14.2), obținem

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

Această ecuație poate fi rescrisă sub forma

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

Există întotdeauna cel puțin două stări de echilibru în care frecvența  $x_n$  rămâne constantă de-a lungul generațiilor:  $x = 0$  (populația este formată în întregime din homozigoți  $aa$ ) și  $x = 1$  (populația este formată în întregime din homozigoți  $AA$ ).

Folosind ecuația (14.4), se poate arăta că, dacă homozigotul  $AA$  are o șansă mai mare de supraviețuire decât celelalte două genotipuri ( $u > v$  și  $u > w$ ), atunci alela  $a$  va dispărea progresiv din populație. Acest caz nu ar trebui să fie foarte frecvent în natură dacă știm că ambele alele coexistă. Dacă, totuși, heterozigotul  $Aa$  are un avantaj selectiv față de homozigoții  $AA$  și  $aa$  ( $v > u$  și  $v > w$ ), atunci cele trei genotipuri pot coexista în populație. Acesta este cel mai frecvent caz și poate explica „vigurozitatea” hibridilor observată de agricultori.

Într-adevăr, starea de echilibru  $x = 1$  este stabilă atunci când  $u > v$ , deoarece  $x_{n+1} - x_n \approx (1 - x_n)(u - v)/u$  atunci când  $x_n$  este aproape de 1. Populația tinde spre această stare de echilibru. Starea de echilibru  $x = 1$  este instabilă atunci când  $u < v$ , caz în care există o a treia stare de echilibru

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

cu  $0 < x^* < 1$ . În plus, putem verifica că aceasta este stabilă. Starea stabilă  $x^*$  corespunde unui amestec între cele trei genotipuri.

Prin urmare, combinând pur și simplu legile lui Mendel și o ipoteză de selecție naturală (aici, probabilități de supraviețuire diferite pentru cele trei genotipuri), putem explica cele două situații de coexistență sau dispariție a genotipurilor. După Fisher, acest model a fost dezvoltat și de J. B. S. Haldane (vezi capitolul 17) și de Sewall Wright (vezi capitolul 19).

Anticipând capitolul 20, observăm că dacă  $A$  este complet dominant și homozigotul  $aa$  este dezavantajat în comparație cu celelalte două genotipuri, numerele  $u : v : w$  fiind într-un raport  $1 : 1 : 1 - \varepsilon$ , atunci ecuația (14.4) devine

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

pentru  $\varepsilon \ll 1$ . Dacă supraviețuirea heterozigotului  $Aa$  se situează la jumătatea distanței dintre cea a celor doi homozigoți, atunci numerele  $u : v : w$  se află într-un raport  $1 : 1 - \varepsilon/2 : 1 - \varepsilon$  și

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



când  $\varepsilon \ll 1$ .

La Rothamsted, Fisher a analizat date pe termen lung referitoare la randamentul culturilor și la meteorologie. Dar a adus, de asemenea, mari contribuții la metodologia statistică. În 1925 a publicat o carte intitulată *Metode statistice pentru cercetători*, care a avut un mare succes și a fost retipărită de mai multe ori. A devenit membru al *Royal Society* în 1929. În 1930, Fisher a publicat o carte despre *Teoria genetică a selecției naturale*, o piatră de hotăr în istoria geneticii populațiilor. În 1933 a devenit profesor de eugenie la *University College* din Londra, succedându-i lui Karl Pearson la Laboratorul Galton. În 1943 s-a mutat la o catedră de genetică la Universitatea Cambridge, de data aceasta succedându-i lui R. C. Punnett (vezi capitolul 11). A publicat, de asemenea, mai multe cărți: *Designul experimentelor* (1935), *Teoria înrudirii* (1949) și *Metode statistice și deducție științifică* (1956). Făcut cavaler în 1952, s-a stabilit în Australia după ce s-a pensionat în 1959 și a murit în Adelaide în 1962. Vom reveni la o altă parte a operei sale în capitolul 20.

### **Lecturi suplimentare**

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

## Capitolul 15

### Yule și evoluția (1924)

În 1924, statisticianul britanic Yule a studiat un model de evoluție în care speciile pot produce noi specii prin mutații mici, iar genurile pot produce noi genuri prin mutații mari. Scopul său era de a explica distribuția numărului de specii în cadrul genurilor, majoritatea genurilor conținând o singură specie și câteva genuri conținând un număr mare de specii. Procesul stocastic de naștere introdus de Yule în modelul său este încă un instrument de bază în studiul arborilor filogenetici și în multe alte domenii.

George Udny Yule s-a născut în Scoția în 1871, tatăl său ocupând o funcție importantă în administrația britanică din India. La vârsta de 16 ani, Yule a început să studieze la *University College* din Londra pentru a deveni inginer. În 1892 și-a schimbat orientarea și a petrecut un an făcând cercetări la Bonn sub supravegherea fizicianului Heinrich Hertz, care demonstrase existența undelor electromagnetice cu câțiva ani mai devreme. Când Yule s-a întors în Anglia, Karl Pearson i-a oferit un post de profesor asistent de matematică aplicată la *University College*. Yule, urmându-l pe Pearson, a început să se concentreze asupra statisticii. În 1911 a publicat *O introducere în teoria statisticii*, care a fost retipărită de 14 ori. În anul următor, s-a mutat la Universitatea Cambridge. Activitatea sa de cercetare s-a ocupat de aspectele teoretice ale statisticii, dar și de aplicații în agricultură și epidemiologie. A devenit membru al *Royal Society* în 1922.

În 1924 Yule a publicat un articol intitulat *O teorie matematică a evoluției bazată pe concluziile doctorului J. C. Willis*. Willis era un coleg de la *Royal Society* care publicase în 1922 o carte intitulată *Vârsta și zona, un studiu privind distribuția geografică și originea speciilor*. Acesta studiasse distribuția speciilor între diferitele genuri în clasificarea plantelor și animalelor. Datele pe care le compilase arătau că majoritatea genurilor conțineau doar o singură specie, că tot mai puține genuri conțineau un număr mai mare de specii și că existau încă câteva genuri care conțineau un număr mare de specii. Tabelul 15.1 prezintă datele referitoare la șerpi, șopârle și două familii de gândaci (*Chrysomelidae* și *Cerambycinae*).

Cele 1.580 de specii de șopârle cunoscute la acea vreme au fost clasificate în 259 de genuri, 105 genuri conținând doar o singură specie, 44 doar două



Figura 15.1:  
Yule (1871-1951)

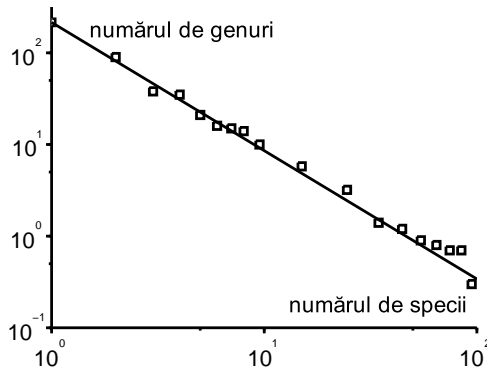
Tabelul 15.1: Date compilate de Willis.

Numărul de specii	Chrysomelidae	Număr de genuri		
		Cerambycinae	Serpi	Șopârle
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
total	627	1.024	293	259

specii, 23 doar trei specii etc., iar două genuri conținând peste o sută de specii. Pentru alte familii de animale și plante, distribuția genurilor în funcție de numărul de specii pe care le conțin avea o formă foarte asemănătoare.

Yule a sugerat că Willis ar trebui să încerce să reprezinte datele sale pe un grafic cu scări logaritmice. Acest lucru a dat un rezultat surprinzător (figura 15.2): logaritmul numărului  $Q_n$  de genuri care conțin  $n$  specii scade mai mult sau mai puțin liniar cu  $\ln(n)$ . Cu alte cuvinte, există constante  $\alpha > 0$  și  $\beta > 0$  astfel încât  $Q_n \approx \alpha n^{-\beta}$ : distribuția urmează o „lege a puterii”. În articolul său din 1924, Yule a căutat un model matematic al evoluției care să explice o astfel de distribuție statistică.

Figura 15.2: Numărul de genuri în funcție de numărul de specii pe care le conțin, cu scări logaritmice zecimale. Date pentru Chrysomelidae. Pentru a netezi fluctuațiile atunci când  $n$  (numărul de specii) este mare, genurile au fost numărate pentru intervale de valori  $n$  ca în tabelul 15.1. Astfel, numărul mediu de genuri pentru o singură valoare a lui  $n$  poate fi mai mic de 1.



În acest scop, el a imaginat mai întâi un model stocastic în timp continuu<sup>1</sup> pentru creșterea numărului de specii în cadrul unui gen (figura 15.3a). Pornind de la o singură specie la momentul  $t = 0$ , el a presupus că probabilitatea ca o specie să dea naștere prin mutație unei noi specii din același gen pe parcursul unui interval de timp „mic”  $dt$  (la scara evoluției) este egală cu  $r dt$  cu  $r > 0$ .

Fie  $p_n(t)$  probabilitatea ca la momentul  $t$  să existe  $n$  specii ( $n$  este un număr întreg, dar  $t$  este un număr real). Pentru a calcula  $p_n(t + dt)$ , Yule a luat în considerare mai multe cazuri:

- dacă există  $n - 1$  specii la momentul  $t$ , fiecare specie are o probabilitate

<sup>1</sup>McKendrick (vezi capitolul 16) începuse deja să studieze astfel de modele în dinamica populației într-o lucrare publicată în 1914.

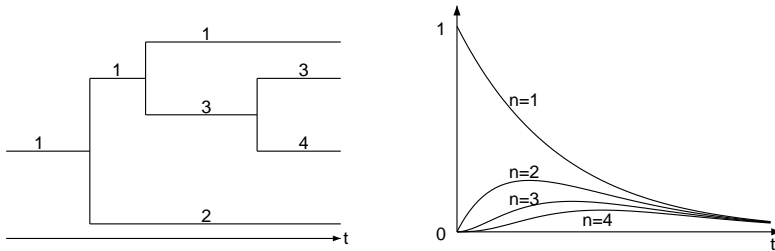


Figura 15.3: (a) O simulare a evoluției numărului de specii în cadrul unui gen. Specia 1 generează speciile 2 și 3. Specia 3 generează specia 4. (b) Probabilitatea  $p_n(t)$  ca la momentul  $t$  să existe  $n$  specii de același gen, pentru  $1 \leq n \leq 4$ .

$r dt$  de a genera o nouă specie între  $t$  și  $t + dt$ ; la limita  $dt \rightarrow 0$ , vor exista  $n$  specii la momentul  $t + dt$  cu o probabilitate  $(n - 1) r dt$ ;

- dacă există  $n$  specii la momentul  $t$ , vor exista  $n + 1$  specii la momentul  $t + dt$  cu o probabilitate de  $n r dt$ .

Astfel,  $p_n(t)$  este dat de următorul sistem de ecuații diferențiale

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

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

pentru toți  $n \geq 2$ . Din prima ecuație, obținem  $p_1(t) = e^{-rt}$  deoarece  $p_1(0) = 1$ . Este posibil să se arate că soluția celei de-a doua ecuații care satisface condiția inițială  $p_n(0) = 0$  este

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

pentru toți  $n \geq 2$  (figura 15.3b). Deci, la un moment fixat  $t$ , distribuția probabilităților  $(p_n(t))_{n \geq 1}$  este „geometrică” cu un raport între doi termeni consecutivi egal cu  $1 - e^{-rt}$ .

Într-adevăr, observăm mai întâi că ecuația (15.2) este echivalentă cu

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

din care putem calcula succesiv  $p_2(t), p_3(t) \dots$ . Obținem  $p_2(t) = e^{-rt} (1 - e^{-rt})$ , apoi  $p_3(t) = e^{-rt} (1 - e^{-rt})^2$ , ceea ce sugerează formula (15.3) pentru soluția generală. Se poate verifica în final că această formulă este o soluție a ecuației (15.4).

Yule a dedus, de asemenea, din formula (15.3) că numărul așteptat de specii crește exponențial cu timpul:  $\sum_{n=1}^{+\infty} n p_n(t) = e^{rt}$ .

Într-adevăr, observăm mai întâi că pentru  $|x| < 1$ ,

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

Apoi

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

În special, dacă  $T$  este timpul de dublare definit de  $e^{rT} = 2$ , atunci distribuția de probabilitate  $(p_n(t))_{n \geq 1}$  a numărului de specii la momentul  $t = T$  este geometrică cu un raport  $1/2$ :  $\frac{1}{2}, \frac{1}{4}, \frac{1}{8}, \frac{1}{16} \dots$ . La momentul  $t = kT$ , acesta este geometric cu un raport  $1 - 1/2^k$  și  $p_1(kT) = 1/2^k$ .

În continuare, Yule a luat în considerare, în paralel cu creșterea numărului de specii aparținând aceluiași gen, un proces similar datorat unor mutații mai mari care duc la crearea de noi genuri. Fie  $s dt$  probabilitatea ca un gen existent să genereze un nou gen pe parcursul unui mic interval de timp  $dt$ . Ca și înainte, presupunând că există un singur gen la momentul  $t = 0$ , numărul așteptat de genuri la momentul  $t$  este  $e^{st}$ . Numărul mediu de genuri create pe unitate de timp la momentul  $t$  este derivata  $s e^{st}$ . La limita<sup>2</sup>  $t \rightarrow +\infty$ , numărul mediu de genuri care la momentul  $t$  au existat între  $x$  și  $x + dx$  unități de timp este atunci  $s e^{s(t-x)} dx$ . Probabilitatea ca un gen ales la întâmplare să fi existat la momentul  $t$  între  $x$  și  $x + dx$  unități de timp este  $s e^{-sx} dx$ .

Dacă un gen ales la întâmplare la momentul  $t$  a existat între  $x$  și  $x + dx$  unități de timp, probabilitatea ca acest gen să conțină  $n$  specii este, conform formulei (15.3), egală cu  $e^{-rx} (1 - e^{-rx})^{n-1}$  pentru toți  $n \geq 1$ . Astfel, probabilitatea  $q_n$  ca un gen ales la întâmplare la momentul  $t$  să conțină  $n$  specii este

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

---

<sup>2</sup>Yule a luat în considerare și cazul în care  $t$  nu poate fi considerat foarte mare în comparație cu timpul de dublare a lui  $e^{st}$ . Calculele sunt puțin mai complicate, dar rezultatele finale nu sunt foarte diferite.

Fie  $u = r/s$ . Un calcul simplu arată că  $q_1 = 1/(1+u)$  și că

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

pentru toți  $n \geq 2$ .

Într-adevăr, avem  $(1 - e^{-rx})^{n-1} = (1 - e^{-rx})^{n-2} (1 - e^{-rx})$ . Deci

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

Integrând prin părți, obținem

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

Formula (15.5) arată că șirul de probabilități  $(q_n)_{n \geq 1}$  este descrescător. Astfel, maximum este atins pentru  $n = 1$ : majoritatea genurilor conțin doar o singură specie. Este exact ceea ce au arătat datele. Mai mult, scăderea lui  $q_n$  spre 0 atunci când  $n$  tinde spre infinit este relativ lentă, deoarece  $q_n/q_{n-1} \rightarrow 1$ . Acest lucru poate explica de ce unele genuri conțin un număr mare de specii. Mai precis, Yule a arătat că  $\ln q_n$  scade liniar cu  $\ln(n)$ .

Introduceți funcția Gamma a lui Euler  $\Gamma(z) = \int_0^{+\infty} t^{z-1} e^{-t} dt$ . Atunci  $\Gamma(n+1) = n! = n \times (n-1) \times \cdots \times 2 \times 1$  când  $n$  este un număr întreg și  $\Gamma(z+1) = z\Gamma(z)$ . Așadar, (15.5) are forma

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

Dar aproximația lui Stirling dă  $\ln \Gamma(n) \approx n \ln n - n - \frac{1}{2} \ln n + \text{const.}$  În mod similar,  $\ln \Gamma(n+1+\frac{1}{u}) \approx n \ln n - n + (\frac{1}{u} + \frac{1}{2}) \ln n + \text{const.}$  În sfârșit

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

Să luăm, de exemplu, cazul șopârlelor. Parametrul  $u$  poate fi estimat din proporția  $q_1 = 1/(1+u)$  de genuri care conțin o singură specie. Conform tabelului 15.1, avem  $q_1 = 105/259$ , deci  $u \approx 1,467$ . Putem calcula apoi probabilitatea teoretică  $q_n$  și numărul așteptat  $Q_n$  de genuri care conțin  $n$  specii,

înmulțind  $q_n$  cu numărul total de specii, care este de 259 (Tabelul 15.2). Yule a observat că acordul dintre observații și calcule este relativ bun<sup>3</sup>, având în vedere simplitatea modelului, care nu ia în considerare, de exemplu, cataclismele pe care speciile le-au traversat de-a lungul a milioane de ani de evoluție.

Tabelul 15.2: Comparație între date și teorie în cazul șopârlelor (1.580 de specii clasificate în 259 de genuri).

Numărul de specii per gen	Numărul observat de genuri	Numărul calculat de genuri
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
total	259	259

După 1931, Yule s-a retras progresiv de la Universitatea Cambridge. A devenit interesat de distribuția statistică a lungimii propozițiilor pentru a identifica autorii de cărți. A aplicat acest lucru în special la cartea publicată de John Graunt (vezi capitolul 2), dar posibil inspirat de William Petty. În 1944

<sup>3</sup>Pentru numărul de genuri care conțin mai mult de 100 de specii, Yule a obținut o potrivire mai bună decât în tabelul 15.2, considerând că  $t$  nu era mare în comparație cu timpul de dublare a  $e^{st}$ .



a publicat o carte despre *Studiul statistic al vocabularului literar*. A murit în 1951.

În prezent, modelul lui Yule este încă folosit pentru a analiza „arborii filogenetici” (arborii genealogici ai speciilor). Acești arbori, asemănători cu cel din figura 15.3, sunt mai bine cunoscuți datorită noilor date provenite din biologia moleculară. Dar aplicațiile procesului stocastic definit de ecuațiile (15.1)–(15.2) nu se limitează la teoria evoluției. Acest proces este un element constitutiv al multor modele în dinamica populațiilor, de la nivel microscopic (pentru a modela, de exemplu, colonii de bacterii) la nivel macroscopic (pentru a modela începutul unei epidemii). Se numește „procesul de naștere pură” sau „procesul Yule”. O variantă simplă include o probabilitate  $mdt$  de a muri pe parcursul oricărui interval de timp mic  $dt$ : mărimea așteptată a populației la momentul  $t$  pentru acest „proces de naștere și moarte” este atunci  $e^{(r-m)t}$ . În ceea ce privește distribuția de probabilitate (15.5), aceasta este numită uneori distribuția Yule. Distribuțiile cu cozi care satisfac legile de tip putere au atras o mare atenție în diverse domenii ale științei. Studiul epidemiilor în rețelele aleatoare cu o distribuție de grade de tip lege putere este doar un exemplu.

### Lecturi suplimentare

1. Aldous, D.J.: Stochastic models and descriptive statistics for phylogenetic trees, from Yule to today. *Stat. Sci.* 16, 23–34 (2001) [projecteuclid.org](http://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](http://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](http://gallica.bnf.fr)

## Capitolul 16

# McKendrick și Kermack despre modelarea epidemiilor (1926–1927)

În 1926, McKendrick a studiat un model stocastic de epidemie și a găsit o metodă de calculare a probabilității ca o epidemie să atingă o anumită mărime finală. De asemenea, a descoperit ecuația cu derivate parțiale care guvernează populațiile structurate pe vârste într-un cadru de timp continuu. În 1927, Kermack și McKendrick au studiat un model epidemic determinist și au obținut o ecuație pentru mărimea finală a epidemiei, care pune accentul pe un anumit prag pentru densitatea populației. Epidemiile mari pot apărea deasupra, dar nu și sub acest prag. Aceste lucrări sunt încă foarte utilizate în epidemiologia contemporană.

Anderson Gray McKendrick s-a născut în 1876 la Edinburgh, ultimul din cinci copii. A studiat medicina la Universitatea din Glasgow, unde tatăl său era profesor de fiziologie. În 1900 s-a alăturat Serviciului medical indian. Înainte de a pleca în India, l-a însoțit pe Ronald Ross într-o misiune de combatere a malariei în Sierra Leone. Apoi a servit în armată timp de 18 luni în Sudan. La sosirea sa în India, a fost numit medic într-o închisoare din Bengal, unde a încercat să controleze dizenteria. În 1905, s-a alăturat noului Institut Central de Cercetări Medicale din Kasauli (în nordul Indiei). A lucrat la rabie, dar a studiat și matematică. În 1920, după ce a fost infectat de o boală tropicală, s-a întors la Edinburgh și a devenit superintendent al Laboratorului Colegiului Regal al Medicilor.

În 1926, McKendrick a publicat un articol far despre *Aplicațiile matematicii la problemele medicale*; în particular, a introdus un model matematic în timp continuu pentru epidemii care ia în considerare aspectul stocastic al infecției și al recuperării.

Se consideră o populație de mărimea  $N$  cu o singură persoană infectată inițial. Oamenii pot trece succesiv prin trei stări: starea susceptibilă de infecție  $S$ , starea infectată  $I$  și starea recuperată  $R$  (figura 16.2)<sup>1</sup>.

Fie  $p_{i,r}(t)$  probabilitatea ca populația să conțină la momentul  $t$  exact  $i$  persoane în starea  $I$  și  $r$  persoane în starea  $R$ , unde  $i$  și  $r$  sunt numere întregi

<sup>1</sup>Modelul lui Daniel Bernoulli (vezi capitolul 4) includea stările  $S$  și  $R$ , dar nu și  $I$ , durata infecției fiind mult mai scurtă decât speranța medie de viață.

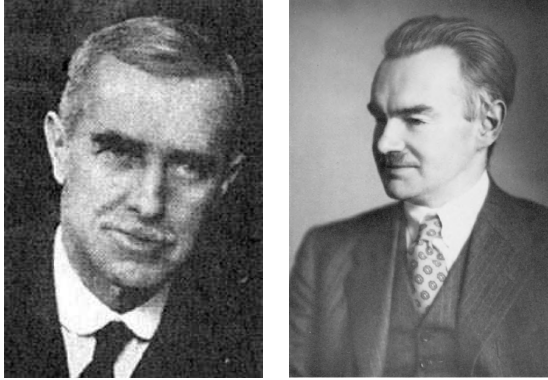


Figura 16.1: McKendrick (1876-1943) și Kermack (1898-1970)

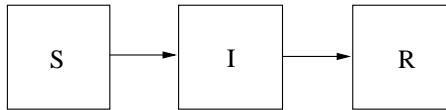


Figura 16.2: Stări posibile: susceptibil (S), infectat (I), recuperat (R).

astfel încât  $1 \leq i + r \leq N$ . În acest caz, se spune că populația se află în starea  $(i, r)$ . Numărul de persoane susceptibile este  $s = N - i - r$ . Urmând lucrările lui Ross asupra malariei (a se vedea capitolul 12), McKendrick a presupus că, pe parcursul unui mic interval de timp  $dt$ , probabilitatea de apariție a unei noi infecții este egală cu  $asi dt$  (adică proporțională atât cu numărul de persoane susceptibile, cât și cu numărul de persoane infectate). Probabilitatea pentru o nouă vindecare este egală cu  $bir dt$ . Atât  $a$  cât și  $b$  sunt parametri pozitivi. Pentru a calcula  $p_{i,r}(t + dt)$ , trebuie să se distingă mai multe cazuri:

- populația se află în starea  $(i - 1, r)$  la momentul  $t$  și o nouă infecție mută populația în starea  $(i, r)$  între  $t$  și  $t + dt$ ; probabilitatea acestui eveniment este  $as(i - 1) dt$  cu  $s = N - (i - 1) - r$ ;
- populația se află în starea  $(i, r)$  la momentul  $t$  și o nouă infecție mută populația în starea  $(i + 1, r)$  între  $t$  și  $t + dt$ ; probabilitatea acestui eveniment este  $asid t$  cu  $s = N - i - r$ ;
- populația se află în starea  $(i + 1, r - 1)$  la momentul  $t$  și o nouă recuperare mută populația în starea  $(i, r)$  între  $t$  și  $t + dt$ ; probabilitatea acestui eveniment este  $b(i + 1) dt$ ;

- populația se află în starea  $(i, r)$  la momentul  $t$  și o nouă recuperare mută populația în starea  $(i - 1, r + 1)$  între  $t$  și  $t + dt$ ; probabilitatea acestui eveniment este  $b i dt$ .

Aceste cazuri conduc la ecuațiile

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

pentru  $1 \leq i + r \leq N$ . Primul termen din partea dreaptă lipsește când  $i = 0$ , în timp ce al treilea termen lipsește când  $r = 0$ . Condițiile inițiale sunt  $p_{i,r}(0) = 0$  pentru toate  $(i, r)$  cu excepția  $p_{1,0}(0) = 1$ .

Cu acest model, McKendrick a reușit să calculeze probabilitatea ca epidemia să se încheie cu  $n$  persoane recuperate, care este limita lui  $p_{0,n}(t)$  atunci când  $t \rightarrow +\infty$ . Într-adevăr, nu este nevoie să se rezolve sistemul (16.1). Este suficient să observăm că, atâta timp cât există  $i$  persoane infectate și  $r$  persoane recuperate, probabilitatea unei noi infecții pe parcursul unui mic interval de timp  $dt$  este  $a(N - i - r)idt$ , iar probabilitatea unei noi recuperări este  $b i dt$ . Astfel, probabilitățile de tranziție (așa cum sunt numite de obicei în teoria lanțurilor Markov) de la starea  $(i, r)$  la starea  $(i + 1, r)$  sau la starea  $(i - 1, r + 1)$  sunt, respectiv, următoarele

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

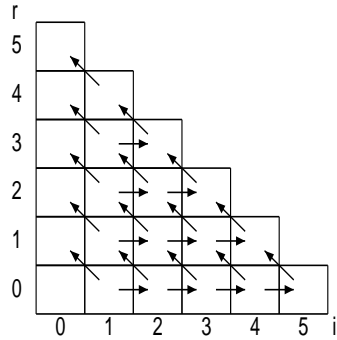
pentru toate  $i \geq 1$  (figura 16.3).

Fie  $q_{i,r}$  probabilitatea ca populația să treacă prin starea  $(i, r)$  în timpul epidemiei. Deoarece  $i = 1$  și  $r = 0$  când  $t = 0$ , avem  $q_{1,0} = 1$ . Celelalte stări sunt atinse fie după o infecție, fie după o recuperare:

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

Primul termen din partea dreaptă lipsește atunci când  $i = 0$  sau  $i = 1$ . Al doilea termen lipsește atunci când  $r = 0$ . Din această formulă, putem calcula mai întâi  $(q_{i,0})_{2 \leq i \leq N}$ , apoi  $(q_{i,1})_{0 \leq i \leq N-1}$ , apoi  $(q_{i,2})_{0 \leq i \leq N-2}$  etc. Probabilitatea ca epidemia să infecteze în final  $n$  persoane este  $q_{0,n}$ . În 1926, astfel de calcule erau destul de anevoioase. Astfel, McKendrick s-a limitat la exemple referitoare la populații foarte mici, de exemplu o familie. Cu  $N = 5$  persoane și  $b/a = 2$ , el a obținut Tabelul 16.1. Cele mai mari probabilități corespund

Figura 16.3: Diagramă care prezintă stările posibile ale unei populații cu  $N = 5$  ( $i$  pe axa orizontală,  $r$  pe axa verticală) și tranzițiile posibile datorate infecției (săgeți orizontale) sau recuperării (alte săgeți).



cazului în care o singură persoană din familie este infectată și cazului în care întreaga familie este infectată.

Tabelul 16.1: Probabilitatea ca o epidemie într-o familie de cinci persoane să infecteze  $n$  persoane atunci când  $b/a = 2$ .

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

Același articol din 1926 conține și o nouă formulare a problemelor demografice atunci când timpul este considerat ca o variabilă continuă. Pentru  $dx$  infinit de mic, fie  $P(x, t) dx$  populația cu vârsta cuprinsă între  $x$  și  $x + dx$  la momentul  $t$ . Fie  $m(x)$  mortalitatea la vârsta  $x$ . Atunci

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

pentru  $h$  infinit de mic. Se introduc derivatele parțiale ale funcției  $P(x, t)$ :

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

Folosind acest

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

McKendrick a obținut următoarea ecuație cu derivate parțiale:

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

O astfel de ecuație apare în mod natural în probleme de populație structurate de o variabilă continuă, cum ar fi vârsta în demografie (a se vedea capitolul 25) sau timpul scurs de la infecție în epidemiologie.

În 1921, William Ogilvy Kermack a fost numit șef al secției chimice a Laboratorului Colegiului Regal al Medicilor din Edinburgh. Kermack se născuse în 1898 într-un orașel din Scoția. A studiat la Universitatea Aberdeen și a început să facă cercetări în domeniul chimiei organice într-un laborator industrial din Oxford. În ciuda faptului că a orbit complet în urma unei explozii în laboratorul său din Edinburgh în 1924, și-a continuat activitatea chimică cu ajutorul colegilor și studenților. Kermack a început, de asemenea, să colaboreze cu McKendrick în ceea ce privește modelarea matematică a epidemiilor. Începând cu 1927, au publicat împreună o serie de *Contribuții la teoria matematică a epidemiilor* în care au studiat modele epidemice deterministe. Fie  $N$  mărimea populației cu  $N$  suficient de mare. Să presupunem ca în articolul din 1926 că oamenii pot fi fie susceptibili, fie infectați, fie recuperați. Dacă boala este mortală, atunci a treia stare este de fapt moartea. Fie  $S(t)$ ,  $I(t)$  și  $R(t)$  numărul de persoane aflate în fiecare dintre cele trei stări. Modelul este (într-o formă simplificată) un sistem de trei ecuații diferențiale:

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

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

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

Prin urmare, numărul de noi infecții pe unitate de timp este, ca și în modelul stocastic din 1926, proporțional atât cu numărul de persoane susceptibile, cât și cu numărul de persoane infectate. La începutul epidemiei, la momentul  $t = 0$ , un anumit număr de persoane sunt infectate:  $S(0) = N - I_0$ ,  $I(0) = I_0$  și  $R(0) = 0$ , presupunând  $0 < I_0 < N$ .

Deși sistemul (16.2)-(16.4) nu are o soluție închisă, câteva dintre proprietățile sale pot fi demonstrate:

- populația totală  $S(t) + I(t) + R(t)$  rămâne constantă și egală cu  $N$ ;
- $S(t)$ ,  $I(t)$  și  $R(t)$  rămân pozitive (așa cum ar trebui să fie, deoarece acestea sunt populații);

- când  $t \rightarrow +\infty$ ,  $S(t)$  scade până la o limită  $S_\infty > 0$ ,  $I(t)$  tinde la 0 și  $R(t)$  crește până la o limită  $R_\infty < N$ ;
- în plus, formula

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

dă implicit  $S_\infty$  și, prin urmare, și dimensiunea finală a epidemiei  $R_\infty = N - S_\infty$ .

Într-adevăr, vedem mai întâi că

$$\frac{d}{dt}(S + I + R) = 0.$$

Deci  $S(t) + I(t) + R(t) = S(0) + I(0) + R(0) = N$ . Ecuațiile (16.2) și (16.3) pot fi rescrise sub forma

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

Rezultă, pe de o parte, că

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

iar pe de altă parte că

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

Ecuațiile (16.2) și (16.4) arată apoi că funcția  $S(t)$  este descrescătoare și că funcția  $R(t)$  este crescătoare (în special,  $R(t) \geq 0$ ). Deoarece  $S(t) \geq 0$  și  $R(t) \leq N$ , funcțiile  $S(t)$  și  $R(t)$  au limite când  $t \rightarrow +\infty$ . Deoarece  $I(t) = N - S(t) - R(t)$ ,  $I(t)$  are de asemenea o limită când  $t \rightarrow +\infty$ , care nu poate fi decât zero, după cum se poate vedea prin integrare (16.4). Ecuația (16.2) arată, de asemenea, că

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

Integrând între  $t = 0$  și  $t = +\infty$ , găsim

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

Ecuția (16.3) poate fi rescrisă astfel

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

Integrând între  $t = 0$  și  $t = +\infty$ , obținem

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

Combinând cele două rezultate, obținem formula (16.5), care arată că  $S_\infty > 0$ .

Atunci când numărul inițial de persoane infectate  $I_0$  este mic în comparație cu mărimea populației  $N$ , ceea ce este adesea cazul la începutul unei epidemii într-un oraș, formula (16.5) poate fi rescrisă folosind  $S_\infty = N - R_\infty$  ca fiind

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

unde prin definiție

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

Ecuția (16.6) are o soluție pozitivă numai dacă  $\mathcal{R}_0 > 1$ . Astfel, Kermack și McKendrick ajung la următoarea concluzie: epidemia infectează o fracțiune non-neglijabilă a populației numai dacă  $\mathcal{R}_0 > 1$ . Există un prag pentru densitatea populației  $N^* = b/a$  sub care nu pot apărea epidemii.

Atunci când dimensiunea populației  $N$  este chiar deasupra acestui prag ( $N = N^* + \varepsilon$ ), apare o epidemie de mică amplitudine. Din (16.6) rezultă că  $R_\infty \approx 2\varepsilon$ . Deci  $S_\infty \approx N^* - \varepsilon$ : epidemia aduce populația susceptibilă la fel de mult sub pragul  $N^*$  pe cât era inițial deasupra.

Într-adevăr, folosind aproximația  $-\ln(1-x) \approx x + \frac{x^2}{2}$ , ecuația (16.6) devine

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

Deci

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

Ca și în modelul malariei lui Ross (Capitolul 12), condiția  $\mathcal{R}_0 > 1$  are o interpretare simplă. Deoarece  $aN$  este numărul de persoane pe care o per-



soană infectată le infectează pe unitate de timp la începutul epidemiei și deoarece  $1/b$  este perioada medie de infecție,  $\mathcal{R}_0 = aN/b$  este numărul mediu de cazuri secundare datorate unei persoane infectate la începutul epidemiei.

Pentru bolile mortale,  $R(t)$  este numărul cumulativ de decese de la începutul epidemiei, iar  $dR/dt$  este numărul de decese pe unitate de timp. Kermack și McKendrick au observat că graficul funcției  $dR/dt$  din modelul lor matematic are într-adevăr forma de clopot la care ne așteptăm de la o curbă epidemică (figura 16.4).

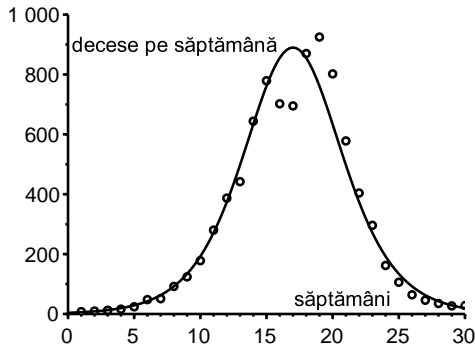


Figura 16.4: Curba  $dR/dt$  în funcție de timp și datele privind numărul de decese pe săptămână în timpul unei epidemii de ciumă în Bombay în 1905-1906.

Pentru a extrage  $dR/dt$ , au împărțit (16.2) la (16.4) pentru a obține

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

Deci

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

Înlocuind acest lucru în ecuația (16.4) și folosind  $S(t) + I(t) + R(t) = N$ , au obținut ecuația

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

care încă nu poate fi rezolvată în mod explicit. Cu toate acestea, dacă  $\frac{a}{b}R(t)$  rămâne mic pe toată durata epidemiei, aproximația  $\exp(-u) \approx 1 - u + u^2/2$  dă

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

Aceasta este o așa-numită ecuație Riccati cu două soluții constante, una pozitivă  $R_+$  și una negativă  $R_-$ , date de rădăcinile polinomului de ordinul doi în  $R$  din partea dreaptă a (16.8). Fie  $\tilde{R}(t)$  soluția exactă a lui (16.8) și setați  $Q(t) = \tilde{R}(t) - R_+$ . Atunci  $Q(t)$  satisface o ecuație diferențială Bernoulli similară cu cele întâlnite de Daniel Bernoulli și Verhulst (vezi (4.5) și (6.1)). Astfel, se poate adapta direct formula (6.2) pentru a obține  $Q(t)$ . Un calcul ușor, dar anevoios, arată că  $dQ/dt$  este de forma

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

unde  $\alpha$ ,  $\beta$  și  $\gamma$  sunt constante care depind într-un mod complicat de parametrii modelului. Cum  $dR/dt \approx d\tilde{R}/dt = dQ/dt$ , Kermack și McKendrick ar putea alege  $(\alpha, \beta, \gamma)$  pentru a se potrivi datelor lor. Desigur, calculatoarele și programele moderne pot rezolva cu ușurință numeric ecuația diferențială (16.7) fără a trece prin aceste aproximări.

Curba pentru  $dR/dt$  astfel obținută se potrivește bine cu datele privind numărul de decese pe săptămână în timpul epidemiei de ciumă din Bombay între decembrie 1905 și iulie 1906 (figura 16.4).

Kermack și McKendrick au luat în considerare, de asemenea, modelul mai general în care infecțiozitatea  $a(x)$  depinde de timpul  $x$  scurs de la infecție și în care rata de recuperare  $b(x)$  depinde, de asemenea, de  $x$ . Ecuația care dă dimensiunea finală a epidemiei (atunci când numărul inițial de cazuri infectate este mic) este tot (16.6), dar cu

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

Parametrul  $\mathcal{R}_0$  are aceeași interpretare ca în cazul anterior: este numărul mediu de cazuri secundare datorate unei persoane infectate la începutul epidemiei. Observați similitudinea dintre (16.9) și formula lui Lotka (10.2) pentru  $\mathcal{R}_0$  în demografie: vârsta este înlocuită cu timpul scurs de la infectare, supraviețuirea cu probabilitatea  $e^{-\int_0^x b(y) dy}$  de a fi încă infectat, fertilitatea cu rata de contact  $Na(x)$ .

Kermack și McKendrick au dezvoltat alte câteva modele matematice de epidemii în anii 1930. Acestea reprezintă încă elementele de bază pentru majoritatea modelelor mai complexe utilizate în prezent în epidemiologie. Parametrul  $\mathcal{R}_0$  joacă în continuare un rol central în analiza modelului.

McKendrick s-a pensionat în 1941 și a murit în 1943. Între 1930 și 1933, Kermack a fost coautor al câtorva articole despre fizica matematică împreună cu William McCrea și Edmund Whittaker, ambii de la departamentul de matematică al Universității din Edinburgh. În anii 1930 și 1940, echipa de chimiști a lui Kermack a încercat să sintetizeze noi molecule cu activitate antimalarică, dar cu un succes limitat. În 1938, Kermack a scris împreună cu Philip Eggleton o carte populară despre biochimia elementară, *Lucruri din care suntem făcuți*. A fost ales membru al *Royal Society* în 1944 și a preluat catedra de biochimie la Universitatea din Aberdeen în 1949. Ulterior, a fost decan al Facultății de Științe. S-a pensionat în 1968 și a murit în 1970.

### Lecturi suplimentare

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](http://ncbi.nlm.nih.gov)
2. Davidson, J.N., Yates, F., McCrea, W.H.: William Ogilvy Kermack 1898–1970. *Bio. 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](http://gallica.bnf.fr)

## Capitolul 17

### Haldane și mutațiile (1927)

Într-o altă secțiune a articolului său din 1922, Fisher a analizat problema unei gene mutante care poate fi transmisă unui număr aleatoriu de descendenți cu o anumită distribuție de probabilitate. Din punct de vedere formal, problema era aceeași cu cea a extincției numelor de familie, dar într-un context genetic. Fisher a arătat că, dacă distribuția de probabilitate era o distribuție Poisson și dacă gena mutantă nu avea niciun avantaj selectiv, atunci gena mutantă putea să dispară foarte încet din populație. În 1927, biologul britanic Haldane a împins studiul acestui model mai departe și a arătat că probabilitatea ca o genă mutantă avantajoasă să se mențină era de două ori mai mare decât avantajul său selectiv. De asemenea, el a oferit o tratare mai riguroasă a problemei extincției.

John Burdon Sanderson Haldane s-a născut în 1892 la Oxford, unde tatăl său era profesor de fiziologie la universitate. Haldane a studiat la Colegiul Eton și, după 1911, la *New College* al Universității Oxford. După ce s-a concentrat pe matematică în primul an, s-a orientat către științele umaniste. Studiile sale au fost întrerupte de Primul Război Mondial, în timpul căruia a servit în Franța și Irak. După ce a fost rănit, a fost trimis ca instructor militar în India. În 1915 a publicat un prim articol în care discuta despre experimentele genetice pe șoareci pe care le începuse înainte de război. În 1919 a devenit membru al *New College*, predând fiziologia și studiind respirația ca și tatăl său. În 1923 s-a alăturat laboratorului de biochimie al lui F. G. Hopkins<sup>1</sup> de la Universitatea Cambridge, unde s-a concentrat asupra cineticii enzimelor. A publicat, de asemenea, un roman științifico-fantastic, *Daedalus sau Știința și viitorul* (1923), și un eseu intitulat *Callinicus, O apărare a războiului chimic* (1925). Între 1924 și 1934, a scris o serie de zece articole intitulate *O teorie matematică a selecției naturale și artificiale*.

În cel de-al cincilea articol al seriei, publicat în 1927, Haldane a reconsiderat un alt model genetic pe care Fisher îl studiasse în 1922, un model axat pe mutații. Fisher studiasse probabilitatea ca o genă mutantă să invadeze o

---

<sup>1</sup>Frederick Gowland Hopkins, care a primit Premiul Nobel pentru Fiziologie sau Medicină în 1929 pentru activitatea sa în domeniul vitaminelor.

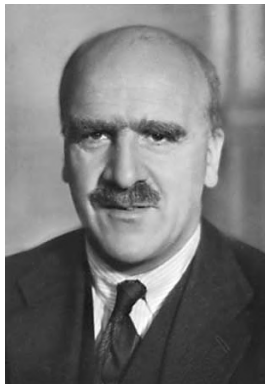


Figura 17.1:  
Haldane (1892–1964)

populație sau să dispară. Din punct de vedere formal, această problemă este aceeași cu cea a lui Bienaymé, Galton și Watson privind dispariția numelor de familie. Dar Fisher nu a făcut nicio referire la aceste lucrări, deși este posibil să fi citit articolul lui Galton și Watson reprodus în anexa cărții lui Galton din 1889 *Ereditatea naturală*. Ca și în capitolul 9, numim  $p_k$  probabilitatea ca o genă să fie transmisă la  $k$  urmași în prima generație ( $k \geq 0$ ). Fisher a luat în considerare și funcția generatoare

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

cu excepția faptului că el nu a stabilit nicio limită superioară pentru  $k$ : suma poate include un număr infinit de termeni. El și-a dat seama că, pornind de la un individ cu gena mutantă în generația 0, probabilitatea ca această genă să se regăsească în  $k$  indivizi este coeficientul lui  $x^k$  în  $f_1(x) = f(x)$  pentru generația 1, în  $f_2(x) = f(f(x))$  pentru generația 2, în  $f_3(x) = f(f(f(x)))$  pentru generația 3 etc. În acest fel, devine clar că este valabilă următoarea ecuație

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

Această ecuație este mult mai practică decât ecuația  $f_n(x) = f_{n-1}(f(x))$  derivată de Watson. În special, din (17.1) rezultă că probabilitatea de dispariție în termen de  $n$  generații  $x_n = f_n(0)$  satisface formula iterativă  $x_n = f(x_{n-1})$ , așa cum Bienaymé observase deja.

Ca exemplu, Fisher a luat în considerare cazul unei plante cu o genă mutantă care poate produce  $N$  semințe, fiecare sămânță având o probabilitate  $q$  de a supraviețui pentru a produce o nouă plantă. Probabilitatea  $p_k$  de a obține  $k$  urmași cu gena mutantă este binomială:

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

pentru toți  $0 \leq k \leq N$  și  $p_k = 0$  pentru  $k > N$ . Funcția generatoare este atunci

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

Fie  $\mathcal{R}_0 = Nq$  numărul mediu de semințe care supraviețuiesc pentru a produce o nouă plantă. Când  $N$  este mare și  $q$  este mic, atunci

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

Distribuția de probabilitate ( $p_k$ ) tinde la

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

care se numește distribuție Poisson. Fisher a calculat apoi probabilitatea de extincție în decurs de  $n$  generații, folosind  $x_0 = 0$ ,  $x_n \approx e^{\mathcal{R}_0(x_{n-1}-1)}$  și valorile numerice  $N = 80$  și  $q = 1/80$ . În acest caz,  $\mathcal{R}_0 = Nq = 1$ . Un calcul anevoios arată că  $x_{100} \approx 0,98$ : o genă mutantă fără avantaj selectiv ( $\mathcal{R}_0 = 1$ ) dispare foarte lent. Există încă o șansă de 2 % ca gena să fie prezentă în populație după 100 de generații. În 1922, Fisher nu a împins mai departe studiul acestui model.

Continuând munca lui Fisher, Haldane a observat pentru prima dată în articolul său din 1927 că, pentru orice distribuție de probabilitate ( $p_k$ ) astfel încât  $p_0 > 0$ , ecuația  $x = f(x)$  are exact două rădăcini în intervalul  $(0, 1]$  atunci când numărul mediu de descendenți purtători ai genei mutante  $\mathcal{R}_0$  este strict mai mare decât 1, adică atunci când gena mutantă are un avantaj selectiv. Mai mult, probabilitatea de extincție  $x_\infty$ , care este limita lui  $x_n$  ca  $n \rightarrow +\infty$ , este cea mai mică dintre cele două rădăcini ale lui  $x = f(x)$ : gena are o probabilitate diferită de zero de a se stabili în populație. Spre deosebire de Bienaymé și Cournot, Haldane a furnizat o dovadă pentru această concluzie.

Într-adevăr,  $f'(x) \geq 0$  și  $f''(x) \geq 0$  pe intervalul  $[0, 1]$ . Cu alte cuvinte, funcția  $f(x)$  este nedecrescătoare și convexă. Ipotezele  $f(0) = p_0 > 0$  și  $f'(1) = \mathcal{R}_0 = p_1 + 2p_2 + 3p_3 + \dots > 1$  implică faptul că ecuația  $f(x) = x$  are exact două soluții în intervalul  $(0, 1]$ :  $x = 1$  și  $x^*$  astfel încât  $0 < x^* < 1$ . Haldane s-a referit apoi la un articol al lui Gabriel Koenigs din 1883, care a arătat că dacă  $x_n = f(x_{n-1})$  și  $x_n \rightarrow x_\infty$ , atunci  $x_\infty = f(x_\infty)$  și  $|f'(x_\infty)| \leq 1$ . Când  $f'(1) > 1$ , singura posibilitate este ca  $x_\infty = x^*$ .

Pentru cazul unei distribuții Poisson cu  $f(x) = e^{\mathcal{R}_0(x-1)}$  și  $\mathcal{R}_0$  doar puțin mai mare decât 1, probabilitatea de extincție  $x_\infty$  este foarte apropiată de 1.

Ecuția  $f(x_\infty) = x_\infty$  este atunci echivalentă cu

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

Rezultă că

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

Haldane a concluzionat că *probabilitatea ca gena mutantă să nu dispară este de două ori mai mare decât avantajul său selectiv  $\mathcal{R}_0 - 1$* . Fără să-l citeze pe Haldane, Fisher a luat ca exemplu în cartea sa din 1930 cazul în care  $\mathcal{R}_0 = 1,01$ , ceea ce dă o șansă de 2 % ca gena mutantă să nu dispară.

Haldane a devenit membru al *Royal Society* în 1932. A părăsit Cambridge pentru a deveni profesor de genetică și, mai târziu, de biometrie la *University College* din Londra. La acea vreme era interesat în special de genetica umană: estimarea ratelor de mutație, hărțile genetice ale cromozomilor etc. Pe lângă cărțile sale științifice (*Biologia animală* în 1927 împreună cu Julian Huxley, *Enzimele* în 1930 și *Cauzele evoluției* în 1932, *Biochimia geneticii* în 1954), a publicat un număr mare de articole științifice în presă (de exemplu, despre originea vieții) și câteva eseuri (*Inegalitatea omului* în 1932, *Filosofia unui biolog* în 1935, *Filosofia marxistă și științele* în 1938, *Ereditatea și politica* în 1938 și *Avansul științei* în 1947). După mai multe vizite în Spania în timpul războiului civil, a încercat să convingă propria țară să construiască adăposturi împotriva bombardamentelor aeriene. În timpul celui de-al Doilea Război Mondial, a lucrat la probleme de respirație în submarine. Membru al partidului comunist din 1942, a demisionat în 1950 din cauza respingerii oficiale a geneticii mendeliene în URSS, din cauza influenței lui Lysenko. În 1957 s-a stabilit în India, unde și-a continuat cercetările, mai întâi la Institutul Indian de Statistică din Calcutta și mai târziu la Bhubaneswar. După ce a devenit cetățean indian, a murit în 1964.

### Lecturi suplimentare

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)

## Capitolul 18

### Erlang și Steffensen cu privire la problema extincției (1929–1933)

În 1929, inginerul danez de telefonie Erlang a luat din nou în considerare problema extincției numelor de familie. Compatriotul său, statisticianul Steffensen, a elaborat o soluție completă a problemei. El a arătat în special că speranța matematică a numărului de descendenți din fiecare generație crește exponențial, făcând astfel legătura între modelele stohastice și deterministe ale populației.

Agner Krarup Erlang s-a născut în 1878 în Lønborg, Danemarca. Tatăl său a fost învățător. Între 1896 și 1901, tânărul Erlang a studiat matematică, fizică și chimie la Universitatea din Copenhaga. Apoi a predat mai mulți ani în licee, păstrându-și în același timp interesul pentru matematică, în special pentru teoria probabilităților. L-a cunoscut pe Jensen, inginer-șef la Compania de telefonie din Copenhaga și matematician amator, care l-a convins în 1908 să se alăture noului laborator de cercetare al companiei. Erlang a început să publice articole despre aplicațiile teoriei probabilităților la gestionarea convorbirilor telefonice. În 1917, a descoperit o formulă pentru timpii de așteptare, care a fost folosită rapid de companiile de telefonie din întreaga lume. Articolele sale, publicate mai întâi în daneză, au fost apoi traduse în mai multe alte limbi.



Figura 18.1:  
Erlang (1878–1929)



În 1929, Erlang a început să se intereseze de aceeași problemă a extincției pe care Bienaymé, Galton și Watson o studiaseră înaintea lui pentru numele de familie și pe care Fisher și Haldane o studiaseră pentru genele mutante. La fel ca predecesorii săi, el nu era la curent cu toate lucrările care fuseseră publicate. Numind din nou  $p_k$  probabilitatea ca un individ să aibă  $k$  urmași, el a observat că probabilitatea  $x_n$  de dispariție în decurs de  $n$  generații satisface  $x_n = p_0 + p_1 x_{n-1} + p_2 (x_{n-1})^2 + \dots = f(x_{n-1})$  cu  $x_0 = 0$ . El a observat, de asemenea, că probabilitatea globală de extincție  $x_\infty$ , care este limita lui  $x_n$  pentru  $n \rightarrow +\infty$ , este o soluție a ecuației  $x_\infty = f(x_\infty)$ . El și-a dat seama că  $x = 1$  este întotdeauna o soluție și că există o altă soluție între 0 și 1 atunci când numărul mediu de descendenți  $\mathcal{R}_0 = f'(1)$  este mai mare decât 1. Dar se pare că nu a reușit să își dea seama care dintre aceste două soluții este cea corectă. La fel ca Galton, a trimis problema în 1929 la o revistă daneză de matematică, *Matematisk Tidsskrift*:

„Întrebarea 15. Când probabilitatea ca un individ să aibă  $k$  copii este  $p_k$ , unde  $p_0 + p_1 + p_2 + \dots = 1$ , aflați probabilitatea ca familia sa să se stingă.”

Din păcate, Erlang a murit în același an 1929, la vârsta de 51 de ani. De fapt, a murit fără copii.<sup>1</sup>

Un profesor de matematică actuarială de la Universitatea din Copenhaga, Johan Frederik Steffensen, a răspuns la întrebarea lui Erlang. El a publicat în 1930 soluția sa în aceeași revistă daneză: probabilitatea de dispariție  $x_\infty$  este întotdeauna cea mai mică rădăcină a ecuației  $x = f(x)$  în intervalul închis  $[0, 1]$ , așa cum Bienaymé și Haldane observaseră deja. Demonstrația lui Steffensen este cea care se găsește în manualele moderne.

Într-adevăr, am văzut că probabilitatea de extincție  $x_\infty$  este o soluție a lui  $x = f(x)$  în intervalul închis  $[0, 1]$ . Fie  $x^*$  cea mai mică soluție de acest tip. Prin definiție,  $x^* \leq x_\infty$ . Steffensen a observat mai întâi că  $x^* = f(x^*) \geq p_0 = x_1$ . Să presupunem prin inducție că  $x^* \geq x_n$ . Atunci  $x^* = f(x^*) \geq f(x_n) = x_{n+1}$ , deoarece funcția  $f(x)$  este crescătoare. Deci  $x^* \geq x_n$  pentru toți  $n$ . Luând limita,  $x^* \geq x_\infty$ . Deci  $x_\infty = x^*$ .

Steffensen a oferit și o explicație mai formală a motivului pentru care  $x = 1$  este singura rădăcină a lui  $x = f(x)$  atunci când numărul mediu de descendenți  $\mathcal{R}_0 = f'(1)$  este mai mic sau egal cu 1 (figura 18.2a) și de ce

<sup>1</sup>În memoria sa, Comitetul Consultativ Internațional de Telefonie a decis în 1946 să numească „erlang” unitatea de măsură a intensității traficului telefonic. „Erlang” este, de asemenea, numele dat unui limbaj de programare de către compania Ericsson.

există doar o altă rădăcină diferită de  $x = 1$  în cazul în care  $\mathcal{R}_0 > 1$  (figura 18.2b). Observați că  $\mathcal{R}_0 = f'(1)$  este panta funcției  $f(x)$  la  $x = 1$ .

El a observat că pentru orice rădăcină a lui  $x = f(x)$ ,

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

Presupunând că  $x \neq 1$  și împărțind la  $1 - x$ , obținem

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

Când  $x$  crește de la 0 la 1, partea dreaptă a ecuației (18.1) crește de la  $1 - p_0$  la  $\mathcal{R}_0 = f'(1)$ . Dacă  $\mathcal{R}_0 < 1$ , atunci ecuația (18.1) nu are soluție. Dacă  $\mathcal{R}_0 \geq 1$  și dacă excludem cazul trivial în care  $p_1 = 1$ , atunci partea dreaptă a ecuației (18.1) este o funcție strict crescătoare de  $x$ . În caz contrar, nu ar exista  $k \geq 2$  astfel încât  $p_k \neq 0$  și  $\mathcal{R}_0$  ar fi egal cu  $p_1 < 1$ . În concluzie, (18.1) are o singură și unică soluție în intervalul  $[0, 1]$  atunci când  $\mathcal{R}_0 \geq 1$ .

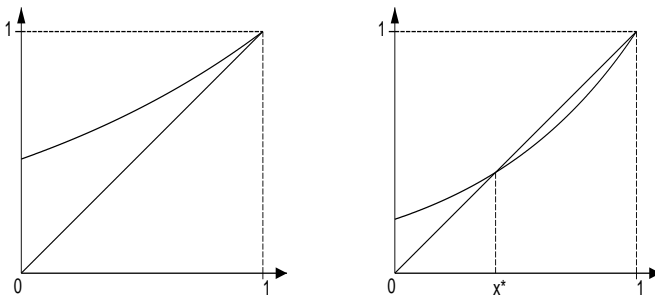


Figura 18.2: Graficul funcțiilor  $y = x$  și  $y = f(x)$  din exemplul din capitolul 17,  $f(x) = e^{\mathcal{R}_0(x-1)}$ , cu  $\mathcal{R}_0 = 0,75 < 1$  (stânga) sau  $\mathcal{R}_0 = 1,5 > 1$  (dreapta).

Steffensen, care a fost, de asemenea, președinte al Societății daneze de actuariat și al Societății daneze de matematică, a fost invitat la Universitatea din Londra în 1930. Colegul său britanic W. P. Elderton i-a povestit despre activitatea lui Galton și Watson. În 1933, Steffensen a publicat un nou articol în anele Institutului Henri Poincaré, unde ținuse o conferință în 1931. El a rezumat rezultatele articolului său în limba daneză și le-a comparat cu cele ale lui Watson. De asemenea, el a arătat că speranta matematică a numărului

de urmași în generația  $n$  este egală cu  $(\mathcal{R}_0)^n$ .

Într-adevăr, fie  $p_{k,n}$  probabilitatea să existe  $k$  urmași în generația  $n$ , pornind de la un individ din generația 0. În articolul său din 1930, Steffensen a observat, ca și predecesorii săi, că funcția generatoare  $f_n(x) = \sum_{k=0}^{+\infty} p_{k,n} x^k$  în raport cu generația  $n$  satisface  $f_1(x) = f(x)$  și

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

Fie  $M_n$  speranța numărului de descendenți în generația  $n$ . Atunci  $M_n = \sum_{k=1}^{+\infty} k p_{k,n} = f'_n(1)$ . Derivând formula (18.2), obținem  $f'_n(x) = f'_{n-1}(x) \times f'(f_{n-1}(x))$ . Deci  $M_n = f'_n(1) = f'(f_{n-1}(1)) \times f'_{n-1}(1) = f'(1) \times M_{n-1} = \mathcal{R}_0 \times M_{n-1}$ . Deoarece  $M_1 = f'_1(1) = f'(1) = \mathcal{R}_0$ , rezultă că  $M_n = (\mathcal{R}_0)^n$  pentru toți  $n$ .

Prin urmare, numărul așteptat de urmași crește sau scade geometric în funcție de faptul că  $\mathcal{R}_0$  este mai mare sau mai mic decât 1. Numărul așteptat de urmași se comportă ca în modelele deterministe de creștere a populației luate în considerare de Euler, Malthus etc. Cu toate acestea, chiar și atunci când  $\mathcal{R}_0 > 1$ , există o probabilitate diferită de zero  $x_\infty$  ca familia să dispară. Această posibilitate nu apare în modelele deterministe.

Procesul stocastic studiat de Steffensen și de predecesorii săi este încă elementul de bază al multor modele mai realiste de dinamică a populației. Vom menționa pentru ultima dată această problemă în capitolul 20. În ceea ce-l privește pe Steffensen, acesta a rămas profesor la Universitatea din Copenhaga până în 1943 și a murit în 1961.

### Lecturi suplimentare

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](http://www.stat.washington.edu/research/reports/1992/tr242.pdf)
4. Heyde, C.C.: Agner Krarup Erlang. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 328–330. Springer (2001)
5. Ogborn, M.E.: Johan Frederik Steffensen, 1873–1961. *J. R. Stat. Soc. Ser. A* 125, 672–673 (1962)
6. Steffensen, J.F.: Om Sandssynligheden for at Afkommet uddør. *Mat. Tidsskr. B*, 19–23 (1930) → Guttorp (1995)
7. Steffensen, J.F.: Deux problèmes du calcul des probabilités. *Ann. Inst. Henri Poincaré* 3, 319–344 (1933) [archive.numdam.org](http://archive.numdam.org)

## Capitolul 19

### Wright și driftul genetic aleatoriu (1931)

În 1931, biologul american Sewall Wright a dezvoltat studiul unui model stocastic în genetica populațiilor, care se bazează pe aceleași ipoteze ca și în cazul legii Hardy-Weinberg, cu excepția faptului că populația nu este presupusă a fi infinit de mare. Frecvențele genotipurilor nu mai sunt constante. Una dintre cele două alele va dispărea, de fapt, dar poate după foarte mult timp. Interpretarea acestui model a rămas un subiect de dispută între Wright și Fisher, acesta din urmă estimând că selecția naturală joacă un rol mai important în evoluție decât stocasticitatea.

Sewall Wright s-a născut în Massachusetts în 1889. Și-a făcut studiile universitare într-un mic colegiu din Illinois, unde tatăl său predă economie. După un masterat în biologie la Universitatea Illinois din Urbana și o școală de vară la *Cold Spring Harbor Laboratory*, Wright a făcut un doctorat la Universitatea Harvard despre moștenirea culorii blănii la cobai. Între 1915 și 1925, a continuat să lucreze la experimentele de consanguinizare cu cobai la Divizia de creștere a animalelor din cadrul Departamentului Agriculturii al Statelor Unite, din Washington. A dezvoltat „metoda coeficienților de traseu” pentru a analiza aceste experimente. Apoi s-a alăturat departamentului de zoologie de la Universitatea din Chicago.

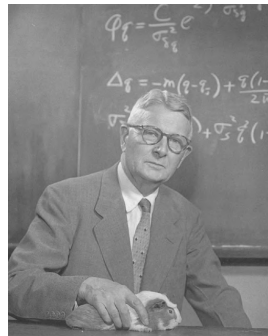


Figura 19.1:  
Wright (1889–1988)

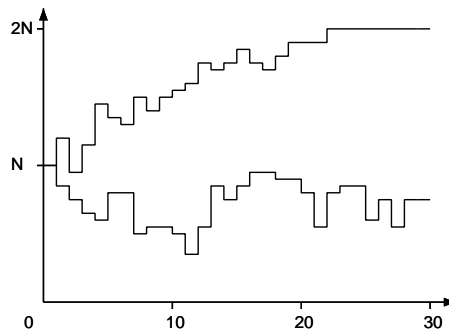
Influențat de articolul din 1922 al lui Fisher despre genetica populațiilor (vezi capitolul 14), Wright a scris în 1925 un lung articol intitulat *Evoluția*

în populațiile mendeliene, care a fost publicat în cele din urmă în 1931. El a studiat în special un model matematic care a apărut, de asemenea, implicit, în cartea lui Fisher din 1930, intitulată *Teoria genetică a selecției naturale*. Ca și în cazul legii Hardy-Weinberg, acest model ia în considerare cazul în care există doar două alele posibile  $A$  și  $a$  pentru un locus, dar nu se presupune că populația este infinit de mare. Scopul este de a vedea dacă eliminarea acestei ipoteze are o anumită influență asupra compoziției genetice a populației. Deci, fie  $N$  numărul total de indivizi, care se presupune că este același în toate generațiile. Fiecare individ are două alele. Așadar, există un total de  $2N$  alele în populație în fiecare generație. Modelul presupune, de asemenea, că împerecherea are loc la întâmplare. Dacă există  $i$  alele  $A$  și  $2N - i$  alele  $a$  în generația  $n$ , atunci o alelă aleasă la întâmplare dintre indivizii din generația  $n + 1$  va fi  $A$  cu o probabilitate de  $\frac{i}{2N}$  și  $a$  cu o probabilitate de  $1 - \frac{i}{2N}$ . Prin urmare, numărul de alele  $A$  în generația  $n + 1$  va fi egal cu  $j$  cu o probabilitate<sup>1</sup>

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

unde  $C_{2N}^j$  este coeficientul binomial egal cu  $\frac{(2N)!}{j!(2N-j)!}$ . Fie  $X_n$  numărul de alele  $A$  în generația  $n$ : este o variabilă aleatoare (figura 19.2). Se poate arăta

Figura 19.2: Două simulări care arată variațiile numărului  $X_n$  de alele  $A$  pe parcursul a 30 de generații dacă  $N = 20$  și  $X_0 = 10$ .



că speranța matematică a lui  $X_{n+1}$ , știind că  $X_n = i$ , este egală cu  $i$ : acest lucru amintește de legea Hardy-Weinberg, în care frecvența alelei  $A$  a rămas constantă de-a lungul generațiilor.

<sup>1</sup>Datorăm această formulare în limbajul lanțurilor Markov lui Malécot (1944).

Într-adevăr, să considerăm funcția generatoare

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

Speranta matematică a lui  $X_{n+1}$  știind că  $X_n = i$  este atunci

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

Cu toate acestea, în acest model este posibil ca, pornind de la o condiție inițială  $X_0 = i$  cu  $0 < i < 2N$ , evenimentul  $X_n = 0$  să apară din întâmplare după un anumit număr de generații. În acest caz, toate alelele ar fi de tipul  $a$  și  $X_n$  ar rămâne egal cu 0 în toate generațiile viitoare. Aceeași fixare ar avea loc cu alela  $A$  dacă  $X_n = 2N$  după un anumit număr de generații. În concluzie, atunci când populația este presupusă infinit de mare, ca în modelul Hardy-Weinberg, cele două alele nu pot dispărea deoarece frecvențele lor rămân constante. Atunci când se ia în considerare dimensiunea finită a populațiilor, ca în modelul Fisher-Wright, frecvențele celor două alele fluctuează și una dintre alele poate (și va) dispărea.

Pornind de la  $X_0 = i$ , se poate calcula cu ușurință probabilitatea  $Q_i$  ca populația să fie fixată în starea  $X = 0$ . Într-adevăr,  $Q_i$  trebuie să satisfacă „condițiile limită”

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

În plus,

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

deoarece  $p_{i,j} Q_j$  este probabilitatea de a fi fixat în starea  $X = 0$  pornind de la  $X_0 = i$  și trecând prin  $X_1 = j$ . Deoarece

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

vedem folosind (19.2) că

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

este soluția sistemului (19.3)-(19.4). Prin urmare, probabilitatea ca, pornind de la  $i$  alele de tip  $A$  într-o populație de mărime  $N$ , sistemul să evolueze spre

o populație care conține doar alela  $a$  este egală cu  $1 - \frac{i}{2N}$ . În mod similar, probabilitatea ca sistemul să evolueze către o populație care conține doar alela  $A$  este egală cu  $\frac{i}{2N}$ .

Wright a reușit să demonstreze că numărul de generații care trec înainte de fixarea într-una din cele două stări extreme este de ordinul a  $2N$  (figura 19.3). Pentru populații de câteva milioane de indivizi, acest timp ar fi atât de lung încât frecvențele alelelor ar putea fi considerate aproape constante, ca în legea Hardy-Weinberg.

Într-adevăr, să presupunem că există  $i_0$  alele de tip  $A$  în populație în generația 0. Fie  $u_i^{(n)}$  probabilitatea ca în generația  $n$  să existe  $i$  alele de tip  $A$  în populație. Atunci

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

pentru toți  $j = 0, \dots, 2N$ . Am văzut deja că, atunci când  $n \rightarrow +\infty$ ,

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

pentru toți  $0 < i < 2N$ . Wright a observat că dacă  $u_i^{(n)} = v$  pentru toți  $i = 1, \dots, 2N - 1$ , atunci

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

pentru toți  $1 < j < 2N$ , deoarece  $p_{0,j} = p_{2N,j} = 0$ . Când  $N$  este suficient de mare,

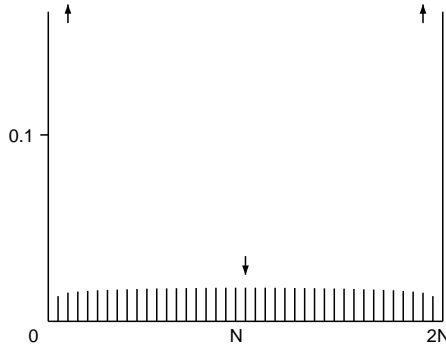
$$\begin{aligned} \frac{1}{2N} \sum_{i=1}^{2N-1} \left(\frac{i}{2N}\right)^j \left(1 - \frac{i}{2N}\right)^{2N-j} &\approx \int_0^1 x^j (1-x)^{2N-j} dx \\ &= \frac{j!(2N-j)!}{(2N+1)!}, \end{aligned} \quad (19.6)$$

valoarea integralei fiind obținută prin integrări succesive prin părți. Combinând (19.5) și (19.6), ajungem, în final, pentru  $0 < j < 2N$ , la

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

Astfel, probabilitățile  $u_j^{(n)}$  pentru toți  $0 < j < 2N$  scad cu o rată de aproximativ  $1/2N$  pe generație. Această rată este foarte lentă dacă  $N$  este mare. Aproape că nu se înregistrează nicio scădere dacă, de exemplu,  $N$  este de ordinul milioaneilor.

Figura 19.3: Probabilitatea ca în populație să existe  $i$  alele  $A$  ( $i = 0, 2N$  pe axa orizontală) după 30 de generații dacă  $N = 20$  și  $X_0 = 10$ .



În 1922, Fisher încercase deja să estimeze această rată de fixare ( $1/2N$ ), dar a ratat un factor 2. În orice caz, cei doi oameni de știință nu au fost de acord cu privire la mărimea tipică  $N$  a populațiilor de reproducere. Pentru teoria evoluției, lucrarea lui Wright a sugerat că deriva genetică aleatorie într-o populație mică ar putea fi un mecanism pentru originea speciilor. Biologii care lucrau la clasificarea speciilor observaseră, într-adevăr, că diferențele dintre specii sau subspecii nu aveau adesea o explicație aparentă în termeni de selecție naturală. Această idee a fost puternic combătută în anii 1940 și 1950 de Fisher și de colegul său E. B. Ford, care considerau amândoi că deriva genetică aleatorie era neglijabilă în comparație cu selecția naturală. Aceștia s-au referit în special la studiul lor privind fluctuațiile frecvențelor genice într-o mică populație izolată de molii (*Panaxia dominula*) de lângă Oxford, unde cele trei genotipuri pentru o anumită genă (homozigot comun, heterozigot și homozigot rar) puteau fi distinse la vedere. O altă controversă faimoasă privind influența respectivă a selecției naturale și a derivei aleatoare s-a concentrat asupra melcilor din genul *Cepaea*. În prezent, modele mai realiste de evoluție combină deriva aleatoare, selecția, mutația, migrația, împerecherea nealeatoare, etc. Rolul derivei aleatoare a fost ulterior subliniat din nou de către omul de știință japonez Motoo Kimura cu „teoria neutră a evoluției moleculare”. O altă excrescență a fost dezvoltarea teoriei coalescenței (introdusă



de John Kingman în 1982), care urmărește strămoșii genelor înapoi în timp până la punctul în care acestea au un singur strămoș comun.

Wright a devenit membru al Academiei Naționale de Științe în 1934. A lucrat timp de mai mulți ani cu Theodosius Dobzhansky la genetica populațiilor naturale de muște (*Drosophila pseudoobscura*) din regiunea *Death Valley*. S-a retras de la Universitatea din Chicago în 1955, dar a mai continuat încă cinci ani ca profesor la Universitatea din Wisconsin-Madison. Între 1968 și 1978, a publicat un tratat în patru volume care sintetizează munca sa privind *Evoluția și genetica populațiilor*. A primit Premiul Balzan în 1984 și a murit în 1988, la vârsta de 98 de ani.

### **Lecturi suplimentare**

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

## Capitolul 20

### Difuzarea genelor (1937)

În 1937, Ronald Fisher și trei matematicieni ruși, Kolmogorov, Petrovski și Piskunov, au studiat independent o ecuație cu derivate parțiale pentru răspândirea geografică a unei gene avantajoase. Aceștia au arătat că frecvența genei se comporta ca o undă care se deplasează cu o viteză bine definită, în funcție de avantajul genei și de un coeficient de difuzie. Lucrările lor au fost punctul de plecare pentru teoria ecuațiilor de reacție-difuzie.

În 1937, au fost publicate două articole care introduceau o nouă abordare a studiului eterogenității spațiale în dinamica populației. Fisher a fost autorul primului articol, intitulat *Valul de avansare a genelor avantajoase*, care a apărut în *Annals of Eugenics*. El a studiat propagarea spațială a unei gene favorabile într-o populație. Ca o simplificare, a considerat un spațiu redus la o singură dimensiune și a numit  $u(x,t)$  proporția din populația situată în punctul  $x$  la momentul  $t$  care posedă gena favorabilă. Deci  $0 \leq u(x,t) \leq 1$ . Pentru a include selecția naturală, el a folosit ecuația (14.6) cu o variabilă de timp continuă

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

unde  $a$  este un parametru pozitiv. Pentru o valoare dată a lui  $x$ , recunoaștem ecuația logistică a lui Verhulst (vezi Capitolul 6) cu o soluție  $u(x,t)$  care tinde spre 1 pe măsură ce  $t \rightarrow +\infty$ . Mai mult, Fisher a presupus că descendenții unui individ situat în punctul  $x$  cu gena favorabilă nu rămân în același punct, ci se dispersează aleatoriu în vecinătatea lui  $x$ . Prin analogie cu fizica, el a argumentat că trebuie să se adauge un termen de difuzie la ecuația pentru  $u(x,t)$ , ceea ce conduce la ecuația cu derivate parțiale

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

Atunci când coeficientul de selecție  $a$  este zero, aceasta se reduce la ecuația de difuzie introdusă de Fourier în teoria sa despre căldură și utilizată ulterior de Fick pentru difuzia particulelor fizice. În 1904, Ronald Ross începuse să ia în considerare dispersia aleatorie în dinamica populațiilor. El se întreba

atunci cum scade densitatea țăntarilor pe măsură ce crește distanța față de un loc de reproducere. Problema ajunsese în atenția lui Karl Pearson și a lui Lord Rayleigh. Până în 1937, volumul de literatură științifică privind ecuațiile de difuzie crescuse considerabil, în special în urma lucrărilor lui Einstein privind mișcarea browniană.

Fisher a arătat că există soluții ale ecuației (20.1) de forma  $u(x, t) = U(x + vt)$  care satisfac cele trei condiții

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

cu condiția ca  $v \geq v^*$  unde

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

Aceste soluții leagă starea de echilibru  $u = 1$  cu gena favorabilă de starea de echilibru  $u = 0$  fără o astfel de genă. Ele reprezintă unde care se propagă cu viteza  $v$  în direcția valorilor descrescătoare ale lui  $x$ . Într-adevăr,  $u(x - vT, t + T) = u(x, t)$ : partea de undă care se afla în poziția  $x$  la momentul  $t$  se deplasează în poziția  $x - vT$  la momentul  $t + T$ .

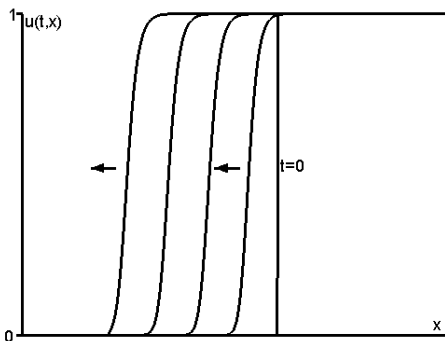


Figura 20.1: Propagarea de la dreapta la stânga a unei gene favorabile cu viteza  $v^*$ . Frecvența genei  $u(t, x)$  la  $t = 0$  este o funcție în treaptă.

Într-adevăr, punând  $z = x + vt$ , Fisher a observat că dacă  $u(x, t) = U(z)$ , atunci  $\frac{\partial u}{\partial t} = vU'(z)$ ,  $\frac{\partial u}{\partial x} = U'(z)$  și  $\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = U''(z)$ . Dacă  $u$  este o soluție a ecuației (20.1), atunci

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

Atunci când  $u$  este apropiat de 0, adică atunci când  $z \rightarrow -\infty$ , Fisher se

așteaptă ca  $U(z) \rightarrow 0$  și  $U'(z) \rightarrow 0$ . Numind  $k$  limita lui  $U'(z)/U(z)$  atunci când  $z \rightarrow -\infty$ , știm din regula lui L'Hôpital că  $U''(z)/U'(z)$  tinde de asemenea la  $k$ . Prin urmare,

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

tinde la  $k^2$ . Împărțind ecuația (20.2) cu  $U(z)$  și lăsând ca  $z$  să tindă la  $-\infty$ , ajungem la o ecuație de ordinul doi

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

Dar  $k$  trebuie să fie un număr real. Deci discriminantul acestei ecuații trebuie să fie pozitiv:  $v^2 - 4aD \geq 0$ , sau  $v \geq 2\sqrt{aD} = v^*$ . Prin urmare,  $v \geq v^*$  este o condiție necesară pentru existența unei unde care se propagă cu viteza  $v$ . Este, de asemenea, o condiție suficientă, după cum se explică mai jos.

Fisher a observat că numai unda care se propagă exact cu viteza  $v^*$  este selectată pentru o clasă mare de condiții inițiale, de exemplu, pentru funcția în treaptă:  $u(x, 0) = 0$  pentru  $x < 0$ ,  $u(x, 0) = 1$  pentru  $x \geq 0$ . Figura 20.1 arată cum această condiție inițială discontinuă se transformă progresiv într-o undă lină care se propagă în direcția de descreștere a lui  $x$  cu viteza  $v^*$ .

În același an 1937, și independent de lucrările lui Fisher, Andrei Nikolae-vici Kolmogorov, Ivan Gheorghievici Petrovski și Nikolai Semenovici Piskunov au studiat aceeași problemă de propagare a unei gene dominante.

Kolmogorov s-a născut în 1903 în Tambov, Rusia. În timpul studiilor sale de matematică la Universitatea de Stat din Moscova, a realizat lucrări importante privind seriile trigonometrice. A devenit cercetător la Institutul de Matematică și Mecanică în 1929 și profesor universitar în 1931. A lucrat în domeniul proceselor stocastice și al legăturii acestora cu ecuațiile diferențiale și cu derivate parțiale. În 1933 a publicat un tratat care pune bazele moderne ale teoriei probabilităților. Domeniile sale de cercetare au inclus topologia, teoria aproximațiilor, lanțurile Markov, mișcarea browniană și, de asemenea, aplicații la probleme biologice. În 1935 a publicat un articol despre genetică, în care a discutat rezultatele lui Hardy, Fisher și Wright. În 1936 a publicat un articol despre o generalizare a sistemului Lotka-Volterra.

Petrovski s-a născut în 1901 la Sevsk. De asemenea, a studiat matematică la Universitatea de Stat din Moscova, unde a devenit profesor în 1933. A lucrat în principal în domeniul teoriei ecuațiilor cu derivate parțiale și al topologiei curbilor algebrice reale, dar a scris și câteva articole despre ecuațiile diferențiale ordinare și despre teoria probabilităților. Piskunov, care s-a năs-



Figura 20.2: Kolmogorov (1903–1987) și Petrovski (1901–1973)

cut în 1908, a fost deasemenea student la matematică la Universitatea de Stat din Moscova.

În anii 1930, Kolmogorov a avut contacte cu A. S. Serebrovski, un pionier al geneticii populațiilor din Moscova. Pe atunci devenea din ce în ce mai periculoasă apărarea geneticii mendeliene în URSS din cauza ascensiunii lui Lâsenko, un agronom care reușise să-l convingă pe Stalin că genetica mendeliană era o simplă „pseudostiință burgheză”. Al șaptelea Congres internațional de genetică, programat inițial pentru 1937 la Moscova, a fost anulat. Mulți geneticieni sovietici au fost executați sau trimiși în lagăre de muncă.

În articolul lor din 1937, intitulat *Un studiu al ecuației de difuzie cu creșterea cantității de substanță și aplicarea sa la o problemă biologică*, publicat în *Buletinul Universității de Stat din Moscova*, Kolmogorov, Petrovski și Piskunov au folosit totuși un model matematic bazat pe genetica mendeliană. Modelul lor era o ecuație cu derivate parțiale de forma

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

unde  $u(x, t)$  este din nou frecvența genei favorabile în punctul  $x$  și în timpul  $t$ . Se presupune că funcția  $f(u)$  satisface mai multe condiții:  $f(0) = f(1) = 0$ ,  $f(u) > 0$  dacă  $0 < u < 1$ ,  $f'(0) > 0$  și  $f'(u) < f'(0)$  dacă  $0 < u \leq 1$ . Autorii au arătat un rezultat analog cu cel al lui Fisher, dar cu o demonstrație mai riguroasă: dacă condiția inițială este astfel încât  $0 \leq u(x, 0) \leq 1$ ,  $u(x, 0) = 0$  pentru tot  $x < x_1$  și  $u(x, 0) = 1$  pentru tot  $x > x_2 \geq x_1$ , atunci gena se propagă cu viteza  $v^* = 2\sqrt{f'(0)D}$ .

Căutarea unei soluții  $u(x, t) = U(z)$  unde  $z = x + vt$  conduce la generalizarea evidentă a ecuației (20.2)

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

Această ecuație diferențială de ordinul al doilea poate fi rescrisă ca un sistem de ecuații diferențiale de ordinul întâi

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

Reamintim că  $U(z)$  trebuie să fie astfel încât  $U(z) \rightarrow 0$  când  $z \rightarrow -\infty$  și  $U(z) \rightarrow 1$  când  $z \rightarrow +\infty$ . În apropierea stării de echilibru ( $U = 0, p = 0$ ) a sistemului (20.4), avem  $f(U) \approx f'(0)U$ . Astfel, (20.4) poate fi aproximat prin sistemul liniar

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

Căutând soluții exponențiale de forma  $U(z) = U_0 e^{kz}$  și  $p(z) = p_0 e^{kz}$  se obține ecuația caracteristică

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

ca în articolul lui Fisher. Din nou  $k$  trebuie să fie real (altfel  $u$  ar oscila și ar lua valori negative). Astfel,  $v \geq 2\sqrt{f'(0)D} = v^*$ . Cele două rădăcini pentru  $k$  sunt atunci reale și pozitive. Dacă  $v > v^*$ , cele două rădăcini sunt diferite, iar starea de echilibru ( $U = 0, p = 0$ ) este un nod instabil. Dacă  $v = v^*$ , cele două rădăcini sunt identice și ( $U = 0, p = 0$ ) este un nod degenerat instabil, așa cum se arată în Fig. 20.3. În mod similar, sistemul (20.4) în apropierea stării de echilibru ( $U = 1, p = 0$ ) conduce la sistemul liniar

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

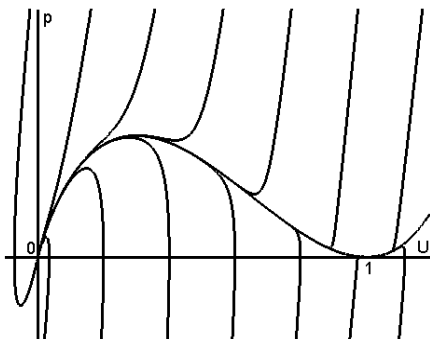
și la ecuația caracteristică  $Dk^2 - vk + f'(1) = 0$ . Discriminantul este  $v^2 - 4Df'(1) \geq 0$ , deoarece  $f'(1) \leq 0$ . Dacă  $f'(1) < 0$ , există două rădăcini reale de semn opus și ( $U = 1, p = 0$ ) este un punct șa. Dacă  $f'(1) = 0$ , o rădăcină este zero și cealaltă este pozitivă (vezi Fig. 20.3). O analiză detaliată arată, de fapt, că pentru toți  $v \geq 2\sqrt{f'(0)D}$  există

o singură curbă integrală care unește cele două stări de echilibru ( $U = 0, p = 0$ ) și ( $U = 1, p = 0$ ), ca în cazul special din Fig. 20.3.

Kolmogorov, Petrovski și Piskunov au continuat să demonstreze riguros că ecuația cu derivate parțiale (20.3) are o soluție unică  $u(x, t)$  care satisface condiția inițială, că această soluție este astfel încât  $0 < u(x, t) \leq 1$  pentru toți  $x$  și  $t > 0$ , că  $u(x, t)$  rămâne o funcție crescătoare de  $x$  dacă este astfel la  $t = 0$  și, în sfârșit, că  $u(x, t)$  converge într-adevăr spre un profil de undă care se propagă cu viteza  $v^*$ . Dovezile sunt prea lungi pentru a fi rezumate aici.

Observați că funcția  $f(u) = au(1 - u)$  folosită de Fisher satisface toate aceste condiții cu  $f'(0) = a$ . Inspirați de ecuația (14.5), Kolmogorov, Petrovski și Piskunov au considerat funcția  $f(u) = au(1 - u)^2$ , care satisface aceleași condiții și dă aceeași viteză de propagare.

Figura 20.3: Diagrama  $(U, p)$  care prezintă unele curbe integrale ale sistemului (20.5) și în special curba unică care unește  $(U = 1, p = 0)$  cu  $(U = 0, p = 0)$ , care este cea care dă forma undei care se propagă. Aici,  $f(u) = au(1 - u)^2$ ,  $a = 1$ ,  $D = 1$  și  $v = v^* = 2$ .



Articolele lui Fisher și ale lui Kolmogorov, Petrovski și Piskunov au fost punctul de plecare pentru construirea a numeroase modele matematice cu difuzie geografică în genetică, ecologie și epidemiologie. Aceste modele sunt cunoscute sub numele de „sisteme de reacție-difuzie”.

În ceea ce-l privește pe Kolmogorov, începând din 1938, el a studiat și problema extincției numelor de familie, luată în considerare de Bienaymé, Galton, Watson, Fisher, Haldane, Erlang și Steffensen: el a numit procesul stocastic comun tuturor acestor lucrări „proces de ramificare”. În 1939 a devenit membru al Academiei de Științe a URSS. Ulterior, a adus contribuții importante la problema turbulenței în mecanica fluidelor (1941), la teoria sistemelor dinamice legate de mecanica cerească (1953) și la teoria informației

(începând cu 1956). De asemenea, a contribuit la redactarea unei enciclopedii și a unor manuale de liceu și universitare, a ajutat la înființarea unui liceu experimental și a editat o revistă de popularizare a științei. A primit numeroase premii internaționale (inclusiv premiul Balzan în 1963 și premiul Wolf în 1980) și a murit la Moscova în 1987.

Petrovski a devenit decan al Facultății de Mecanică și Matematică a Universității de Stat din Moscova în 1940. A fost rector al universității din 1951 până la moartea sa, în 1973. A fost membru cu drepturi depline al Academiei de Științe a URSS din 1946 și președinte al Congresului Internațional al Matematicienilor care a avut loc la Moscova în 1966. De asemenea, a scris manuale de ecuații diferențiale ordinare, ecuații cu derivate parțiale și ecuații integrale. Piskunov a devenit profesor la o academie militară. Manualul său de calcul diferențial și integral a fost folosit de multe universități tehnice. A murit în 1977.

### Lecturi suplimentare

1. Fisher, R.A.: The wave of advance of advantageous genes. *Ann. Eugen.* 7, 355–369 (1937) [digital.library.adelaide.edu.au](http://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](http://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)



## Capitolul 21

### Matricea Leslie (1945)

În 1945, ecologistul britanic P. H. Leslie a analizat un model matricial pentru o populație de rozătoare structurată pe vârste, adaptând astfel lucrările lui Lotka la un cadru de timp discret. El a subliniat faptul că rata de creștere corespunde unei valori proprii, iar structura stabilă de vârstă unui vector propriu. De asemenea, a estimat numeric rata netă de reproducere,  $R_0$ , pentru șobolanul cenușiu.

Patrick Holt Leslie s-a născut în 1900 lângă Edinburgh, în Scoția. A studiat la *Christ Church College* al Universității Oxford și a obținut în 1921 o diplomă de licență în fiziologie. Însă nu și-a putut finaliza studiile de medicină din cauza unor probleme de sănătate. După câțiva ani în care a lucrat ca asistent de bacteriologie în cadrul departamentului de patologie, s-a orientat spre statistică și s-a alăturat, în 1935, Biroului pentru populația animală, un nou centru de cercetare înființat de Charles Elton. Scopul acestui centru era de a studia fluctuațiile populațiilor de animale prin studii de teren și experimente de laborator. Cele mai multe cercetări au fost efectuate asupra rozătoarelor: analiza ciclurilor iepurelui și ale prădătorului său, linxul, folosind arhivele Companiei Golfului Hudson din Canada, urmărirea expansiunii teritoriale a verveței gri în detrimentul verveței roșii din Anglia, colectarea de date despre rozătoarele din apropiere de Oxford și așa mai departe. Leslie a aplicat la datele despre rozătoare metodele dezvoltate de Lotka pentru demografia umană. În timpul celui de-al Doilea Război Mondial, cercetările centrului s-au concentrat asupra metodelor de control al șobolanilor și șoarecilor din silozuri.

În 1945, Leslie a publicat cel mai faimos articol al său în *Biometrika*, o revistă care fusese fondată de Galton, Pearson și Weldon în 1901. Articolul era intitulat *Despre utilizarea matricelor în anumite matematici ale populației*. Leslie a analizat un model de creștere a numărului de femele într-o populație de animale, de exemplu o populație de șobolani (dar ar putea fi vorba și de oameni). Populația este împărțită în  $K + 1$  grupe de vârstă:  $P_{k,n}$  este numărul de femele în vârstă de  $k$  la momentul  $n$  ( $k = 0, 1, \dots, K; n = 0, 1, \dots$ ). Numim  $f_k$  fertilitatea la vârsta  $k$  sau, mai exact, numărul de fiice născute pe femelă între momentul  $n$  și momentul  $n + 1$ . Atunci  $K$  este vârsta maximă cu fertili-



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

tate diferită de zero ( $f_k > 0$ ). Numim  $s_k$  probabilitatea ca un animal cu vârsta  $k$  să supraviețuiască cel puțin până la vârsta  $k + 1$ . Atunci structura pe vârste a populației este dată de următorul set de ecuații:

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

Toate numerele  $f_k$  sunt nenegative, în timp ce  $s_k$  satisface condiția  $0 < s_k < 1$ . La sfârșitul secolului al XIX-lea și începutul secolului al XX-lea, matematicienii luaseră obiceiul de a scrie astfel de sisteme de ecuații sub forma prescurtată<sup>1</sup>

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

unde  $P_n$  este vectorul coloană  $(P_{0,n}, \dots, P_{K,n})$  și  $M$  este matricea pătrată (adică tabelul de numere cu  $K + 1$  rânduri și  $K + 1$  coloane)

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

Pentru a înțelege comportamentul sistemului (21.1) în funcție de timp, Leslie a căutat o soluție  $P_n = r^n V$  care să crească sau să scadă în mod geometric.

<sup>1</sup>Ceea ce înseamnă că  $P_{k,n+1} = M_{k,0} P_{0,n} + M_{k,1} P_{1,n} + \dots + M_{k,K} P_{K,n}$  pentru toate  $k$ .

Numărul  $r$  și vectorul  $V$  trebuie să satisfacă următoarele cerințe

$$MV = rV. \quad (21.2)$$

În acest caz,  $r$  se numește o valoare proprie și  $V$  un vector propriu al matricii  $M$ . Cu alte cuvinte, problema este de a găsi distribuția vârstei  $V$  care, la fiecare pas de timp, este multiplicată cu o constantă  $r$ . Conform terminologiei lui Lotka, astfel de distribuții se numesc stabile. Revenind la notații mai uzuale, ecuația (21.2) poate fi rescrisă sub forma

$$\begin{cases} f_0 V_0 + f_1 V_1 + \dots + f_K V_K = rV_0, \\ s_0 V_0 = rV_1, \quad s_1 V_1 = rV_2, \quad \dots, \quad s_{K-1} V_{K-1} = rV_K. \end{cases}$$

Din ultimele  $K$  ecuații rezultă că

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

Înlocuind acestea în prima ecuație, simplificând cu  $V_0$  și înmulțind cu  $r^K$ , Leslie a obținut ecuația caracteristică

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

Aceasta este o ecuație polinomială în  $r$  de gradul  $K+1$ . Deci, există  $K+1$  rădăcini reale sau complexe  $r_1, \dots, r_{K+1}$ . Mai mult, Leslie a observat (folosind regula semnelui lui Descartes pentru polinoame) că există doar o singură rădăcină reală pozitivă. Să o denumim  $r_1$ .

Leslie a sugerat, de asemenea, că, în cele mai multe condiții realiste din punct de vedere biologic (care pot fi precizate cu ajutorul teoriei lui Perron și Frobenius pentru matrici nenegative), valoarea proprie  $r_1$  este strict mai mare decât modulul tuturor celorlalte valori proprii reale sau complexe (notate  $r_2, \dots, r_{K+1}$ ). În plus, toate rădăcinile lui (21.3) sunt de obicei diferite. Pentru fiecare valoare proprie  $r_i$ , se poate găsi un vector propriu asociat. Fie  $Q$  matricea pătrată de dimensiune  $K+1$  ale cărei  $K+1$  coloane conțin vectorii proprii asociați cu  $r_1, \dots, r_{K+1}$ . Atunci  $MQ = QD$ , unde  $D$  este matricea diagonală  $[r_1, \dots, r_{K+1}]$ . Deci  $M = QDQ^{-1}$  și

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

Se observă că  $D^n$  este matricea diagonală  $[(r_1)^n, \dots, (r_{K+1})^n]$  și că

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

când  $n \rightarrow +\infty$ , deoarece  $r_1 > |r_i|$  pentru  $i \neq 1$ . Prin urmare,  $P_n/(r_1)^n$  converge spre  $Q \mathcal{D} Q^{-1} P_0$ .

Fiecare componentă a vectorului structurii de vârstă  $P_n$  crește sau descrește ca  $(r_1)^n$ . Dacă  $r_1 > 1$ , atunci populația crește exponențial. Dacă  $r_1 < 1$ , atunci scade exponențial. Din ecuația (21.3) se poate arăta cu ușurință că  $r_1 > 1$  dacă și numai dacă parametrul  $\mathcal{R}_0$ , definit prin

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

este strict mai mare decât 1. Observați că  $s_0 s_1 \cdots s_{k-1}$  este probabilitatea de a supraviețui până cel puțin la vârsta  $k$ . Astfel, parametrul  $\mathcal{R}_0$  este numărul mediu de fiice născute de o femelă de-a lungul vieții sale și este analog cu formulele (10.2), (12.2) și (16.9). Modelul de față este un fel de analog în timp discret al lucrării lui Lotka (a se vedea capitolul 10) și o generalizare, care include fertilitatea în funcție de vârstă, a lucrării lui Euler (a se vedea capitolul 3).

Leslie și-a ilustrat metoda folosind datele publicate de un coleg american cu privire la coeficienții de fertilitate și de supraviețuire  $f_k$  și  $s_k$  pentru sobolanul cenușiu. După câteva operații statistice pentru a completa datele într-un mod rezonabil, el a obținut  $\mathcal{R}_0 \approx 26$ .

Formularea matricială a lui Leslie a problemelor de dinamică a populațiilor este acum folosită de mulți biologi. Calculele sunt mult simplificate de computerele moderne și de programele științifice care pot calcula valorile și vectorii proprii ai oricărei matrice. Se poate calcula cu ușurință atât parametrul  $\mathcal{R}_0$ , cât și rata de creștere  $r_1$ .

După cel de-al Doilea Război Mondial, Leslie a folosit metoda sa pentru a calcula rata de creștere a altor specii de animale: păsări, gândaci etc. De asemenea, a lucrat la modelele stocastice, la modele de concurență între specii și la analiza datelor de captură și recapturare. S-a pensionat în 1967. În același an, după ce Charles Elton s-a pensionat și el, Biroul pentru Populația Animală a încetat să mai existe ca centru de cercetare independent și a devenit parte a Departamentului de Zoologie al Universității din Oxford. Leslie a murit în 1972.

## Lecturi suplimentare

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)

## Capitolul 22

### Percolarea și epidemiile (1957)

În 1957, Hammersley și Broadbent au analizat propagarea unui „fluid” într-o rețea pătrată regulată infinită, în care două noduri vecine sunt conectate cu o anumită probabilitate. Printre exemplele posibile, ei au menționat propagarea unei epidemii într-o livadă. Aceștia au arătat că există o probabilitate critică sub care nu se poate produce nicio epidemie mare și peste care epidemiile mari apar cu o probabilitate pozitivă. Articolul lor a fost punctul de plecare al teoriei percolației.

John Michael Hammersley s-a născut în 1920 în Scoția, unde tatăl său lucra pentru o companie americană care exporta oțel. A început să studieze la *Emmanuel College* al Universității Cambridge, dar a fost nevoit să se înroleze în armată în 1940. A lucrat la îmbunătățirea calculului pentru artilerie. După terminarea studiilor, în 1948, a devenit asistent la Universitatea Oxford, în grupul care lucra la proiectarea și analiza experimentelor. În 1955, s-a alăturat *Atomic Energy Research Establishment* din Harwell, lângă Oxford.



Figura 22.1:  
Hammersley (1920–2004)

Simon Ralph Broadbent s-a născut în 1928. A studiat ingineria la Cambridge, matematica la *Magdalen College* din Oxford (unde a scris și poezii) și a început un doctorat în statistică la *Imperial College* din Londra cu tema *Unele teste de îndepărtare de la dispersia uniformă*. În timpul doctoratului său a primit sprijin din partea Asociației britanice de cercetare a utilizării cărbunelui pentru a investiga probleme statistice care ar putea fi legate de producția de cărbune.

În 1954, la *Royal Statistical Society* din Londra, a avut loc un simpozion privind metodele Monte Carlo, sponsorizat de *Atomic Energy Research Establishment*. Aceste metode, inițiate în anii 1940 de John von Neumann, Stanisław Ulam și Nicholas Metropolis la Laboratorul Los Alamos, utilizează simulări stocastice pe calculator pentru a estima cantități matematice necunoscute. Hammersley a prezentat la simpozionul de la Londra o lucrare pe care o pregătise în colaborare cu Morton, un coleg de la Harwell. Lucrarea a fost, de asemenea, publicată în *Journal of the Royal Statistical Society*. În timpul discuției care a urmat prezentării de la simpozion, Broadbent a menționat o problemă interesantă care ar putea fi studiată folosind o anumită metodă Monte Carlo: dată fiind o rețea regulată de pori în două sau trei dimensiuni, astfel încât doi pori vecini sunt conectați cu o probabilitate  $p$ , ce proporție din rețea ar fi umplută de un gaz dacă acesta ar fi introdus prin unul dintre acești pori? Broadbent se gândea, de fapt, la proiectarea măștilor de gaze pentru minerii de cărbune și, în special, la dimensiunea porilor necesară pentru funcționarea lor.

Hammersley a început apoi să lucreze cu Broadbent la această problemă a măștilor de gaze. Ei și-au dat seama că aceasta era doar un prototip al unei familii de probleme care nu fusese încă studiată: propagarea deterministă a unui „fluid” (sensul depinde de context) într-un mediu aleator. Hammersley a numit-o „percolare”, prin analogie cu ceea ce se întâmplă într-un ibric de cafea. La *Atomic Energy Research Establishment*, Hammersley a avut, de asemenea, acces la unele dintre cele mai puternice computere ale timpului său pentru a testa metodele Monte Carlo pe probleme de percolație.

În 1957, Broadbent și Hammersley au publicat în sfârșit primul articol privind teoria matematică a percolației. Printre exemplele luate în considerare de aceștia, unul dintre ele era un model de dinamică a populației, și anume propagarea unei epidemii într-o livadă. Se presupune că arborii unei livezi foarte mari sunt plasați în nodurile unei rețele pătrate. Fiecare dintre cei patru copaci cei mai apropiați de un anumit copac infectat are o probabilitate  $p$  de a fi și el infectat. Întrebarea este dacă un număr mare de pomi vor fi infectați sau dacă epidemia va rămâne localizată. Acest lucru depinde, bineînțeles, de probabilitatea  $p$ , care, la rândul ei, este legată de distanța care separă arborii, adică de pasul rețelei.

Broadbent și Hammersley au analizat cazul limită în care livada este infinită și acoperă întregul plan, cu un singur copac infectat la început. Fie  $f(p)$  probabilitatea ca un număr infinit de pomi să fie infectați din această sursă. Ne așteptăm ca  $f(p)$  să fie o funcție crescătoare de  $p$  cu  $f(0) = 0$  și  $f(1) = 1$ . Principalul lor rezultat a fost că există o probabilitate critică  $p^*$ ,  $0 < p^* < 1$ , astfel încât:

- dacă  $p < p^*$ , atunci  $f(p) = 0$ , deci numai un număr finit de arbori sunt infectați;
- dacă  $p > p^*$ , atunci  $f(p) > 0$  și un număr infinit de arbori pot fi infectați.

Demonstrația implică o comparație cu numărul de diferite „trasee de autoevitare” în plan pornind de la sursa de infecție. Aceste trasee trec printr-un anumit număr de arbori vecini (reamintim că fiecare arbore are patru vecini) fără a vizita niciun arbore mai mult de o dată. Un traseu de autoevitare cu  $n$  pași este o cale de infecție cu o probabilitate  $p^n$ , deoarece infecția poate fi transmisă de la fiecare arbore vizitat la următorul cu o probabilitate  $p$ . Fie acum  $q(j, n)$  probabilitatea ca, printre toate traseele de autoevitare cu  $n$  pași, să existe exact  $j$  astfel de trasee care sunt căi de infecție. Dacă există un număr infinit de arbori infectați, atunci pentru orice număr întreg  $n$  există cel puțin un traseu de autoevitare cu  $n$  pași care este un traseu de infectare. Deci

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

pentru toți  $n$ . Dar  $\sum_{j=1}^{+\infty} j q(j, n)$  este numărul așteptat de trasee autoevitante cu  $n$  pașicare sunt căi de infecție. Acest număr este egal cu  $p^n s(n)$ , unde  $s(n)$  este numărul total al drumurilor de autoevitare cu  $n$  pași. Hammersley a putut arăta într-o lucrare complementară că  $s(n)$  crește ca  $e^{\kappa n}$  pentru  $n \rightarrow +\infty$ , unde  $\kappa$  se numește constanta de conectivitate. Dacă  $p < e^{-\kappa}$ , atunci  $p^n s(n)$  tinde la 0 pentru  $n \rightarrow +\infty$  și  $f(p) = 0$ . Astfel,  $p^* \geq e^{-\kappa} > 0$ .

Prin urmare, în practică, este mai bine ca arborii să nu fie prea apropiați pentru a menține  $p$  sub  $p^*$  în cazul unei epidemii. Dar cu cât copacii sunt mai apropiați, cu atât producția la hectar este mai mare. Trebuie să se găsească un compromis.

După cum au observat Broadbent și Hammersley, există o anumită asemănare între existența unei probabilități critice în procesele de percolație și existența unui prag în procesele de ramificare (vezi capitolul 7).

Se poate încerca o estimare numerică a probabilității critice  $p^*$ . În acest scop, se fixează o valoare pentru  $p$  și se aproximează rețeaua infinită printr-o rețea pătrată finită de dimensiune  $N \times N$  cu  $N$  suficient de mare. Să presupunem, de exemplu, că arborele din mijlocul rețelei este infectat. Cu ajutorul unui calculator, se poate alege la întâmplare ce arbori pot infecta alți arbori.

Figura 22.2 prezintă căile de infectare alese aleatoriu, folosind marginile ca într-un graf. În figura 22.2a,  $p$  este mai mic decât  $p^*$ . În figura 22.2b,  $p$  este mai mare decât  $p^*$ . Se pot determina cu ușurință arborii care pot fi infectați, și anume cei la care se poate ajunge printr-un traseu de muchii care pornește de la arborele infectat din centru. Aceștia sunt marcați cu mici pătrate negre în figuri.

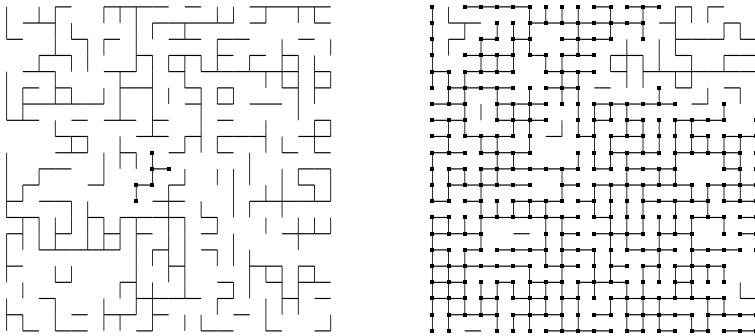


Figura 22.2: (a) Percolarea cu  $p = 0,4$ . (b) Percolarea cu  $p = 0,55$ .

Se poate verifica apoi dacă epidemia a atins cel puțin granița rețelei  $N \times N$ . Dacă este așa și dacă  $N$  este suficient de mare, se poate considera că numărul de arbori infectați este „aproape infinit”. Repetând acest tip de simulare de mai multe ori, se poate găsi o valoare aproximativă a probabilității  $f(p)$  ca numărul de arbori infectați să fie infinit (aceasta este metoda Monte Carlo). În cele din urmă, lăsând  $p$  să varieze între 0 și 1, se poate obține o aproximare a pragului  $p^*$ , care este cea mai mică valoare astfel încât  $f(p) > 0$  dacă  $p > p^*$ .

Articolul lui Broadbent și Hammersley conținea doar dovada existenței pragului  $p^*$ . În anii următori, Hammersley a continuat să dezvolte teoria matematică a percolației, în timp ce Broadbent s-a orientat spre alte subiecte. Odată cu dezvoltarea calculatoarelor în anii 1970, a devenit mai ușor să se efectueze simulările descrise mai sus (figura 22.3). S-a conchis atunci că  $p^* = 1/2$ . Acest rezultat a fost în cele din urmă demonstrat în 1980 de Harry Kesten de la Universitatea Cornell.

Între 1959 și 1969, Hammersley a lucrat pentru Institutul de Economie și Statistică al Universității Oxford. A devenit membru al *Trinity College*. În



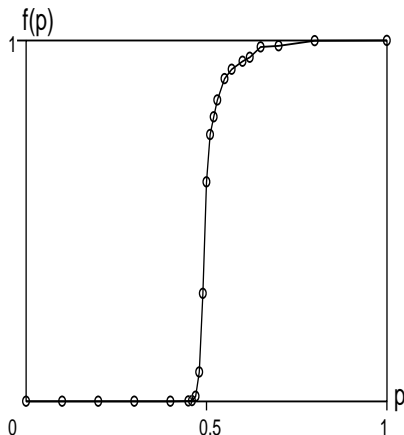


Figura 22.3: Probabilitatea  $f(p)$  ca un număr infinit de arbori să fie infectați în funcție de  $p$ . Curba este obținută prin rularea a 1.000 de simulări pe o rețea de  $200 \times 200$ .

1964 a publicat, în colaborare cu David Handscomb, o carte intitulată *Metode Monte Carlo*. A fost ales membru al *Royal Society* în 1976. S-a pensionat în 1987, dar a continuat să viziteze Centrul de Matematică Industrială și Aplicată din Oxford. A murit în 2004.

Broadbent și-a obținut doctoratul la *Imperial College* în 1957. Și-a găsit un loc de muncă într-o companie industrială, *United Glass Bottle Manufacturers*. După zece ani în industrie, a început să lucreze la o agenție de știri, *London Press Exchange*, care făcea studii științifice asupra cititorilor. Agenția a fost cumpărată în 1969 de *Leo Burnett*, o companie americană de publicitate. Broadbent a lucrat la modul de măsurare a eficienței publicității și a publicat mai multe cărți pe această temă: *Cheltuirea banilor pentru publicitate* (1975), *Buget de publicitate* (1989), *Publicitate responsabilă*. (1997) și *Când să faceți publicitate* (1999). În 1980, a contribuit la înființarea Premiilor pentru eficiența publicității. A petrecut mai mulți ani la sediul central al *Leo Burnett* din Chicago, în calitate de director al economiei mărcilor. De asemenea, și-a condus propria firmă de consultanță, *BrandCon Limited*. A murit în 2002.

### Lecturi suplimentare

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/](http://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)

## Capitolul 23

### Teoria jocurilor și evoluția (1973)

În 1973, Maynard Smith și Price au publicat un articol în care analizau de ce animalele evită să își folosească cele mai periculoase arme în conflictele intraspecifice. Modelul lor folosea teoria jocurilor și a fost unul dintre cele care au lansat aplicarea acestei teorii matematice la problemele evoluționiste.

John Maynard Smith s-a născut la Londra în 1920. Tatăl său, care era chirurg, a murit când el avea opt ani. Maynard Smith a studiat la Colegiul Eton și s-a orientat spre studii de inginerie la *Trinity College*, Universitatea Cambridge. A fost apoi membru al Partidului Comunist din Marea Britanie. În 1939, când a izbucnit războiul, a încercat să se înroleze voluntar în armată, dar a fost respins din cauza vederii sale slabe. Și-a terminat studiile de inginerie și a lucrat timp de câțiva ani la proiectarea de avioane militare. În cele din urmă a decis să se orienteze spre biologie, studiind genetica la *University College* din Londra, avându-l ca îndrumător pe Haldane. A devenit lector de zoologie în 1952. A părăsit Partidul Comunist după evenimentele din 1956 din Ungaria. Prima sa carte, intitulată *Teoria evoluției*, a fost publicată în 1958. În 1965 a devenit profesor de biologie la nou înființata Universitate din Sussex. A publicat apoi alte două cărți: *Idei matematice în biologie* (1968) și *Despre evoluție* (1972).

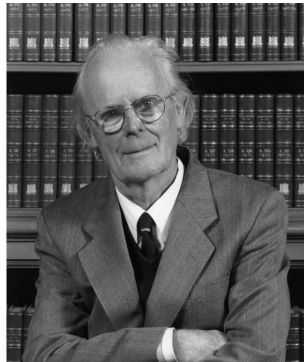


Figura 23.1:  
Maynard Smith (1920–2004)

George R. Price s-a născut în 1922 în SUA. A studiat chimia la Universitatea din Chicago, obținând doctoratul în 1946, după ce a lucrat la Proiectul Manhattan, la construirea bombei atomice. În 1950 a devenit cercetător asociat în medicină la Universitatea din Minnesota. Ulterior, a lucrat ca jurnalist independent pentru diverse reviste, înainte de a se întoarce la cercetare la IBM. În 1967, după ce a fost tratat de cancer tiroidian, s-a stabilit în Anglia și s-a orientat spre studiul unui subiect complet diferit: biologia evoluționistă. Din 1968 a lucrat la Londra, la Laboratorul Galton de la *University College*. Prima sa lucrare în acest nou domeniu, „Selecție și covarianță”, a fost publicată cu ajutorul lui W. D. Hamilton într-un număr din 1970 al revistei *Nature* și conținea ceea ce astăzi se numește ecuația lui Price.

De asemenea, Price a mai trimis un alt articol la *Nature*, de data aceasta despre conflictele dintre animale. Dar nu avea formatul potrivit pentru această revistă. Așa că Maynard Smith, care era recenzentul, a sugerat să pregătească o versiune mai scurtă. Price a început să lucreze la altceva, în timp ce Maynard Smith a început să dezvolte pe cont propriu ideea lui Price. În cele din urmă, Maynard Smith și Price au publicat un articol comun intitulat *Logica conflictului între animale*, pe care *Nature* l-a publicat în 1973. Articolul a adus o contribuție interesantă la utilizarea teoriei jocurilor în biologia evoluționistă. Înainte de aceasta, teoria jocurilor fusese dezvoltată în principal pentru economie și politică, în special după cartea din 1944 a lui John von Neumann și Oskar Morgenstern intitulată *Teoria jocurilor și comportamentului economic*. Punctul de plecare al lui Maynard Smith și Price a fost următoarea întrebare: cum se face că, în conflictele dintre animalele din aceeași specie, „armele” de care dispun (coarne, gheare, venin etc.) sunt rareori folosite pentru a ucide? În conformitate cu ideile lui Darwin privind lupta pentru viață, animalele mai agresive ar trebui să câștige mai multe lupte și să aibă un număr mai mare de urmași, ceea ce duce la o escaladare a utilizării „armelor”. Observați că aceasta era perioada Războiului Rece, astfel încât subiectul avea și o tentă politică.

Maynard Smith și Price au imaginat o secvență de jocuri în care două animale pot intra în competiție pentru o resursă, de exemplu un teritoriu într-un habitat favorabil. În prezentarea simplificată pe care Maynard Smith avea să o folosească în cartea sa din 1982, *Evoluția și teoria jocurilor*, fiecare animal adoptă fie „strategia șoimului”, fie „strategia porumbiței”. În cele ce urmează vom vorbi pur și simplu despre șoimi și porumbei, dar ne referim la strategiile adoptate de animale din aceeași specie. Fie  $V > 0$  valoarea resursei, ceea ce înseamnă că, dacă  $\mathcal{R}_0$  este numărul mediu normal de urmași ai unui animal, câștigătorul competiției are în medie  $\mathcal{R}_0 + V$  urmași.

Dacă un șoim întâlnește un alt șoim, aceștia se luptă pentru resursă: câști-

gătorul obține resursa de valoare  $V$ , iar învinsul suferă un „cost”  $C > 0$ . Fiecare dintre cei doi șoimi are o probabilitate egală cu  $1/2$  de a câștiga competiția și aceeași probabilitate de a pierde. Câștigul așteptat în urma unei lupte între doi șoimi este deci  $\frac{1}{2}(V - C)$  pentru cei doi concurenți. Dacă, totuși, un șoim întâlnește un porumbel, atunci șoimul obține resursa  $V$ , porumbelul scapă fără să lupte, iar costul este 0. În sfârșit, dacă doi porumbei se întâlnesc, unul dintre ei obține resursa  $V$ , celălalt scapă fără luptă și fără costuri. Fiecare dintre cei doi porumbei având aceeași probabilitate  $1/2$  de a câștiga, câștigul așteptat atunci când doi porumbei se întâlnesc este, prin urmare,  $V/2$ . Câștigurile pot fi rezumate ca în tabelul 23.1.

Tabelul 23.1: Câștigurile așteptate în jocul șoim-porumbel.

	unui șoim	unui porumbel
plata unui șoim împotriva...	$\frac{1}{2}(V - C)$	$V$
plata unui porumbel împotriva...	0	$V/2$

Mai general, ne putem imagina lupte între indivizi care pot adopta una dintre cele două strategii, numite 1 și 2, cu o matrice de câștiguri așteptate  $(G_{i,j})_{1 \leq i,j \leq 2}$ . În exemplul de mai sus, șoimii urmează strategia 1, porumbeii strategia 2,  $G_{1,1} = \frac{1}{2}(V - C)$ ,  $G_{1,2} = V$ ,  $G_{2,1} = 0$  și  $G_{2,2} = V/2$ . În articolul original din 1973, Maynard Smith și Price folosiseră deja, de fapt, simulări pe calculator pentru a testa mai mult de două strategii posibile (acestea au fost numite „șoim”, „șoarece”, „bătăuș”, „răzbunător” și „prozator-răzbunător”).

Imaginați-vă acum o populație mare de animale din aceeași specie cu o proporție  $x_n$  de șoimi și o proporție  $1 - x_n$  de porumbei în generația  $n$ . Șoimii din generația  $n$  au un număr mediu de urmași egal cu

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

În mod similar, porumbeii au un număr mediu de urmași egal cu

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

Prin urmare, numărul mediu de descendenți din întreaga populație este de

$$R(n) = x_n R_1(n) + (1 - x_n) R_2(n).$$

Lăsând la o parte posibilele subtilități datorate reproducerii sexuate, vedem că proporția de șoimi în generația următoare este

$$x_{n+1} = x_n R_1(n) / R(n). \quad (23.3)$$

Prin urmare,  $x_{n+1} > x_n$  dacă  $R_1(n) > R(n)$  și  $x_{n+1} < x_n$  dacă  $R_1(n) < R(n)$ . Există trei stări de echilibru posibile:  $x = 0$ ,  $x = 1$  și

$$x^* = \frac{G_{1,2} - G_{2,2}}{G_{2,1} - G_{1,1} + G_{1,2} - G_{2,2}}$$

cu condiția ca  $0 < x^* < 1$ . În jocul șoim-porumbel,

$$x^* = V/C < 1$$

cu condiția ca  $V < C$ .

Desigur,  $x = 0$  este evident un echilibru al (23.3). Dacă  $x \neq 0$  este un alt echilibru, atunci  $R_1 = R = xR_1 + (1-x)R_2$ . Asadar, sau  $x = 1$  sau  $R_1 = R_2$ . Ultima posibilitate este echivalentă cu

$$xG_{1,1} + (1-x)G_{1,2} = xG_{2,1} + (1-x)G_{2,2},$$

ceea ce conduce la echilibrul  $x^*$ .

Starea de echilibru  $x = 1$  corespunde unei populații cu 100 % dintre indivizi care urmează strategia 1. Această stare de echilibru este stabilă dacă nu poate fi invadată de câțiva indivizi care urmează strategia 2. Din (23.3), vedem că această condiție este echivalentă cu existența lui  $R_1(n) > R(n)$  pentru toți  $x_n$  suficient de apropiați de 1. Deoarece  $R(n) = x_n R_1(n) + (1-x_n) R_2(n)$ , condiția devine  $R_1(n) > R_2(n)$  pentru toți  $x_n$  suficient de apropiați de 1. Privind expresiile (23.1)-(23.2) ale lui  $R_1$  și  $R_2$ , ajungem la concluzia că  $x = 1$  este stabil dacă și numai dacă este îndeplinită una dintre următoarele două condiții:

- $G_{1,1} > G_{2,1}$ ;
- $G_{1,1} = G_{2,1}$  și  $G_{1,2} > G_{2,2}$ .

În acest caz, se spune că strategia 1 este o „strategie stabilă din punct de vedere evolutiv”<sup>1</sup>. În jocul șoim - porumbel, condiția  $G_{1,2} > G_{2,2}$  este întotdeauna adevărată. Astfel, strategia șoimului este stabilă din punct de vedere evolutiv dacă și numai dacă  $G_{1,1} \geq G_{2,1}$ , adică  $V \geq C$ .

<sup>1</sup>Mai exact, starea de echilibru  $x = 1$  este o „stare stabilă din punct de vedere evolutiv”. Distincția dintre stare și strategie este importantă atunci când există mai mult de două strategii.

Starea de echilibru  $x = 0$  corespunde unei populații în care toți indivizii urmează strategia 2. Această situație este simetrică față de cea anterioară dacă schimbăm indicii 1 și 2. În jocul șoim-porumbel, avem  $G_{1,2} = V > G_{2,2} = V/2$ , astfel încât starea de echilibru  $x = 0$  este întotdeauna instabilă. Introducerea unui număr mic de șoimi într-o populație de porumbei ar duce la o invazie progresivă a șoimilor.

În mod similar, se poate arăta că a treia stare staționară  $x^*$ , cu condiția ca  $0 < x^* < 1$ , este întotdeauna stabilă. În jocul șoim-porumbel,  $x^* = V/C$  corespunde unei populații mixte cu șoimi și porumbei.

În concluzie, există două cazuri în jocul șoim-porumbel. Dacă  $V \geq C$ , adică dacă valoarea resursei este mai mare decât costul posibil, atunci populația tinde spre o stare de echilibru cu șoimi dar fără porumbei, indiferent de condiția inițială  $x(0)$  cu  $0 < x(0) < 1$ . Strategia șoimului este atunci o strategie stabilă din punct de vedere evolutiv. Dacă, în schimb,  $V < C$ , atunci populația tinde spre o stare de echilibru mixt cu o proporție  $x^*$  de șoimi și o proporție  $1 - x^*$  de porumbei. Așadar, modelul oferă o explicație a faptului că indivizii cu comportamente mai puțin agresive pot supraviețui atunci când  $V < C$ . Formula  $x^* = V/C$  arată de altfel că, cu cât costul  $C$  pentru cei care pierd este mai mare, cu atât mai mică este proporția  $x^*$  de șoimi în populație. Prin urmare, speciile cu cele mai periculoase „arme” le folosesc rareori pentru lupte intraspecifice: ele preferă luptele rituale inofensive, în care animalele concurente încearcă să se impresioneze reciproc, dar evită luptele reale care ar putea provoca răni.

Articolul original din 1973 al lui Maynard Smith și Price a discutat conceptul de strategie stabilă din punct de vedere evolutiv și a folosit în principal simulări computerizate ale unor concursuri între animale, înregistrând câștigurile obținute prin diferite strategii. Abordarea care utilizează ecuații dinamice precum (23.3) a fost dezvoltată ceva mai târziu, în special de Taylor și Jonker. De atunci, numeroși autori au aplicat idei din teoria jocurilor la întrebări din domeniul biologiei evoluționiste sau, invers, au aplicat abordări dinamice evoluționiste la probleme mai clasice din teoria jocurilor. Pe lângă problemele legate de conflictele dintre animale, se pot cita, de exemplu, problemele legate de investițiile parentale sau de raportul dintre sexe (raportul dintre numărul de masculi și femele la naștere), acestea din urmă fiind studiate deja de Carl Düsing în 1884 și de Ronald Fisher în cartea sa din 1930, intitulată *Teoria genetică a selecției naturale*. Alte modele se concentrează pe aspectele dinamice ale „dilemei prizonierului” sau ale jocului „piatră-hârtie-foarfece”. De asemenea, s-a realizat că notiunea de strategie stabilă din punct de vedere evolutiv este strâns legată de conceptul de echilibru Nash din teoria jocurilor.

Price, care fusese un ateu convins, a avut o experiență mistică în 1970 și s-a convertit la credința creștină. El a renunțat la cercetare în 1974, deoarece a simțit că „genetica matematică teoretică pe care o făcea nu era foarte relevantă pentru problemele umane”. Și-a donat toate bunurile unor persoane fără adăpost și s-a sinucis câteva luni mai târziu.

Maynard Smith, în schimb, a continuat această linie de gândire și a fost ales membru al Societății Regale în 1977. A publicat numeroase cărți: *Modele în ecologie* (1974), *Evoluția sexului* (1978), *Evoluția și teoria jocurilor* (1982), *Problemele biologiei* (1986), *A avut Darwin dreptate?* (1988) și *Genetica evolutivă*. (1989). De asemenea, a publicat, în colaborare cu E. Szathmáry, *Tranziții majore în evoluție* (1995) și *Originile vieții: De la nașterea vieții la originea limbajului* (1999). S-a pensionat în 1985. În 1999 a primit premiul Crafoord în domeniul biostiințelor din partea Academiei Regale Suedeze de Științe pentru „contribuțiile sale fundamentale la dezvoltarea conceptuală a biologiei evoluționiste”. În 2003 a publicat, în colaborare cu D. Harper, *Semnale animale*. A murit la Sussex în 2004.

### Lecturi suplimentare

1. Charlesworth, B., Harvey, P.: John Maynard Smith, 6 January 1920–19 April 2004. *Biol. Mem. Fellows R. Soc.* 51, 253–265 (2005)
2. Edwards, A.W.F.: Carl Düsing (1884) on the regulation of the sex-ratio. *Theor. Pop. Biol.* 58, 255–257 (2000)
3. Frank, S.A.: George Price's contributions to evolutionary genetics. *J. Theor. Biol.* 175, 373–388 (1995)
4. Maynard Smith, J., Price, G.R.: The logic of animal conflict. *Nature* 246, 15–18 (1973)
5. Maynard Smith, J.: *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press (1982)
6. Schwartz, J.: Death of an altruist: Was the man who found the selfless gene too good for this world? *Lingua Franca* 10, 51–61 (2000) [bio.kuleuven.be/ento/pdfs/schwartz2000.pdf](http://bio.kuleuven.be/ento/pdfs/schwartz2000.pdf)
7. Sigmund, K.: John Maynard Smith and evolutionary game theory. *Theor. Pop. Biol.* 68, 7–10 (2005)
8. Taylor, P.D., Jonker, L.B.: Evolutionary stable strategies and game dynamics. *Math. Biosci.* 40, 145–156 (1978)
9. Von Neumann, J., Morgenstern, O.: *Theory of Games and Economic Behavior*. Princeton University Press (1944) [archive.org](http://archive.org)



## Capitolul 24

### Populații haotice (1974)

În 1974, Robert May, un fizician australian devenit ecologist, a studiat ecuația logistică în timp discret ca model pentru dinamica populației. El a observat că apar bifurcații neașteptate și că comportamentul asimptotic poate fi chiar haotic. Așadar, previziunile pe termen lung pot fi imposibile chiar și cu un model determinist simplu. Articolul lui May a fost unul dintre cele care au lansat „teoria haosului”.

Robert McCredie May s-a născut în 1936 în Australia. După ce a studiat fizica teoretică și a obținut un doctorat de la Universitatea din Sydney în 1959, a petrecut doi ani în departamentul de matematică aplicată de la Universitatea Harvard. Întors în Australia, a devenit profesor de fizică teoretică. În 1971, în timp ce se afla în vizită la Institutul pentru Studii Avansate din Princeton, și-a schimbat subiectul de cercetare și a început să se concentreze asupra dinamicii populațiilor animale. În 1973 a devenit profesor de zoologie la Princeton. În același an, a publicat o carte intitulată *Stabilitate și complexitate în ecosistemele model*.



Figura 24.1:  
Robert M. May (1936–2020)

În 1974, May a publicat în *Science* un articol intitulat *Populații biologice cu generații care nu se suprapun: puncte stabile, cicluri stabile și haos*, în care a arătat că modelele matematice foarte simple din dinamica populațiilor se pot comporta într-un mod haotic.

Pentru a înțelege originea acestei probleme, trebuie să ne întoarcem cu aproximativ zece ani în urmă. În 1963, Edward Lorenz, un meteorolog american care lucra la Institutul de Tehnologie din Massachusetts (M.I.T.), a ob-

servat, în timp ce făcea simulări numerice pe computerul său, că un model simplificat al atmosferei, cu doar trei ecuații diferențiale, se putea comporta într-un mod foarte surprinzător: o mică modificare a condițiilor inițiale putea schimba complet rezultatul final al unei simulări și prin urmare și previziunile meteorologice. Matematicianul Henri Poincaré, după ce a lucrat la mișcarea planetelor în sistemul solar, se gândise deja la această posibilitate la începutul secolului XX, cu mult înainte de era calculatoarelor. Însă, la începutul anilor 1970, doar câțiva cercetători începuseră să analizeze mai atent această proprietate ciudată. La Universitatea din Maryland, James Yorke se gândea la lucrările lui Lorenz și a introdus termenul „haos” în acest context. Articolul<sup>1</sup> pe care l-a scris împreună cu studentul său Tien-Yien Li, intitulat *Perioada trei implică haosul*, a apărut în 1975.

Pe de altă parte, May s-a concentrat pe modelul

$$p_{n+1} = p_n + a p_n(1 - p_n/K), \quad (24.1)$$

unde  $a$  și  $K$  sunt parametri pozitivi, iar  $p_n$  reprezintă mărimea unei populații de animale în anul  $n$ . Atunci când  $p_n$  este mic în comparație cu capacitatea de încărcare  $K$ , dinamica este apropiată de o creștere geometrică  $p_{n+1} \approx (1 + a) p_n$ . Ecuația completă este un fel de analog în timp discret al ecuației logistice introduse de Verhulst (vezi capitolul 6). Dar, spre deosebire de aceasta din urmă, May a arătat că ecuația în timp discret poate avea un comportament mult mai surprinzător, care este ușor de observat cu un simplu calculator de buzunar care face adunări și înmulțiri (figura 24.2). Maynard Smith luase deja în considerare ecuația (24.1) în cartea sa *Idei matematice în biologie* din 1968. Dar, în ciuda faptului că încercase câteva valori numerice pentru  $a$ , nu-și dăduse seama că era ceva special.

Figura 24.2, care este similară cu cea din articolul lui May din 1974, arată că populația  $p_n$  converge către o stare de echilibru atunci când  $0 < a < 2$ . Atunci când  $2 < a \leq 2,449$  (limita superioară 2,449 este o aproximație), populația  $p_n$  tinde spre un ciclu de perioadă 2. Atunci când  $2,450 \leq a \leq 2,544$ , populația  $p_n$  tinde spre un ciclu de perioadă 4. Atunci când  $2,545 \leq a \leq 2,564$ ,  $p_n$  tinde spre un ciclu de perioadă 8, etc. Intervalele parametrului  $a$  pentru care  $p_n$  tinde spre un ciclu de perioadă  $2^n$  devin mai mici pe măsură ce  $n$  crește și nu depășesc niciodată 2,570. Când  $a \geq 2,570$ ,  $p_n$  se poate comporta într-un mod „haotic”.

În 1976, May a scris o recenzie a problemei, publicată în *Nature*, intitulată *Modele matematice simple cu dinamici foarte complicate*. Acolo a adunat nu

<sup>1</sup>În mod remarcabil, un rezultat mai general a fost demonstrat de O. M. Sharkovsky în 1964, dar articolul său publicat într-o revistă ucraineană de matematică nu a fost bine cunoscut.

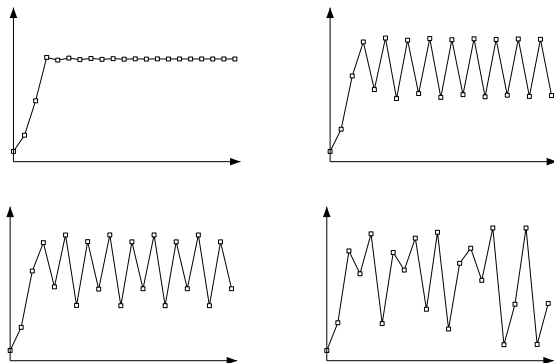


Figura 24.2: În toate cifrele:  $n$  este pe axa orizontală,  $p_n$  pe axa verticală și  $p_0 = K/10$ . Dreptele se obțin prin unirea punctelor cu coordonatele  $(n, p_n)$ . În stânga sus:  $0 < a < 2$  (stare de echilibru). În dreapta sus:  $2 < a \leq 2,449$  (ciclul perioadei 2). În stânga jos:  $2,450 \leq a \leq 2,544$  (ciclul perioadei 4). În dreapta jos:  $2,570 \leq a \leq 3$  (posibil haos).

numai propriile rezultate, ci și pe cele ale altor cercetători. În primul rând, stabilind  $x_n = \frac{a p_n}{K(1+a)}$  și  $r = 1 + a$  (astfel încât  $r > 1$ ), vedem că ecuația (24.1) poate fi rescrisă în forma mai simplă

$$x_{n+1} = r x_n (1 - x_n). \quad (24.2)$$

Pentru ca această ecuație să aibă o semnificație în dinamica populației,  $x_n$  trebuie să fie nenegativă pentru toți  $n$ . Așadar, presupunem că starea inițială  $x_0$  satisface  $0 \leq x_0 \leq 1$  și că  $r \leq 4$ . Această din urmă condiție asigură că partea dreaptă a lui (24.2) rămâne între 0 și 1. Este remarcabil faptul că cazul haotic  $r = 4$  a fost deja folosit ca generator de numere aleatoare de Stanisław Ulam și John von Neumann încă din 1947. Dacă introducem funcția  $f(x) = r x (1 - x)$ , atunci ecuația (24.2) poate fi rescrisă ca  $x_{n+1} = f(x_n)$ , iar stările de echilibru sunt soluțiile lui  $x = f(x)$ . Din punct de vedere grafic, acestea sunt intersecțiile curbelor  $y = f(x)$  și  $y = x$  (figura 24.3). Observați că  $x = 0$  este întotdeauna o stare de echilibru. Deoarece  $r > 1$ , există, de asemenea, o altă stare staționară  $x^* > 0$  astfel încât  $x^* = r x^* (1 - x^*)$ , adică  $x^* = 1 - 1/r$ .

Deoarece  $r > 1$ , starea de echilibru  $x = 0$  este instabilă. Într-adevăr, atunci când  $x_n$  este apropiat de 0, avem  $x_{n+1} \approx r x_n$ . Deci  $x_n$  tinde să se îndepărteze de 0. În ceea ce privește starea de echilibru  $x^*$ , aceasta este stabilă local numai pentru  $1 < r < 3$ .

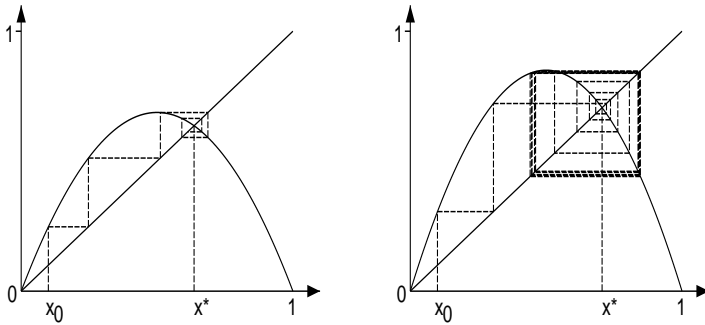


Figura 24.3: Funcția  $y = f(x) = rx(1 - x)$ , linia dreaptă  $y = x$ , starea de echilibru  $x^*$  și secvența definită de  $x_{n+1} = f(x_n)$ . (a)  $r = 2,75$ , secvența tinde spre  $x^*$ . (b)  $r = 3,4$ , starea de echilibru  $x^*$  este instabilă, iar secvența tinde spre un ciclu cu perioada 2.

Într-adevăr, setați  $y_n = x_n - x^*$ . Atunci (24.2) este echivalent cu  $y_{n+1} = (2 - r - ry_n)y_n$ . Dacă  $x_n$  este apropiat de  $x^*$ , atunci  $y_n$  este apropiat de 0 și  $y_{n+1} \approx (2 - r)y_n$ . Dar dacă  $y_{n+1} = ky_n$ , atunci  $y_n = k^n y_0$ , astfel încât  $y_n \rightarrow 0$  atunci când  $n \rightarrow +\infty$  dacă și numai dacă  $-1 < k < 1$ . Aici starea de echilibru  $x^*$  este stabilă local dacă și numai dacă  $-1 < 2 - r < 1$ , adică  $1 < r < 3$ .

Când  $1 < r < 3$ , se poate arăta că pentru toate condițiile inițiale  $0 < x_0 < 1$ , secvența  $x_n$  tinde într-adevăr spre  $x^*$  (figura 24.3a). Dar ce se întâmplă când  $3 < r \leq 4$ ? Pentru a răspunde la această întrebare, observați mai întâi că  $x_{n+2} = f(x_{n+1}) = f(f(x_n))$ . Introduceți funcția  $f_2(x) = f(f(x)) = r^2 x(1-x)[1 - rx(1-x)]$  și considerăm soluțiile ecuației  $x = f_2(x)$ , care se numesc puncte fixe ale funcției  $f_2(x)$ . Din punct de vedere grafic, acestea sunt intersecțiile curbelor  $y = f_2(x)$  și  $y = x$  (figura 24.4).

Dacă  $x = f(x)$ , atunci  $x = f(f(x)) = f_2(x)$ . Deci  $x = 0$  și  $x = x^*$  sunt, de asemenea, puncte fixe ale funcției  $f_2(x)$ . Dar când  $r > 3$ , funcția  $f_2(x)$  are alte două puncte fixe,  $x_-$  și  $x_+$ , astfel încât  $f(x_-) = x_+$  și  $f(x_+) = x_-$ .

Într-adevăr, observăm că  $f'_2(x) = f'(f(x))f'(x)$  astfel încât  $f'_2(x^*) = [f'(x^*)]^2$ . Dar  $f'(x) = r(1 - 2x)$  și  $x^* = 1 - 1/r$ . Deci  $f'(x^*) = 2 - r$  și  $f'_2(x^*) = (2 - r)^2$ . Prin urmare, panta funcției  $f_2(x)$  la  $x = x^*$  este

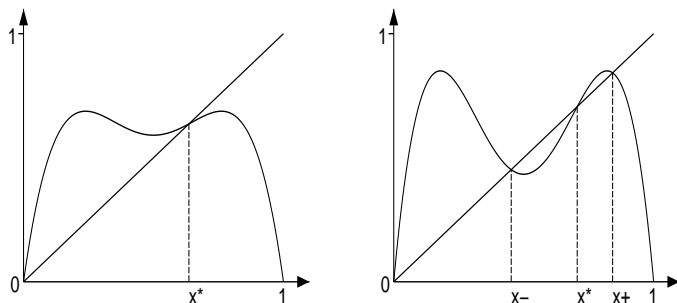


Figura 24.4: Curbele  $y = f_2(x) = f(f(x))$  și  $y = x$  și starea de echilibru  $x^*$ .  
(a)  $r = 2,75$ . (b)  $r = 3,4$  și celelalte două soluții  $x_-$  și  $x_+$  ale ecuației  $x = f_2(x)$ .

astfel încât  $f_2'(x^*) > 1$  dacă  $r > 3$ . Dar cum  $f_2(0) = 0$ ,  $f_2'(0) = r^2 > 1$  și  $f_2(1) = 0$ , vedem în figura 24.4b că există neapărat alte două soluții  $x_-$  și  $x_+$  ale ecuației  $x = f_2(x)$ , cu  $0 < x_- < x^*$  și  $x^* < x_+ < 1$ . O altă modalitate de a ajunge la aceeași concluzie constă în rezolvarea ecuației  $x = f_2(x)$ , care este o ecuație polinomială de gradul 4 cu două rădăcini cunoscute:  $x = 0$  și  $x = x^*$ . Celelalte două soluții  $x_-$  și  $x_+$  sunt rădăcinile polinomului

$$x^2 - \frac{1+r}{r}x + \frac{1+r}{r^2} = 0. \quad (24.3)$$

Ele sunt reale dacă discriminantul este pozitiv, adică dacă  $r > 3$ . Deoarece  $f_2(f(x_-)) = f(f(f(x_-))) = f(f_2(x_-)) = f(x_-)$ , punctul  $f(x_-)$  este de asemenea un punct fix al lui  $f_2(x)$ . Dar  $f(x_-) \neq x_-$  deoarece  $x_-$  nu este un punct fix al lui  $f(x)$ . Și  $f(x_-) \neq x^*$ , altfel am avea  $x_- = f(f(x_-)) = f(x^*) = x^*$ . Deoarece  $f(x_-) \neq 0$ , concluzionăm că  $f(x_-) = x_+$ . În mod similar,  $f(x_+) = x_-$ .

Prin urmare, pentru  $r > 3$ , vedem că dacă, de exemplu,  $x_0 = x_-$ , atunci  $x_1 = x_+$ ,  $x_2 = x_-$ ,  $x_3 = x_+$ , etc. Se poate arăta, de asemenea, că pentru aproape orice condiție inițială  $0 < x_0 < 1$ , secvența  $x_n$  tinde, când  $n \rightarrow +\infty$ , spre ciclul de perioadă 2:  $x_-, x_+, x_-, x_+$ , etc. (figura 24.3b și 24.4b). Acest ciclu rămâne stabil atâta timp cât  $r$  este sub valoarea critică  $r_1 = 1 + \sqrt{6} \approx 3,449$ , unde  $f_2'(x_-) = -1$ .

Într-adevăr, vedem, folosind (24.3), că

$$\begin{aligned} f_2'(x_-) &= f'(f(x_-))f'(x_-) = f'(x_+)f'(x_-) = r^2(1 - 2x_+)(1 - 2x_-) \\ &= r^2[1 - 2(x_+ + x_-) + 4x_+x_-] = r^2[1 - 2\frac{1+r}{r} + 4\frac{1+r}{r^2}] = -r^2 + 2r + 4. \end{aligned}$$

Deci  $f_2'(x_-) = -1$  dacă  $-r^2 + 2r + 5 = 0$  și în special dacă  $r = 1 + \sqrt{6}$ .

Pentru  $r_1 < r < r_2$ , un ciclu de perioadă 4 devine stabil: patru noi puncte fixe ale funcției  $f_4(x) = f_2(f_2(x)) = f(f(f(f(x))))$  apar (figura 24.5a). Pentru  $r_2 < r < r_3$ , este un ciclu de lungime 8, etc. Numerele  $r_n$  tind spre o limită  $r_\infty \approx 3,570$  atunci când  $n \rightarrow +\infty$ . Când  $r_\infty < r \leq 4$ , sistemul poate fi chiar haotic! Figura 24.5b prezintă diagrama<sup>2</sup> de bifurcație, care oferă o idee despre complexitatea dinamicii.

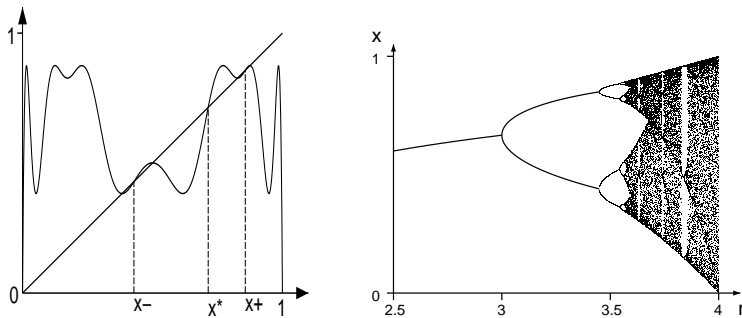


Figura 24.5: (a) Curba  $y = f_4(x)$  când  $r = 3,5$  și dreapta  $y = x$ . În afară de  $x^*$ ,  $x_+$  și  $x_-$ , mai există alte patru puncte fixe, care nu sunt ușor de distins. (b) Diagrama de bifurcație a ecuației (24.2).

R. M. May a concluzionat subliniind că și sistemele dinamice foarte simple pot avea un comportament foarte complicat. Acest lucru nu este specific ecuației  $x_{n+1} = rx_n(1 - x_n)$ . Aceeași „cascadă de dublare a perioadelor” care duce la haos apare și pentru alte ecuații cu o funcție  $f(x)$  având forma unui „cucui”. Acesta este cazul, de exemplu, al unei alte ecuații utilizate în biologia populațiilor:  $x_{n+1} = x_n \exp(r(1 - x_n))$ .

<sup>2</sup>Această diagramă a fost obținută prin trasarea, pentru fiecare valoare dată a lui  $r$ , a punctelor cu coordonatele  $(r, x_{200}), (r, x_{201}), \dots, (r, x_{220})$ , unde  $x_{n+1} = f(x_n)$  și  $x_0 = 0,1$ . Dacă  $x_n$  tinde spre o stare de echilibru, vedem un singur punct în diagramă. Dacă  $x_n$  tinde spre un ciclu de perioadă 2, vedem două puncte etc.

Acest studiu sugerează că nu ar trebui să fim surprinși dacă multe seturi de date privind dinamica populației sunt dificil de analizat. Modelul arată, de asemenea, că distincția dintre modelele deterministe și cele stocastice nu este atât de clară precum se credea anterior: chiar și cu un model determinist simplu, poate fi imposibil să se facă previziuni pe termen lung dacă parametrii se află în regim haotic.

În 1979, May a fost ales membru al *Royal Society*. Din 1988 până în 1995, a fost profesor la Universitatea Oxford și la *Imperial College* din Londra. Din 1995 până în 2000, a fost consilier științific principal al guvernului britanic. În 1996 a primit premiul Crafoord „pentru cercetările sale ecologice de pionierat privind analiza teoretică a dinamicii populațiilor, comunităților și ecosistemelor”. De la ecologie s-a orientat spre epidemiologie și imunologie, publicând două cărți: *Bolile infecțioase ale oamenilor* (1991, împreună cu Roy Anderson) și *Dinamica virusurilor, fundamentele matematice ale imunologiei și virusologiei* (2000, împreună cu Martin Nowak). Această din urmă carte analizează interacțiunea dintre celulele sistemului imunitar și HIV (virusul care provoacă SIDA) ca un fel de sistem prădător - pradă (vezi capitolul 13). Din 2000 până în 2005, May a fost președinte al *Royal Society*. A fost numit cavaler în 1996 și a devenit membru pe viață în 2001. A murit în 2020.

### Lecturi suplimentare

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

## Capitolul 25

### Politica copilului unic din China (1980)

În 1980, Song Jian și colaboratorii săi, care erau specialiști în teoria controlului aplicată în ingineria aerospațială, au calculat că, dacă rata natalității în China va rămâne la nivelul actual, populația va ajunge la peste două miliarde de locuitori în secolul al XXI-lea. Rezultatele lor, bazate pe un model matematic structurat pe vârste, au contribuit la decizia guvernului de a trece la o politică a copilului unic.

Song Jian<sup>1</sup> s-a născut în 1931 la Rongcheng, în provincia chineză Shandong. În anii 1950 a studiat în Uniunea Sovietică la Universitatea Tehnică de Stat Bauman din Moscova și la Departamentul de Matematică și Mecanică al Universității de Stat din Moscova. S-a întors apoi în China și a devenit șeful Biroului de cercetare cibernetică din cadrul Institutului de Matematică al Academiei Chineze de Științe. A fost un specialist în aplicarea teoriei controlului la ghidarea rachetelor. A lucrat, de asemenea, pentru cel de-al șaptelea Minister al Construcțiilor de Mașini, care a fost redenumit ulterior Ministerul Aerospațial. În 1978 a început să se concentreze asupra legăturilor dintre teoria controlului și demografie.



Figura 25.1: Song Jian

Pentru a înțelege contextul lucrărilor lui Song Jian privind dinamica populațiilor, ar trebui mai întâi să ne facem o idee despre ce este „teoria controlului”. Este studiul sistemelor dinamice al căror comportament depinde de

---

<sup>1</sup>Song este numele de familie. Acesta este întotdeauna scris primul în chineză.



anumiți parametri care pot fi modificați pe măsură ce trece timpul pentru a optimiza un anumit criteriu. Această teorie a fost dezvoltată în special în legătură cu programele spațiale din SUA și URSS. Într-adevăr, inginerii trebuiau să „controleze” traiectoria navetelor spațiale pentru a aduce sateliții pe orbita lor în jurul Pământului. Dar aplicațiile nu se limitau la probleme fizice sau ingineresti. Politicile de control al nașterilor ar putea fi considerate, de asemenea, un fel de problemă de control optimal în sens matematic.

Trebuie menționat și eseuul intitulat *Limitele creșterii: Un raport pentru proiectul Clubului de la Roma privind situația dificilă a omenirii*, publicat în 1972 și scris de un grup de la Institutul de Tehnologie din Massachusetts (M.I.T.). Acest studiu s-a bazat pe un model matematic al creșterii economice mondiale care a luat în considerare resursele naturale, mărimea populației și poluarea. Raportul sugera că economia mondială se îndrepta spre o catastrofă prin epuizarea resurselor neregenerabile, prin lipsa de hrană pentru populație sau prin exces de poluare. Limitarea voluntară a nașterilor a fost una dintre soluțiile propuse. Pe scurt, era un fel de versiune modernă a tezelor lui Malthus. Raportul a avut un mare ecou în Occident în anii 1970.

De la înființarea Republicii Populare în 1949, rata de natalitate din China a fost foarte ridicată, cu excepția perioadei catastrofale a „Marelui Salt Înainte”. La mijlocul anilor 1970, China își revenea încet după Revoluția Culturală. Planificarea familială îndemna femeile să amâne nașterile, să mărească intervalul dintre două nașteri consecutive și să aibă mai puțini copii. Deng Xiaoping, care a devenit noul lider după moartea lui Mao Zedong în 1976, a inițiat în 1978 politica celor „patru modernizări” : agricultură, industrie, știință și tehnologie și apărare națională. Dimensiunea și creșterea populației chineze au fost percepute atunci ca obstacole importante în calea acestor modernizări. Oamenii de știință care lucraseră până atunci la aplicații militare au fost încurajați să găsească soluții pentru această problemă dificilă.

Având în vedere acest context, Song Jian a mers în 1978 la Helsinki pentru un congres al Federației Internaționale de Control Automat. Acolo a observat că unii cercetători din Europa încercaseră să aplice teoria controlului la problemele demografice, în ideea că un control strict al natalității ar putea, în cele din urmă, să prevină catastrofele anunțate de raportul *Limitele creșterii*. Întors în China, a înființat o mică echipă, din care făceau parte colegul său Yu Jingyuan și expertul în calculatoare Li Guanyuan, pentru a aplica acest tip de modelare matematică la datele privind populația chineză. La acea vreme, comunicarea științifică între China și restul lumii era redusă. Echipa a redefinit ecuațiile care descriu evoluția structurii pe vârste a unei populații, în același mod în care o făcuseră Lotka și McKendrick (a se vedea capitolele 10 și 16). Folosind un model în timp continuu, definim

- $P(x, t)$  populația cu vârsta  $x$  la momentul  $t$ ;
- $m(x)$  mortalitatea la vârsta  $x$ ;
- $P_0(x)$  structura pe vârste a populației la momentul  $t = 0$ ;
- $b(t)$  fertilitatea totală a femeilor la momentul  $t$ , adică numărul mediu de copii pe care o femeie l-ar avea în timpul vieții sale dacă fertilitatea specifică vârstei ar rămâne la nivelul de la momentul  $t$ ;
- $f$  proporția de nașteri de sex feminin;
- $h(x)$  distribuția de probabilitate a vârstei mamei la nașterea unui copil ( $\int_0^{+\infty} h(x) dx = 1$ ).

Cu aceste notații și ipoteze, evoluția structurii de vârstă poate fi modelată prin ecuația cu derivate parțiale

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

cu condiția inițială  $P(x, 0) = P_0(x)$  și condiția la limită

$$P(0, t) = b(t) f \int_0^{+\infty} h(x) P(x, t) dx,$$

unde  $b(t)$  este parametrul care trebuie controlat. În cazul în care fertilitatea totală a femeilor este constantă și peste pragul critic

$$b^* = 1 / \left[ f \int_0^{+\infty} h(x) e^{-\int_0^x m(y) dy} dx \right],$$

atunci populația crește exponențial. Acest criteriu este similar cu cel obținut de Lotka cu formula (10.2). Echipa lui Song Jian a luat în considerare și versiunea discretă în timp a modelului, care este similară modelului lui Leslie (vezi capitolul 21). Fie  $P_{k,n}$  populația cu vârsta  $k$  în anul  $n$ . Se introduc în mod similar  $m_k$ ,  $b_n$  și  $h_k$ . Atunci

$$P_{k+1, n+1} = (1 - m_k) P_{k,n}, \quad P_{0, n+1} = b_n f \sum_{k \geq 0} h_k P_{k,n}.$$

Cunoscând din eșantioane de sondaj mortalitatea  $m_k$  (figura 25.2a), proporția de nașteri feminine  $f \approx 0,487$ , distribuția pe vârste a mamelor  $h_k$  (figura 25.2b), condiția inițială  $P_{k,0}$  care reprezintă structura pe vârste a populației în 1978 (figura 25.3a) și variind fertilitatea totală  $b$  (presupusă constantă pe

parcursul fiecărei simulări), echipa lui Song Jian a putut face proiecții demografice pentru țara lor cu un orizont de timp de o sută de ani, din 1980 până în 2080 (figura 25.3b). Având în vedere miile de adunări și înmulțiri necesare (anul  $n$  variază între 0 și 100 de ani, iar vârsta  $k$  între 0 și 90 de ani), a fost nevoie de un calculator. La vremea respectivă, în China, puțini oameni aveau acces la astfel de echipamente, cu excepția celor care lucrau pentru armată. Song Jian, un expert de frunte în ghidarea rachetelor, era unul dintre aceștia.

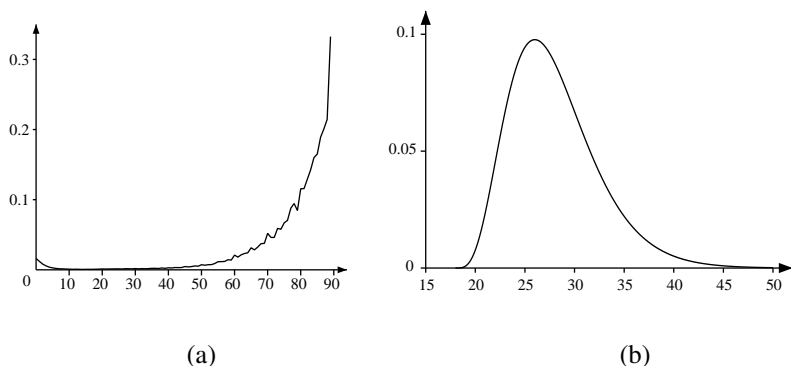


Figura 25.2: (a) Mortalitatea (pe an) în funcție de vârstă în 1978. (b) Forma netezită a fertilității (pe an) în funcție de vârstă în 1978.

Proiecțiile au sugerat că, și dacă China și-ar păstra rata de fertilitate din 1978, de  $b = 2,3$  copii la o femeie, care se situează chiar deasupra pragului critic estimat la  $b^* = 2,19$ , populația ar crește de la 980 de milioane în 1980 la 2,12 miliarde în 2080. Dar China folosea deja aproape tot terenul care putea servi pentru agricultură. Avea chiar tendința de a pierde o parte din aceste terenuri din cauza deșertificării și a urbanizării. Cum să hrănești o astfel de populație dacă progresele în materie de randament agricol nu sunt suficiente? Este aceeași întrebare pe care Malthus o luase în considerare cu două secole mai devreme. Cu o fertilitate de  $b = 3,0$  în 1975, populația ar putea ajunge chiar la 4,26 miliarde în 2080. Cu  $b = 2,0$ , populația ar ajunge la un maxim de 1,53 miliarde în jurul anului 2050, înainte de a începe să scadă ușor. Cu  $b = 1,5$ , s-ar atinge un maxim de 1,17 miliarde în jurul anului 2030. Cu  $b = 1,0$ , maximul ar fi de doar 1,05 miliarde și ar fi atins în jurul anului 2000. În această ipoteză, populația ar reveni la nivelul din 1978 abia în 2025.

Partea cea mai surprinzătoare a acestei lucrări a fost reprezentată de consecințele sale practice, de fapt de o importanță fără egal în istoria dinamicii

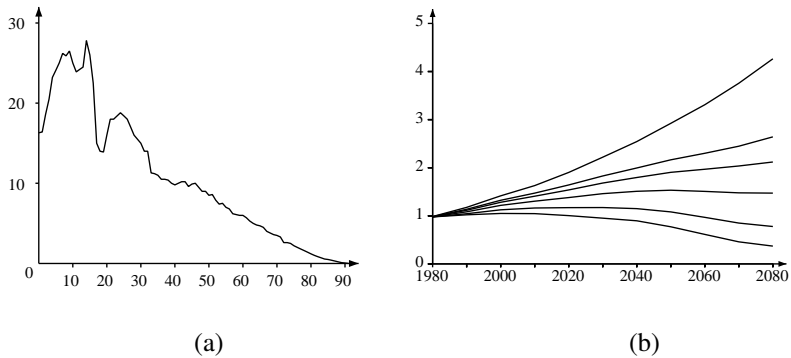


Figura 25.3: (a) Piramida vârstelor în 1978. Axa orizontală: vârsta. Axa verticală: populația (în milioane). (b) Proiecții demografice (în miliarde) în funcție de diferite ipoteze privind numărul mediu de copii pe femeie. De jos în sus:  $b = 1,0; 1,5; 2,0; 2,3; 2,5; 3,0$ .

matematice a populațiilor. Într-adevăr, Li Guangyuan a prezentat rezultatele simulărilor echipei în decembrie 1979, în cadrul unui simpozion despre populație desfășurat la Chengdu, în provincia Sichuan. În ianuarie 1980, Song Jian, Yu Jingyuan și Li Guangyuan au publicat aceste rezultate într-o revistă economică chineză, susținând, de altfel, politica copilului unic. De asemenea, ei au trimis articolul lor – *Un raport de cercetare cantitativă privind problema dezvoltării demografice a Chinei* – cercetătorului de top din China, Qian Xuesen, care l-a transmis cu recomandare șefului administrației de planificare a nașterilor. Rezultatele obținute de echipa lui Song Jian au impresionat profund majoritatea liderilor politici. Aceștia erau deja convinși de necesitatea unui control sporit al nașterilor, în ciuda a ceea ce scrisese Marx (vezi capitolul 5), dar ezitau încă în privința nivelului de control. În februarie 1980, Consiliul de Stat și Comitetul Central al Partidului au fixat un obiectiv pentru populația chineză de 1,2 miliarde de locuitori pentru orizontul 2000. În martie 1980, rezultatele echipei lui Song Jian au fost publicate în *Ziarul poporului*. În aprilie, o comisie formată din lideri politici și specialiști în probleme de populație a examinat consecințele ecologice și economice ale creșterii demografice și a ajuns la concluzia că o politică a unui singur copil era necesară pentru a atinge obiectivul stabilit de Deng Xiaoping privind venitul pe cap de locuitor în anul 2000. Politică a devenit oficială în luna

septembrie a aceluiași an, iar o scrisoare deschisă care o explica populației a fost publicată pe prima pagină a cotidianului *Ziarul poporului*.

Până în 1983, vor exista încă multe nașteri neautorizate. S-a decis ca un membru al fiecărui cuplu cu deja doi copii să fie sterilizat și ca fiecare sarcină interzisă să fie întreruptă. Cu toate acestea, începând din 1984, cuplurilor din mediul rural care aveau doar o fiică li s-a permis să aibă un al doilea copil. Politica copilului unic s-a încheiat în 2015. În ultimii ani au fost introduse unele adaptări: dacă într-un cuplu atât bărbatul, cât și femeia erau copii unici, atunci puteau avea doi copii. Măsurile represive împotriva cuplurilor care aveau mai mult de un copil erau dure: angajații guvernamentali își puteau pierde locul de muncă, trebuia plătită o amendă costisitoare pentru a obține actele administrative pentru școlarizarea celui de-al doilea copil etc. În concluzie, este greu de găsit în istoria modelării matematice un alt exemplu cu un impact social atât de puternic. Desigur, munca lui Song Jian și a colaboratorilor săi a fost doar unul dintre elementele care au dus la alegerea politicii copilului unic. Dar se pare că a jucat un rol important.

Ca și în capitolele anterioare, rolul modelării matematice poate fi un subiect de îngrijorare. Pornind de la o situație din viața reală, se construiește un model. Acesta poate fi analizat matematic sau simulat cu ajutorul unui calculator. Se poate înțelege apoi cum se comportă modelul atunci când variază anumiți parametri. Cu toate acestea, matematica nu spune dacă modelul este o imagine fidelă a vieții reale. Este posibil ca unele aspecte foarte importante să fi fost neglijate. Unele modele conțin, de asemenea, o funcție obiectiv, de exemplu, menținerea populației chineze sub 1,2 miliarde de locuitori. Matematica nu spune dacă acest obiectiv a fost adecvat<sup>2</sup>.

În 1980, Song Jian a fost, de asemenea, coautor al noii ediții a cărții intitulate *Inginerie cibernetică* de Qian Xuesen, „părintele” programului spațial chinez. Ulterior, a ocupat diferite funcții politice la nivel înalt: viceministru și inginer-cercetător-șef al Ministerului Aerospațial (1981–1984), membru al Comitetului Central al Partidului Comunist Chinez (1982–2002), președinte al Comisiei de Stat pentru Știință și Tehnologie (1985–1998), consilier de stat (1986–1998) etc. A publicat, de asemenea, alte două cărți care au fost traduse în limba engleză: *Controlul populației în China* (1985, împreună cu Tuan Chi-Hsien și Yu Jingyuan) și *Sistemul de control al populației* (1988, împreună cu Yu Jingyuan). Aceste cărți dezvoltă teoria controlului optim aplicat la dinamica populației. Song Jian a fost ales în 1991 în Academia

---

<sup>2</sup>În anul 2000, populația a fost estimată la 1,264 miliarde de locuitori. Venitul pe cap de locuitor a crescut aproximativ de la 200 de dolari la 1.000 de dolari între 1980 și 2000. În același timp, raportul dintre sexe a devenit extrem de înclinat către băieți, în principal din cauza avorturilor selective în funcție de sex.

Chineză de Științe și în 1994 în Academia Inginerilor, al cărei președinte a fost din 1998 până în 2002.

### Lecturi suplimentare

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)

## Capitolul 26

### Unele probleme contemporane

Acest capitol oferă o scurtă prezentare generală a unor probleme contemporane în dinamica matematică a populației: îmbătrânirea populației în demografie; bolile emergente (SIDA, SARS, boli transmise prin vectori...) și politica de vaccinare în epidemiologie; politicile de pescuit în ecologie; dispersia organismelor modificate genetic în genetica populației. Sunt menționate instituțiile specializate care lucrează în Franța la modelarea acestor probleme. De asemenea, sunt evidențiate diverse aspecte ale activității de cercetare.

Acest capitol oferă o scurtă prezentare generală a cercetărilor contemporane privind modelarea matematică a dinamicii populației. Subiectul fiind destul de vast, aici sunt prezentate doar câteva exemple de studii elaborate de cercetători din Franța.

În demografie, în ultimele decenii, a apărut o problemă relativ nouă: îmbătrânirea populației. Această problemă este un subiect de preocupare nu numai în Franța (figura 26.1), ci și în multe alte țări europene, precum și în Japonia. Ea are consecințe economice și sociale importante: sistemele de pensii, politicile de imigrație etc. În Franța, modelele matematice care încearcă să analizeze fenomenul de îmbătrânire sunt dezvoltate de Institutul Național de Studii Demografice (INED) și de Institutul Național de Statistică și Studii Economice (INSEE). Una dintre dificultățile proiecțiilor demografice constă în faptul că ratele natalității pot varia considerabil în timp, fără a fi previzibile nici măcar cu un deceniu înainte. Acest lucru este deosebit de frapant dacă ne uităm la proiecțiile realizate în 1968 pentru populația franceză în 1985: aceste proiecții nu au reușit să anticipeze scăderea natalității care a avut loc în anii 1970. Ar fi interesant să trecem în revistă toate previziunile bazate pe modele matematice care s-au dovedit a fi greșite, în special cele care au găsit ecou în mass-media. Acest lucru ar contrabalansa impresia de „progres” pe care o dă cartea de față, impresie care poate că a părut deja suspectă cititorului după ce a citit capitolul despre politica chineză a copilului unic. În ceea ce privește acest din urmă subiect, o nouă problemă este acum de actualitate: cum se poate îmblânzi această politică pentru a evita fenomenul de îmbătrânire rapidă așteptat în următoarele decenii. Din nou, modelele matematice contribuie la dezbateri.

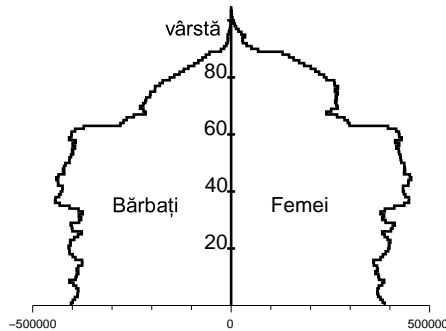


Figura 26.1: Piramida de vârstă a populației franceze la 1 ianuarie 2010. Sursa: [www.insee.fr](http://www.insee.fr).

În domeniul epidemiologiei, printre noile probleme care au apărut la nivel mondial în ultimele două decenii, dezvoltarea epidemiei de SIDA este deosebit de izbitoare. Unele modele încearcă să ghicească viitorul epidemiei în țările infectate mai recent, cum ar fi Rusia, India sau China. Este dificil de prezis dacă epidemia va încetini, ca în Europa de Vest și America de Nord, sau dacă va atinge un procent important din populație, ca în unele țări subsahariene. Alte boli emergente, cum ar fi Ebola în Africa, febra Nilului de Vest în America de Nord, SARS (sindromul respirator acut sever), gripa aviară, chikungunya sau gripa H1N1, au fost analizate cu ajutorul modelelor matematice, deși se recunoaște că nu au avut prea mult succes.

În cazul SARS, una dintre dificultățile de modelare a fost faptul că epidemia a rămas relativ limitată în interiorul fiecărei țări, dar se putea răspândi foarte rapid de la o țară la alta (Hong Kong și China, Singapore, Canada...). Caracterul aleatoriu al curbelor epidemice în fiecare nou focar nu putea fi neglijat. Așa cum am văzut în capitolele 16 și 22, modelele stocastice sunt de obicei mai dificil de gestionat.

Pentru epidemia de chikungunya care a avut loc între 2005 și 2006 pe Insula Reunion (un teritoriu francez de peste mări din Oceanul Indian), unele modele au fost inspirate de cel al lui Ross pentru malarie (a se vedea capitolul 12), cele două boli fiind transmise de țânțari. Un aspect important de luat în considerare a fost influența sezonality. Într-adevăr, populația de țânțari scade în timpul iernii sudice, reducând astfel transmiterea bolii. Acest lucru poate fi observat în figura 26.2, care arată numărul de cazuri noi raportate în fiecare săptămână de către o rețea mică de aproximativ treizeci de medici generaliști care acoperă doar o parte din populația insulei. Rețeaua nu a detectat nici un caz nou pe parcursul mai multor săptămâni din septembrie și



octombrie 2005, dar transmiterea bolii a continuat. La Institutul Național de Sănătate și Cercetare Medicală (INSERM) și la Institutul de Cercetări Tropicale (IRD) au fost elaborate modele matematice ale epidemiei. În ciuda acestor modele, nimeni nu a putut prevedea că epidemia nu se va stinge înainte de sfârșitul iernii australe din 2005, când a infectat doar câteva mii de persoane. În cele din urmă, aproape o treime din populația insulei a fost infectată, adică aproximativ 266.000 de persoane. Acest lucru arată, dacă mai este necesar, că predicția viitorului epidemiilor poate fi destul de dificilă și că nu este atât de ușor să distingă în primele zile ale unei epidemii dacă aceasta va fi o epidemie minoră sau majoră. Se poate face o paralelă cu previziunile meteorologice. Acest tip de prognoză se bazează în prezent pe simulări intensive pe calculator ale unor modele matematice complicate ale oceanului și ale atmosferei. Cu toate acestea, previziunile care depășesc câteva zile nu sunt fiabile.

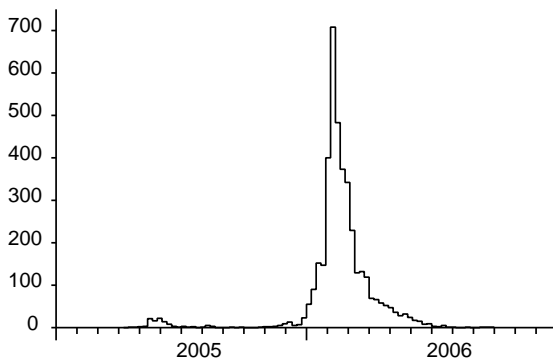


Figura 26.2: Epidemia de chikungunya în Insula Reunion în 2005-2006. Numărul de cazuri noi raportate săptămânal de către o rețea mică de medici în funcție de timp. Primul vârf mic a fost atins în mai 2005, iar al doilea vârf mare în februarie 2006. Cifrele din această figură trebuie înmulțite cu aproximativ 67 pentru a obține dimensiunea reală a epidemiei. Sursa: [www.invs.sante.fr](http://www.invs.sante.fr).

Dintr-un punct de vedere mai teoretic, epidemia de chikungunya a ridicat problema modului de adaptare a noțiunii de număr de reproducere de bază  $R_0$  în modelele care presupun că mediul are fluctuații sezoniere (de exemplu, periodice). Adaptarea nu este atât de simplă și acest lucru ridică unele

probleme legate de modul în care parametrul  $\mathcal{R}_0$  a fost utilizat pentru alte epidemii influențate de sezonabilitate, cum ar fi pandemia de gripă H1N1 din 2009.

O altă problemă, din ce în ce mai îngrijorătoare, pe care modelatorii au încercat să o analizeze este cea a rezistenței la medicamente (antibiotice, medicamente antimalarie...). Tot în domeniul epidemiologiei, întrebarea recurentă încă de pe vremea lui Daniel Bernoulli și d'Alembert despre cum să se echilibreze costurile și beneficiile atunci când injectarea unui vaccin comportă un risc potențial este încă supusă controverselor și ar putea să rămână astfel pe măsură ce sensibilitatea la risc se schimbă. Astfel, ca urmare a unor sugestii conform cărora vaccinul împotriva hepatitei B ar putea provoca complicații grave într-un număr foarte mic de cazuri, Ministerul francez al Sănătății a întrerupt în 1998 campania de vaccinare în școli, chiar dacă riscul părea neglijabil în comparație cu cel de a muri în urma infecției cu virusul hepatitei B.

În ecologie, studiul dinamicii populațiilor de pești ridică încă multe probleme. Cu toate acestea, se presupune că servește drept bază științifică pentru alegerea cotelor de pescuit și a altor restricții. Pescuitul excesiv al hamsiei în Golful Biscaya și al tonului roșu în Marea Mediterană sunt doar două exemple recente. Estimarea stocului de pește fiind adesea nesigură, modelele care utilizează astfel de date trebuie considerate cu precauție. În Franța, acest tip de studiu este realizat în principal de Institutul de Cercetare pentru Exploatarea Mării (IFREMER). Unele modele matematice au jucat, de asemenea, un rol în deciziile anterioare ale Comisiei internaționale pentru vânătoria de balene.

În genetica populațiilor, dispersia organismelor modificate genetic este, de asemenea, un subiect de controversă pe care unii cercetători au încercat să îl studieze folosind modele de „reacție-difuzie” inspirate de cel al lui Fisher (vezi capitolul 20). Acesta este domeniul de activitate al Institutului Național de Cercetare în Agronomie (INRAE).

În ceea ce privește partea mai teoretică a cercetării, se pot menționa:

- lucrările privind ecuațiile cu derivate parțiale, cum ar fi ecuațiile de difuzie (a se vedea capitolul 20) sau ecuațiile structurate pe vârste (a se vedea capitolul 16);
- lucrările privind modelele stocastice cu sau fără dimensiunea spațială (a se vedea capitolele 16 și 22), inclusiv cele privind rețelele aleatoare care modelează răspândirea epidemiilor și cele care caută aproximări deterministe.

Acest tip de cercetare este realizat în principal de matematicienii aplicativi.

În ultimii ani, mai multe cursuri de masterat în biologie matematică au fost introduse în universitățile franceze și în alte instituții de învățământ superior.

Ca și în alte domenii științifice, studiul matematic al dinamicii populațiilor este organizat în principal prin:

- „societăți savante”: Societatea Olandeză pentru Biologie Teoretică (din 1970), Societatea de Biologie Matematică (1973), Societatea Francofonă de Biologie Teoretică (1985), Societatea Japoneză de Biologie Matematică (1989), Societatea Europeană de Biologie Matematică și Teoretică (1991) etc.
- reviste de specialitate: *Acta Biotheoretica* (din 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) etc.
- conferințe (Întâlnirea anuală a Societății de Biologie Matematică, Dinamică matematică și computațională a populației, Conferința Europeană de Biologie Matematică și Teoretică, etc.).

S-a făcut referire doar la elementele care pretind în mod explicit că se află la interfața dintre matematică și aplicațiile acesteia la dinamica populației. Dar pentru fiecare domeniu în parte (demografie, ecologie, genetica populațiilor, epidemiologie etc.) se pot găsi elemente similare, cu o doză variabilă de modelare matematică.

În concluzie, cititorul interesat este invitat să consulte articolele originale disponibile pe *World Wide Web*. Adresele sunt indicate în referințele de la sfârșitul fiecărui capitol. Așa cum Ronald Fisher a scris odată despre Mendel:

„Istoria științei a avut mult de suferit din cauza utilizării de către profesori a materialului de mână a doua și a ștergerii circumstanțelor și a atmosferei intelectuale în care au fost făcute marile descoperiri ale trecutului. Un studiu de primă mână este întotdeauna instructiv și adesea plin de surprize.”

### Lecturi suplimentare

1. Bacaër, N.: Approximation of the basic reproduction number  $\mathcal{R}_0$  for vector-borne diseases with a periodic vector population. *Bull. Math. Biol.* 69, 1067–1091 (2007)
2. Levin, S.A.: Mathematics and biology, the interface. [www.bio.vu.nl/nvtb/](http://www.bio.vu.nl/nvtb/)

## Figuri

- p. 5. Portret realizat de Thomas Murray (cca. 1687) aflat în posesia *Royal Society* din Londra. Chapman, S.: Edmond Halley, F.R.S. 1656–1742. *Notes Rec. R. Soc. Lond.* 12, 168–174 (1957) © The Royal Society.
- p. 11. Portret realizat de Emanuel Handmann (1753) aflat în posesia Muzeului de Artă din Basel. *Leonhard Euler 1707–1783, Beiträge zu Leben und Werk.* Birkhäuser, Basel (1983)
- p. 17. Portret care a fost cândva în Biserica Sfântul Petru și care, probabil, a fost distrus în timpul bătăliei de la Berlin din 1945. Reimer, K.F.: Johann Peter Süßmilch, seine Abstammung und Biographie. *Arch. soz. Hyg. Demogr.* 7, 20–28 (1932)
- p. 23. Portretul realizat de Johann Nicolaus Gooth (cca. 1750–1755) aflat în posesia Muzeului de Istorie Naturală din Basel. Speiser, D.: *Die Werke von Daniel Bernoulli*, Band 2. Birkhäuser, Basel (1982)
- p. 30. Portret realizat de Maurice Quentin de La Tour (1753), aflat în posesia Muzeului Luvru din Paris.
- p. 33. Portret realizat de John Linnell (1833), aflat în posesia *Haileybury College*, Anglia. Habakkuk, H.J.: Robert Malthus, F.R.S. (1766–1834). *Notes Rec. R. Soc. Lond.* 14, 99–108 (1959)
- p. 37. Gravură realizată de Flameng (1850). Quetelet, A.: Pierre-François Verhulst. *Annu. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 16, 97–124 (1850)
- p. 42. Heyde, C.C., Seneta, E.: *I. J. Bienaymé, Statistical Theory Anticipated.* Springer (1977) © Académie des sciences, Institut de France.
- p. 46. Bateson, W.: *Mendel's Principles of Heredity.* Cambridge University Press (1913)
- p. 51. Pearson, K.: *The Life, Letters, and Labors of Francis Galton*, vol. 1. Cambridge University Press (1914)
- p. 51. Portretul lui Watson în biblioteca de la *Trinity College*, Universitatea din Cambridge. Kendall, D.G.: Branching processes since 1873. *J. Lond. Math. Soc.* 41, 385–406 (1966)
- p. 57. Documente Alfred J. Lotka. © Princeton University Library.
- p. 61. Titchmarsh, E. C.: Godfrey Harold Hardy 1877–1947. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 6, 446–461 (1949)
- p. 64. Stern, C.: Wilhelm Weinberg. *Genetics* 47, 1–5 (1962)
- p. 67. G.H.F.N.: Sir Ronald Ross 1857–1932. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 1, 108–115 (1933) © The Royal Society.
- p. 75. Whittaker, E.T.: Vito Volterra 1860–1940. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 3,

- 690–729 (1941)
- p. 80. Yates, F., Mather, K.: Ronald Aylmer Fisher, 1890–1962. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 9, 91–120 (1963) © The Royal Society/Godfrey Argent Studio.
  - p. 84. Yates, F.: George Udny Yule. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 8, 308–323 (1952)
  - p. 92. Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.): *Statisticians of the Centuries*. Springer (2001)
  - p. 102. [britannica.com/EBchecked/topic/252257/J-B-S-Haldane](http://britannica.com/EBchecked/topic/252257/J-B-S-Haldane) © Bassano and Vandyk Studios.
  - p. 109. Hill, W.G.: Sewall Wright, 21 December 1889–3 March 1988. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 36, 568–579 (1990) © Llewellyn Studios, Chicago.
  - p. 105. Nybølle, H.C.: Agner Krarup Erlang f. 1. Januar 1878 - d. 3. Februar 1929. *Mat. Tidsskr. B*, 32–36 (1929)
  - p. 118. Tikhomirov, V.M.: A.N. Kolmogorov. In: Zdravkovska, S., Duren, P.L. (eds.) *Golden Years of Moscow Mathematics*, 2nd edn., 101–128. American Mathematical Society (2007)
  - p. 118. *I. G. Petrowsky Selected Works Part I*. Gordon and Breach, Amsterdam (1996) © Taylor and Francis Books UK.
  - p. 123. Fotografie realizată de Denys Kempson. Crowcroft, P.: *Elton's Ecologists, a History of the Bureau of Animal Population*. University of Chicago Press (1991)
  - p. 126. © Geoffrey Grimmett.
  - p. 132. Charlesworth, B., Harvey, P.: John Maynard Smith, 6 January 1920–19 April 2004. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 51, 253–265 (2005) © The Royal Society.
  - p. 138. © Samuel Schlaefli / ETH Zürich.
  - p. 145. Selected works of J. Song. *Science Press*, Beijing (1999) © Song Jian.

# Cuprins

1	Șirul lui Fibonacci (1202)	1
2	Tabelul de mortalitate al lui Halley (1693)	4
3	Euler și creșterea geometrică a populațiilor (1748–1761)	10
4	Daniel Bernoulli, d’Alembert și inocularea variolei (1760)	22
5	Malthus și obstacolele în calea creșterii geometrice (1798)	33
6	Verhulst și ecuația logistică (1838)	37
7	Bienaymé și dispariția numelor de familie (1845)	42
8	Mendel și ereditatea (1865)	46
9	Galton, Watson și problema extincției (1873–1875)	50
10	Lotka și teoria populației stabile (1907–1911)	57
11	Legea Hardy-Weinberg (1908)	61
12	Ross și malaria (1911)	66
13	Lotka, Volterra și sistemul prădător-pradă (1920–1926)	72
14	Fisher și selecția naturală (1922)	79
15	Yule și evoluția (1924)	83
16	McKendrick despre modelarea epidemiilor (1926–1927)	91
17	Haldane și mutațiile (1927)	101
18	Erlang cu privire la problema extincției (1929)	105
19	Wright și driftul genetic aleatoriu (1931)	109
20	Difuzarea genelor (1937)	115
21	Matricea Leslie (1945)	122
22	Percolarea și epidemiile (1957)	126
23	Teoria jocurilor și evoluția (1973)	132
24	Populații haotice (1974)	138
25	Politica copilului unic din China (1980)	145
26	Unele probleme contemporane	152



Această carte urmărește istoria dinamicii populațiilor—un domeniu teoretic strâns legat de genetică, ecologie, epidemiologie și demografie—la care matematica a adus contribuții semnificative. Sunt trecute în revistă o diversitate de subiecte importante: creșterea exponențială, de la Euler și Malthus la politica chineză a copilului unic; dezvoltarea modelelor stocastice, de la legile lui Mendel și problema extincției numelor de familie la teoria percolației pentru răspândirea epidemiilor; populațiile haotice, unde determinismul și șansa se întrepătrund.

Ținând seamă de progresele recente din domeniul traducerii automate, monopolul virtual al unei singure limbi în literatura științifică nu mai este justificat. Alienarea lingvistică tot mai mare din universitate poate fi inversată. Prin această traducere în limba română, atent revizuită, promovăm această nouă cale.

ISBN : 979-10-343-8992-6



15€