



**HAL**  
open science

## Matematiksel Popülasyon Dinamiğinin Kısa Tarihi

Nicolas Bacaër, Meltem Gölgeli, Elif Demirci, Fatihcan M Atay

► **To cite this version:**

Nicolas Bacaër, Meltem Gölgeli, Elif Demirci, Fatihcan M Atay. Matematiksel Popülasyon Dinamiğinin Kısa Tarihi. 2024. hal-04391180

**HAL Id: hal-04391180**

**<https://hal.science/hal-04391180v1>**

Submitted on 12 Jan 2024

**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 Bacaer

Meltem Gölgeli, Elif Demirci, Fatihcan M. Atay

# Matematiksel Popülasyon Dinamiğinin Kısa Tarihi





# **Matematiksel Popülasyon Dinamiğinin Kısa Tarihi**

Nicolas Bacaër

Meltem Gölgele, Elif Demirci, Fatihcan M. Atay

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

Meltem Gölgeli  
TOBB Ekonomi ve Teknoloji Üniversitesi  
mgolgeli@etu.edu.tr

Elif Demirci  
Ankara Üniversitesi  
Elif.Demirci@ankara.edu.tr

Fatihcan M. Atay  
Bilkent Üniversitesi  
f.atay@bilkent.edu.tr

Bu kitabın basılı bir kopyasını satın almak isteyen okuyucular nicolas.bacaer@ird.fr adresine e-posta gönderebilirler.

Kapak fotoğrafı: Bitki motifli çanak, İznik, 1580–1585. © Louvre Müzesi.

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

*Pour l'édition turque :*  
© Nicolas Bacaër, Paris, 2024  
ISBN : 979-10-396-8086-8  
Dépôt légal : février 2024

## Giriş

Popülasyon dinamiği, insanlar, hayvanlar, bitkiler veya mikroorganizmalar gibi biyolojik popülasyonların büyüklüklerinde ve düzenlerinde zaman içinde gerçekleşen değişimleri basit mekanik bir yolla açıklamaya çalışan bilim alanıdır. Popülasyon dinamiği, daha betimsel bir alan olan popülasyon istatistiği ile ilişkili olmakla birlikte yine de ondan oldukça farklıdır. Ortak noktalarından biri ise ikisinin de matematiksel dili yoğun bir şekilde kullanmalarındadır.

Popülasyon dinamiği, matematik, sosyal bilimler (demografi), biyoloji (popülasyon genetiği ve ekolojisi) ve tıp (epidemioloji) gibi çeşitli alanların kesişim noktasındadır. Farklı uygulamalarda karşılaşılan sorunlar arasındaki benzerliklere rağmen, sonuçta konu genellikle bir bütün olarak sunulmamaktadır. Dikkate değer bir istisna Fransızca'da Alain Hillion'un *Matematiksel Popülasyon Teorileri*<sup>1</sup> adlı eseridir. Ancak bu kitap çeşitli modelleme tiplerinin farklılıklarını ele alarak konuyu matematikçi bakış açısıyla sunmaktadır: ayrık zamanlı modeller ( $t = 0, 1, 2, \dots$ ) ve sürekli zamanlı modeller ( $t$  gerçel bir sayıdır), deterministik modeller (şimdiki durum tam olarak biliniyorsa gelecekteki durumlar da tam olarak bilinir) ve stokastik modeller (olasılıkların rol oynadığı). Kitap daha sonra mantıksal olarak ayrık deterministik modelleri, sürekli deterministik modelleri, ayrık stokastik modelleri ve sürekli stokastik modelleri ele almaktadır.

Bu kitapta da aynı konuyu tarihsel bir bakış açısıyla ele almaya çalıştım. Burada bilimsel araştırma kendi bağlamı içinde açıklanırken, bilim insanlarının kısa biyografilerine yer verilmiştir. Bu, matematiğe daha az aşina olanlar için kitabın okunmasını kolaylaştıracak ve genellikle incelenen problemlerin kökenlerini anlamaya yardımcı olacaktır. Ancak bu kitap sadece konunun tarihsel süreci ile ilgili olmayıp matematiksel modellemeye bir giriş olarak da kabul edilebilir. Okuyucunun modellerin kısıtlarını gerçekten görebilmesi için çoğu matematiksel hesaplamanın ayrıntılarına yer vermek gerekmiştir. Son bölüm, popülasyon dinamiğini matematiksel bir bakış açısıyla analiz edilebilecek çok sayıda güncel sorununa odaklanmaktadır. Daha fazla bilgi edinmek isteyenler için, her bölümün sonunda yer alan referans listeleri, orijinal makalelerin indirilebileceği web sitelerini de içermektedir.

Bu uzunluktaki bir kitapta, bugüne kadar gerçekleştirilen tüm çalışmaların eksiksiz bir portresini vermek veya konuya katkıda bulunan tüm bilim in-

---

<sup>1</sup> *Les Théories mathématiques des populations*, Presses Universitaires de France, Paris, 1986.

sanlarından söz etmek mümkün olmamıştır. Yapılan seçim, özellikle son birkaç on yıl içinde gerçekleştirilen ve söz edilmesi gerekli görülen çalışmalardan oluşan keyfi bir içeriğe sahiptir. Yine de seçilen örneklemin yeterince temsil edici olduğunu ve bu alanda çalışan ve çalışmalarından bahsedilmeyen kişilerin üzülmeyeceğini umuyorum.

Bu kitabın ideal okuyucu profili aşağıdaki gibidir:

- Görmek zorunda oldukları matematik dersleri ile çevrelerindeki dünya arasında ne gibi bağlantılar olabileceğini merak eden lise ve üniversite öğrencileri veya popülasyon dinamikleri ile ilgili bir konu üzerinde kişisel çalışma hazırlayan öğrenciler.
- Derslerini daha çekici hale getirmeye çalışan matematik öğretmenleri. Dört temel işlem bilgisi 1, 2 ve 5 bölümlerinin çoğunu anlamak için yeterlidir. Bölüm 3 logaritma uygulamalarına bir giriş olarak kullanılabilir. Bu kitapta ayrıca: 1, 3, 8, 11, 14, 21, 23, 24 bölümlerinde rekürans denklemlerine; 4, 6, 12, 13, 16 bölümlerinde diferansiyel denklemlere; 20, 25 bölümlerinde kısmi türevli denklemlere; 10 bölümünde bir integral denklemine; ve 2, 7, 8, 9, 15, 16, 17, 18, 19, 22 bölümlerinde olasılık teorisinin uygulamalarına yer verilmiştir.
- Demografi, epidemiyoloji, genetik veya ekolojiye zaten aşina olan ve temel çalışma alanlarını benzer matematiksel modeller içerebilecek diğer alanlarla karşılaştırmaya istekli kişiler.
- Bilim tarihi ile ilgilenen okuyucular.

Türkçe versiyon için, DeepL yazılımı tarafından üretilen otomatik çeviriyi okuyan ve düzelten Doç. Dr. Meltem Gölgeli'ye, Doç. Dr. Elif Demirci'ye ve Prof. Dr. Fatihcan M. Atay'a teşekkür ederim.

## Bölüm 1

### Fibonacci dizisi (1202)

Fibonacci olarak da anılan Pisa'lı Leonardo 1202 yılında, Arap matematikçiler tarafından da benimsenmiş olan Hint ondalık sayı sistemini Avrupa'da yaygınlaştıran bir kitap yayınladı. Kitapta verilen birçok örnek arasından bir tanesi tavşan popülasyonunun büyümesine atıfta bulunmaktadır. Bu örnek, bir popülasyonun dinamiklerini anlatan matematiksel modellerin en eski örneklerindedir.

Ölümünden çok sonra Fibonacci adını alan Pisa'lı Leonardo, 1170 yılı dolaylarında, o yıllarda Akdeniz dünyasında ticari ve askeri gücünün doruğunda olan Pisa Cumhuriyeti'nde doğdu. Fibonacci'nin babası 1192 yılı civarında Cumhuriyet tarafından bir ticaret merkezini işletmek üzere şimdiki Cezayir'de bulunan Bejaia limanına gönderildi. Oğlu da kısa bir süre sonra tüccar olmaya hazırlanmak üzere ona katıldı. Leonardo, Arapların Hindistan'dan getirdikleri ve bugün de hemen aynı biçimde kullanılan ondalık sayı sistemini öğrenmeye başladı: 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 ve 9. Akdeniz çevresinde iş için seyahat ederken, farklı sayı sistemlerini karşılaştırdı ve Arap matematiğini inceledi. Pisa'ya döndüğünde, 1202'de yeni sayı sistemini açıkladığı ve muhasebe, ağırlık ve para birimi dönüşümleri, faiz oranları ve diğer birçok uygulama için nasıl kullanılacağını gösterdiği *Liber abaci* ("Hesaplama Kitabı") adlı Latince bir kitabı yazmayı tamamladı. Ayrıca Araplar tarafından bilinen cebir ve aritmetik sonuçlarının çoğunu bir araya getirdi.

Fibonacci kitabında, bugün popülasyon dinamiği olarak adlandırılan bir problemi ele almıştır. Ancak bu problem, ilgisiz bir çok konunun arasında yalnızca cebirsel bir alıştırmaya olarak görülmektedir. Öyle ki, kitabın bir önceki bölümü,  $28 = 14 + 7 + 4 + 2 + 1$  gibi çarpanlarının toplamı olarak yazılabilen mükemmel sayılar hakkında olup, bir sonraki bölümü ise dört denklemden oluşan doğrusal bir sisteme karşılık gelen dört kişi arasındaki para paylaşımı ile ilgili bir problem hakkındadır. Burada, söz konusu popülasyon probleminin Latince'den bir çevirisine yer verilmiştir:

"Bir adamın kapalı belirli bir alanda bir çift tavşanı vardır. Hayvanlar doğaları gereği, ikinci aydan itibaren her ay yeni bir çift tavşan yavruluyorlar ve yeni tavşan çifti de bir ay içinde ergin-



leşiyorsa, başlangıçtaki tavşan çiftinden bir yılda kaç tavşan ürettiği bilinmek istenmektedir.”

İlk ayın başında bir çift yeni doğmuş tavşan varsa, bu çift bir ay sonra henüz doğurman olmayacak ve ikinci ayın başında hala sadece bir çift tavşan olacaktır. Bu tavşan çifti üçüncü ayın başında başka bir çift doğuracak, böylece toplamda iki çift olacaktır. İlk tavşan çifti dördüncü ayın başında tekrar bir çift daha doğuracaktır. Ancak ikinci tavşan çifti henüz doğurman olmayacaktır. Böylece dördüncü ayda sadece üç çift tavşan bulunacaktır.

Modern notasyonlar kullanılarak açıklanırsa,  $n$ -inci ayın başındaki tavşan çiftlerinin sayısı  $P_n$  olsun.  $(n + 1)$ -inci aydaki tavşan çifti sayısı  $P_{n+1}$ ,  $n$ -inci aydaki tavşan çifti sayısı  $P_n$  ile  $(n + 1)$ -inci aydaki yeni doğan tavşan çifti sayısının toplamıdır. Ancak sadece en az iki aylık olan tavşan çiftleri  $n + 1$ -inci ayda yeni tavşan çiftleri yavrularlar. Bunlar  $n - 1$ -inci ayda zaten var olan çiftlerdir ve sayıları  $P_{n-1}$ 'dir. Yani

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

Bu bir yineleme (rekürans) bağıntısıdır:  $n + 1$ -inci aydaki nüfusu önceki aylardaki nüfusun bir fonksiyonu olarak verir. Böylece, Fibonacci  $1 + 1 = 2$ ,  $1 + 2 = 3$ ,  $2 + 3 = 5$ ,  $3 + 5 = 8$ , vb. olacak şekilde aşağıdaki tabloyu kolaylıkla oluşturabilmiştir:

$n$	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

Aslında Fibonacci,  $n = 2$  ayındaki durumu başlangıç koşulu olarak kabul etmiştir.  $P_{14} = 144 + 233 = 377$  olduğundan, başlangıç noktasından on iki ay sonra 377 çift tavşan elde etmiş ve bu sayı dizisinin sonsuza kadar devam edebileceğini görebilmiştir.

Fibonacci 1202 yılından sonra, 1220'de *Practica geometriæ* ve 1225'te *Liber quadratorum* ("Kareler Kitabı") gibi birkaç kitap daha yazmıştır. Şöhreti sayesinde, bilime değer veren imparator II. Frederick ile tanışmıştır. 1240 yılında Pisa Cumhuriyeti Fibonacci'ye yıllık bir emekli maaşı bağlamıştır. Kendisinin ölüm yılı bilinmemektedir.

Sonraki yüzyıllar boyunca Fibonacci'nin tavşan problemi unutulmuş ve popülasyon dinamikleri için matematiksel modellerin geliştirilmesinde bir etkisi olmamıştır. Birçok bilim insanı çalışmalarında aynı sayı dizisiyle karşılaşmış ancak Fibonacci'ye ya da ilişkili herhangi bir popülasyona atıfta bulunmamışlardır. Kepler'in birçok kitabında  $P_{n+1}/P_n$  oranının  $n$  sonsuza yaklaşıırken  $\phi = (1 + \sqrt{5})/2$  altın oranına yakınsadığı belirtilmektedir ki bu pek

çok popülasyon modelinde ortak olan bir özelliğin özel bir halidir: geometrik olarak artma eğilimi (bkz. 3 ve 21 bölümleri). 1728 yılında Daniel Bernoulli, genel yinelemeli seriler üzerinde çalışırken tam formülü elde etmiştir

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

Fibonacci'nin bütün çalışmaları on dokuzuncu yüzyılda yayımlanmıştır. O zamandan beri ( $P_n$ ) dizisi, eğlence amaçlı matematik kitaplarında Fibonacci dizisi adı altında bulunabilir.

Bir tavşan popülasyonunu modellemek için kullanılan Fibonacci dizisini oluşturan hipotezlerin gerçekçi olmadığı açıktır: ölüm olmaması, cinsiyet ayrımı olmaması vs. Son yıllarda biyolojide bu diziye olan ilgi, bazı bitkilerin örneğin çam kozalaklarında 8 ve 13 veya ayçiçeklerinde 34 ve 55 gibi bazı  $P_n$  sayılarını içeren yapılara sahip olmalarından kaynaklanmaktadır. Hatta *The Fibonacci Quarterly* adlı bilimsel bir dergi tamamen Fibonacci dizisinin özelliklerine ve dizinin uygulamalarına adanmıştır!

### Daha fazla okuma

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)

## Bölüm 2

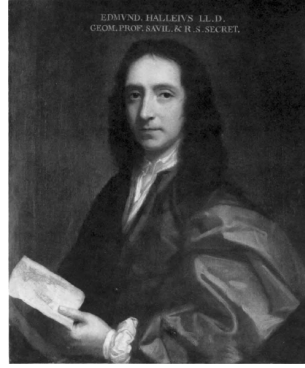
### Halley'in yaşam tablosu (1693)

1693 yılında ünlü İngiliz astronom Edmond Halley, Caspar Neumann tarafından *Royal Society*'ye iletilen Breslau şehrinin doğum ve ölüm kayıtlarını inceledi. Aynı yıl doğanlardan oluşan bir topluluktan belli bir yaşa kadar hayatta kalanların sayısını gösteren bir yaşam tablosu hazırladı. Bu tabloyu aynı zamanda hayat annüitelerinin maliyetini hesaplamak için de kullandı. Bu bölüm, söz konusu çalışma ve Halley'in hayatına değinerek Graunt, Petty, De Witt, Hudde, Huygens, Leibniz ve de Moivre gibi kişilerin ilgisini çeken "politik aritmetik" ve olasılık teorisinin ilk gelişmeleriyle ilişkilendirmektedir.

Edmond Halley 1656 yılında Londra yakınlarında doğdu. Babası zengin bir sabun üreticisiydi. Edmond, genç yaşlarında astronomiye ilgi duydu ve Oxford Üniversitesi *Queen's College*'de eğitimine başladı. 1675'te Greenwich Gözlemevi açıldığında Halley çoktan Kraliyet Astronomu Flamsteed'i ziyaret edebilmişti. Saint Helena adasına gidip güney yarımküreden görülebilen yıldızların bir katalogunu oluşturmak için 1676'dan 1678'e kadar çalışmalarına ara verdi. İngiltere'ye döndüğünde Kraliyet Bilimler Akademisi (*Royal Society*)'nin üyesi oldu. Saint Helena'ya yaptığı yolculuk sırasında rüzgârların sirkülasyonu üzerine yaptığı gözlemlerini de yayınladı. 1684 yılında, Kepler'in gezegensel hareket yasaları ile güneşin uyguladığı çekim kuvveti arasındaki bağlantıyı tartışmak için Cambridge'de Newton'u ziyaret etti. Newton'u ünlü *Doğa Felsefesinin Matematiksel İlkeleri* kitabını yazmaya teşvik etti ve kitabın basım masraflarını üstlendi. O sırada *Royal Society*'de genel sekreter olarak çalışmaktaydı. 1689'da su altı dalışı için bizzat kendisinin test ettiği bir dalış çanı tasarladı.

Aynı zamanlarda, Breslau'da yaşayan bir ilahiyatçı olan Caspar Neumann, yaşadığı kentteki doğum ve ölüm sayıları hakkında veri toplamaktaydı. Breslau, o zamanki Habsburg İmparatorluğu'na aitti (bugünkü Polonya'da bulunmakta ve Wrocław olarak adlandırılmaktadır). Toplanan veriler insanların hangi yaşta öldüğü bilgisini de içeriyordu. Bu verilerden belirli bir yaşa kadar hayatta kalma olasılığını gösteren bir yaşam tablosu oluşturulabilirdi.

İlk yaşam tablosu 1662 yılında Londra'da *Ölüm Kayıtları Üzerine Do-*



Şekil 2.1: Halley (1656–1742)

*gal ve Siyasi Gözlemler* başlıklı bir kitapta yayınlanmıştır. Bu kitap genellikle hem istatistiğin hem de demografinin kurucu metni olarak kabul edilir ve biraz tuhaf bir özelliği vardır. Öyle ki bugün hala kitabın kapağında yazar olarak ismi geçen Londra’lı tüccar John Graunt tarafından mı yoksa *Royal Society*’nin kurucularından biri olan arkadaşı William Petty tarafından mı yazıldığı merak konusudur.

Her halükarda, kitapta yer alan yaşam tablosu, on yedinci yüzyılın başından beri Londra’daki defin ve vaftizlerin düzenli olarak bildirildiği bültenlerden yararlanmaya çalışmıştır. Bu bültenler aslında insanları tekrarlayan veba salgınları hakkında bilgilendirmek için kullanılmaktaydı. Bu nedenle, bültenler insanların hangi yaşta öldüklerini değil onların ölüm nedenlerini içermekteydi. Hayatta kalma şansını yaşın bir fonksiyonu olarak veren bir yaşam tablosu elde etmek için, Graunt veya Petty’nin farklı ölüm nedenlerinin yaş gruplarıyla nasıl ilişkilendirileceğini tahmin etmeleri gerekiyordu. Yani bu yaşam tabloları büyük hatalar içermeye potansiyeline sahipti. Yine de bu kitap çok başarılı oldu ve 1662–1676 yılları arasında beş baskı yaptı. Avrupa’da birçok şehir Londra’dakine benzer bültenler yayımlamaya başladı.

Bu ilk yaşam tablosundan yaklaşık otuz yıl sonra, Leibniz’in önerisi üzerine Neumann, *Royal Society*’nin sekreteri Henri Justel’e Breslau şehrinin 1687-1691 yıllarına ait demografik verilerini gönderdi. Justel kısa bir süre sonra öldü ve Halley bu verileri analiz ederek sonuçlarını 1693 yılında *Philosophical Transactions of the Royal Society* dergisinde yayımladı. Makalesinin adı *Breslau kentindeki doğum ve defin kayıtlarından elde edilen verilere dayanarak hayat annüitelerin maliyetini tespit etme girişimi ile ortalama yaşam sürelerine ilişkin bir tahmin*’dir.

Halley, beş yıllık dönem boyunca Breslau’daki doğum sayısının ölüm sayısına aşağı yukarı eşit olduğunu, dolayısıyla toplam nüfusun neredeyse sabit

olduğunu tespit etmiştir. Analizi basitleştirmek için nüfusun tam olarak sabit durumda olduğunu varsaymıştır: yıllık doğum sayısı (buna  $P_0$  diyelim), toplam nüfus,  $k$  yaşındaki bireylerin sayısı ( $P_k$ ) ve  $k$  yaşındaki bireylerin yıllık ölüm sayısı ( $D_k$ ) zaman içinde sabittir. Burada Breslau'dan elde edilen verilerin ilginç bir özelliğini daha vurgulamaktadır, çünkü böyle bir basitleştirme, istatistiklerin kırsal kesimden gelen nüfus akışından etkilendiği Londra gibi hızlı büyüyen bir şehir için mümkün olmayacaktır.

Tablo 2.1: Halley'in  $k$  yaşındaki  $P_k$  nüfusunu gösteren yaşam tablosu.

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

Breslau'dan alınan verilerde yıllık ortalama doğum 1.238 olarak elde edilmiştir: Halley'in  $P_0$  için aldığı bu değerdir. Prensipte olarak, Halley bu verileri kullanarak her  $k \geq 0$  için  $k$  yaşındaki insanlar arasındaki ölüm sayısının yıllık ortalama değerini  $D_k$  de hesaplayabilecektir.

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

formülü kullanarak  $P_k$  değerini veren 2.1 tablosunu oluşturmuştur. Benzer şekilde,  $D_k$  değerlerini de  $D_k = P_k - P_{k+1}$  formülünden elde etmek mümkündür:  $D_0 = 238$ ,  $D_1 = 145$ ,  $D_2 = 57$ ,  $D_3 = 38$  gibi. Aslında Halley, ya sayıları yuvarlamak için (burada  $D_1$ ,  $P_1 = 1.000$  olacak şekilde biraz değiştirilmiştir) ya da beş yıllık bir çalışmada ileri yaşlardaki ölümlerin sayısının az olmasından kaynaklanan bazı düzensizlikleri ortadan kaldırmak için sonuçlarını yeniden düzenlemiştir. Tablodaki tüm  $P_k$  sayılarının toplamını alan Halley, Breslau'nun toplam nüfusu hakkında 34.000'e yakın bir tahmin elde etmiş-

tir<sup>1</sup>. Özetle bu yöntemin en büyük avantajı resmi bir nüfus sayımı gerektirmemesi, sadece doğum ve ölüm sayıları ile insanların birkaç yıl içinde hangi yaşta öldüklerinin bilinebilmesidir.

Halley'in yaşam tablosu on sekizinci yüzyılda çeşitli çalışmalar için referans olarak kullanılmıştır (bkz. Bölüm 4). Aslında,  $P_k$  değerleri Breslau şehrine özgü olsa da,  $P_{k+1}/P_k$  oranının, kişinin  $k$  yaşına ulaştığının bilinmesi koşuluyla  $k + 1$  yaşına kadar hayatta kalma olasılığı olduğu düşünülebilir. Bu olasılık, dönemin diğer Avrupa şehirlerinin nüfusları için de makul bir şekilde kullanılabilmiştir. Örneğin, bir yaşındaki bir çocuğun 10 yaşına ulaşma olasılığının 1.000'de 661 veya 20 yaşına ulaşma olasılığının 1.000'de 598 olması beklenebilir.

Halley ayrıca yaşam tablosunu, hayat anüitelerinin maliyetini hesaplamak için de kullanmıştır. On altıncı ve on yedinci yüzyıllar boyunca, birçok şehir ve eyalet para toplamak için vatandaşlarına bu tip yıllık anüiteler satıyorlardı. Anüite satın alanlar, ölümlerine kadar her yıl, başlangıçta ödenen miktarın belirli bir yüzdesine eşit ve genellikle o zamanın faiz oranının iki katı olan, ancak müşterinin yaşından bağımsız olarak sabit bir miktar para alıyorlardı. Elbette çok uzun yaşam beklentisi olan çok sayıda insan bu anüiteleri satın alırlarsa kurum iflas riskiyle karşı karşıya kalıyordu. Güvenilir bir yaşam tablosu olmadan bu sorun doğru bir şekilde ele alınamazdı.

1671'de Hollanda başbakanı Johan De Witt ve Amsterdam Belediye Başkanlarından Johannes Hudde, hayat annüitelerinin maliyetini hesaplama sorununu zaten düşünmüşlerdi. Fransız birliklerinin işgalinden korktukları için orduyu güçlendirmek üzere para toplamak istiyorlardı. Ellerinde, birkaç on yıl önce hayat anüitesi satın almış insanlara, özellikle de bu insanların anüiteleri satın aldıkları ve öldükleri yaşa ilişkin veriler vardı. Anüitelerin maliyetini aşağı yukarı doğru hesaplamayı başarmışlardı, ancak yöntemleri daha sonradan unutuldu. Ertesi yıl Hollanda işgal edildi ve başbakan De Witt halk tarafından linç edildi.

Halley, 1693 yılında Breslau'nun yaşam tablosunu kullanarak ve faiz oranını %6 kabul ederek bu sorunu yeniden ele aldı. Kendisinin hesaplama yöntemi basitti: Kabul edelim ki faiz oranı  $i$  olsun.  $R_k$ ,  $k$  yaşındaki bir kişinin bir anüite satın alabileceği tutar, diyelim ki yılda bir pound olsun. Bu kişinin  $k + n$  yaşında hala hayatta olma olasılığı  $P_{k+n}/P_k$ 'dir. Devletin kişinin bu yaşa ulaşması halinde ödemeyi taahhüt ettiği tutar, başlangıçtaki miktarın  $1/(1+i)^n$  poundunun  $i$  faiz oranıyla değerlendirilmesinden elde edilebilir. Dolayısıyla, başlangıçtaki meblağın sadece anüite ödemeleri için kullanılacağı gibi basit-

<sup>1</sup>Halley, 84 yaşın üzerindeki kişiler için bu toplamın 107 olduğunu belirtmiştir.

leştirici bir varsayımla  $R_k$  tutarı şu şekilde olmalıdır:

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

Halley böylece, gerekli başlangıç toplamını elde etmek için istenen rantın çarpılması gereken  $R_k$  faktörünü gösteren Tablo 2.2’i elde etmiştir. Buna göre, 20 yaşındaki bir birey her yıl başlangıç meblağının  $1/12,78 \approx \%7,8$ ’ini alacakken 50 yaşındaki bir birey, daha az ömrü kaldığından başlangıç meblağının  $1/9,21 \approx \%10,9$ ’unu alacaktır. Faiz oranının iki katının, başlangıç tutarının  $\%12$ ’sine eşit bir yıllık ödemeye ya da eşdeğer olarak yıllık ödemenin 8,33 katına eşit bir tutara karşılık geleceğine dikkat ediniz.

Tablo 2.2: Yaşamlar üzerine yıllık gelirlerin fiyatını veren çarpım faktörü.

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

Hesaplamalar elbette oldukça zahmetlidir. Aslında Halley  $P_{k+n}/(1+i)^n$  genel terimini daha hızlı elde etmek için logaritma tablolarını kullanabilirdi. Tablosu 84 yılın üzerindeki  $P_k$  değerlerini göstermediğinden, kendisinin hesaplamalarını tam olarak kontrol etmek mümkün değildir. Sonuç olarak, Halley’in çalışmasının o dönemde yaşam anüitelerinin hesaplanmasında bir etkisi olmadı. İngiltere’de ve başka yerlerde birkaç on yıl boyunca, yaşam anüiteleri müşterinin yaşından bağımsız olarak, olması gerekenden çok daha düşük bir fiyattan, örneğin yıllık gelirin 7 katı olacak şekilde satılmaya devam edildi.

Yaşam tablolarında karşılaşılan sorular Halley’in zamanında birçok bilim insanının ilgisini çekmiştir. 1657’de olasılık teorisine adanmış ilk kitapçığın yazarı olan Hollandalı Christiaan Huygens, 1669’da kardeşi Graunt ile yazışmalarında yaşam tablosunu ve beklenen yaşam süresinin hesaplanmasını tartışmıştır<sup>2</sup>. Leibniz, Neumann’ı *Royal Society* ile temasa geçirmeden birkaç yıl önce, bir makalesinde yaşam beklentisinin hesaplanması hakkındaki çalışmalarını yayımlamıştır. 1709 yılında sıra Nikolaus I Bernoulli’ye gelmiştir. 1725’te Abraham de Moivre *Annüiteler Üzerine İncelemenin* tamamını yayınlamış ve özellikle (2.2) formülünün sadece birkaç terim içermesi nedeniyle  $R_k$  değerinin ileri yaşlar için kolayca hesaplanabileceğini ortaya koymuştur. Böylece (2.2)’den başlayarak geriye doğru yineleme formülü ola-

<sup>2</sup> $k$  yaşındaki yaşam beklentisi  $i = 0$  olmak üzere (2.2) formülü ile verilir.

rak

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

kullanılabileceği kanıtlanabilir. Halley'in 70 yaş için verdiği değeri kullanarak, Tablo 2.2'deki diğer değerler kontrol edilebilir<sup>3</sup>.

Demografiye odaklandığı bu dönemden sonra Halley, temel araştırma konularına geri dönmüştür. 1698 ve 1700 yılları arasında Dünya'nın manyetik alanının bir haritasını çizmek için Atlantik Okyanusu'nun etrafında yelken açmış, 1704 yılında Oxford Üniversitesi'nde profesör olmuştur. Ertesi yıl kuyruklu yıldızlar üzerine bir kitap yayınlamış ve Kepler'in 1607'de gözlemlediği 1682'de tekrar görülen kuyruklu yıldızın 1758'de geri döneceğini öngörmüştür: Bu yıldız "Halley kuyruklu yıldızı" olarak tanındı. Ayrıca Perga'lı Apollonius'un konikler üzerine yazdığı kitabın bir çevirisini yayınlamış ve 1720 yılında Flamsteed'in yerine Kraliyet Astronomu olmuştur. Navigasyon için büyük pratik öneme sahip bir sorun olan Ay'ın gözlemlenmesi ile denizde boylamın doğru bir şekilde belirlenmesi sorununu çözmeye çalıştı. Greenwich'te 1742 yılında 86 yaşında hayatını kaybetti.

### Daha fazla okuma

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, a.g.e., s. 29–32.
7. Le Bras, H.: *Naissance de la mortalité*. Gallimard, Paris (2000)

<sup>3</sup>Tabloda, özellikle 5 ve 15 yaş için birkaç hata olduğu görülüyor.



## Bölüm 3

# Euler ve nüfusların geometrik büyümesi (1748–1761)

Euler popülasyon dinamikleri hakkında pek çok vesileyle yazmıştır. 1748 tarihli *Sonsuzluk Analizine Giriş* adlı çalışmasındaki üstel fonksiyonla ilgili bölüm, bir nüfusun üstel büyümesiyle ilgili dört örnek içermektedir. 1760 yılında üstel büyümeyi nüfusun yaş yapısı ile ilişkilendiren bir makale yayınlamıştır. Bu çalışma, yirminci yüzyılda geliştirilen ve demografide önemli bir rol oynayan “kararlı” popülasyonlar teorisinin öncüsüdür. Euler, 1761 yılında Süssmilch’e demografi üzerine yazdığı tezin ikinci baskısında da yardımcı olmuştur. Ayrıca Fibonacci dizisinin bir çeşidi olan ilginç bir model üzerinde çalışmış, ancak ayrıntılı analizini yayınlamamıştır.

Leonhard Euler 1707 yılında İsviçre’nin Basel kentinde doğdu. Babası Protestan bir papazdı. Euler 1720 yılında üniversite eğitimine başladı. Ayrıca Leibniz ve Newton’dan sonraki kuşağın en ünlü matematikçilerinden biri olan Johann Bernoulli’den özel matematik dersleri aldı. Johann Bernoulli’nin iki oğluyla, Nikolaus II ve Daniel, arkadaşlık etti. Euler, 1727’de Saint Petersburg’da yeni kurulan Bilimler Akademisi’nde arkadaşı Daniel ile katıldı. Matematiğin yanı sıra fizik ve diğer birçok bilimsel ve teknik konuyla da ilgilendi. 1741 yılında Prusya Kralı Frederick II kendisini Berlin’deki Bilimler Akademisi’nin Matematik Bölümü başkanı olması için davet etti. Euler, mekanik (astronomi, elastisite, akışkanlar, katılar) ve matematiğin (sayılar teorisi, cebir, sonsuz seriler, temel fonksiyonlar, kompleks sayılar, diferansiyel ve integral hesap, diferansiyel ve kısmi diferansiyel denklemler, optimizasyon, geometri) tüm alanlarının yanı sıra demografi üzerine de çok sayıda makale ve kitap yayınladı. Kendisi zamanının en üretken matematikçisiydi.

1748’de Euler Latince olarak *Sonsuzluk Analizine Giriş* başlıklı bir inceleme yayınladı. Üstel fonksiyonlar ve logaritmalarla ilgili bölümde biri müzikal gamların matematiksel teorisi, ikincisi faizli bir kredinin geri ödenmesi ve diğer dördü de popülasyon dinamikleri üzerine altı örneği ele aldı. Euler son örneğinde  $P_n$  popülasyonunun  $n$  yılındaki büyüklüğünün tüm  $n$  tamsayıları için

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



Şekil 3.1: Euler (1707–1783)

denklemleri sağladığını varsaymıştır. Burada, büyüme oranı  $x$  pozitif bir reel sayıdır. Başlangıç koşulu  $P_0$ 'ten başlamak üzere,  $n$  yılındaki popülasyon büyüklüğü

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

denklemleriyle verilmiştir. Buna geometrik veya üstel büyüme denir. Euler'in ilk örneği

“Belli bir bölgede, belli bir zamanda 100.000 kişinin yaşadığı biliniyor ve nüfus her yıl otuzda bir oranında artıyorsa, bu bölgede 100 yıl sonraki nüfusu bilmek istemekteyiz.”

sorusunu sormaktadır. Sorunun yanıtı  $P_{100} = (1 + 1/30)^{100} \times 100.000 \approx 2.654.874$ 'dir. Euler bu örnek için 1747 yılında Berlin'de yapılan ve nüfusun 107.224 olarak tahmin edildiği nüfus sayımından esinlenmiştir. Yaptığı hesaplama, bir topluluğun nüfusunun bir yüzyıl içinde on kattan fazla artabileceğini göstermektedir. O dönemde Londra kentinin nüfusu için gözlenen de tam olarak budur.

$(1 + 1/30)^{100}$  ifadesinin modern bir hesap makinesi ile hesaplanmasının çok kolay olduğu düşünülebilir. Ancak Euler'in zamanında elle yapılan çok sayıda çarpma işleminden kaçınmak ve sonucu hızlı bir şekilde elde etmek için logaritma kullanmak gerekmektedir. Önce  $P_{100}$ 'un onluk logaritması (10 tabanında) hesaplanır ardından logaritmanın temel özelliği  $\log(ab) = \log a + \log b$  kullanılarak

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

elde edilirdi.

Logaritma 1614 yılında İskoçyalı John Napier tarafından ortaya konulmuştur. Arkadaşı Henry Briggs 1617’de ilk ondalık logaritma tablosunu yayınlamıştır. 1628 yılında Hollandalı Adriaan Vlacq, 1’den 100.000’e kadar olan tam sayıların ondalık logaritmalarını içeren bir tablo yayınlayarak Briggs’in çalışmasını tamamlamıştır. Bu, Euler’in

$$\log 30 \approx 1,477121255, \quad \log 31 \approx 1,491361694$$

ve son olarak  $\log P_{100} \approx 6,4240439$ ’ü elde etmek için kullandığı türden bir tablodur. Geriye logaritması bilinen  $P_{100}$  sayısını bulmak kalmaktadır. 1’den 100.000’e kadar olan tam sayıların ondalık logaritmaları 0 ile 5 arasında değiştiğinden, bunun yerine  $P_{100}/100$ ’nın logaritması aranır ki bu da 4,4240439’dır. Logaritma tablosunda  $\log 26.548 \approx 4,424031809$  ve  $\log 26.549 \approx 4,424048168$ ’un olup olmadığı kontrol edilebilir. Logaritmik fonksiyonu 26.548 ile 26.549’i birleştiren düz bir doğru ile değiştiren Euler

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

değerini elde etmiştir. Yani  $P_{100} \approx 2.654.874$ .

Euler’in kitabında nüfus dinamikleri ile ilgili ikinci örnek şu şekildedir:

“Tufandan sonra tüm insanlar altı kişilik bir nüfustan türediğine göre, iki yüz yıl sonra nüfusun 1.000.000 olduğunu varsayarsak, yıllık artış oranını bulmak istemekteyiz.”

Yani  $10^6 = (1 + x)^{200} \times 6$  ifadesinden bir cep hesap makinesi ile  $x = (10^6/6)^{1/200} - 1 \approx 0,061963$  sonucunu elde ederiz. Logaritma tabloları yardımıyla  $\log(10^6) = 200 \log(1 + x) + \log 6$  kullanılarak  $\log(1 + x) = (6 - \log 6)/200 \approx 0,0261092$  ve  $1 + x \approx 1,061963$  elde edilir. Böylece Euler, nüfusun yılda  $x \approx 1/16$  artacağı sonucuna varabilmiştir. Bu örneğin kökenini anlamak için, dönemin filozofların İncil’deki hikayelerin doğruluğunu inkar etmeye başladıklarını hatırlamak gerekir. Gerçekçi bir okuma, Tufan zamanını hayatta kalanlarla birlikte -Nuh paygamber, üç oğlu ve eşleri- M.Ö. 2350 yılı civarı olarak belirleyecektir. Yaratılış kitabı şöyle der:

“Nuh’un üç oğlu bunlardı. Yeryüzüne yayılan bütün insanlar onlardan türedi.”

Tufan’dan sonra yılda 1/16 (ya da %6,25) oranında bir nüfus artışı Euler’e pek de gerçek dışı görünmemişti. Protestan bir papazın oğlu olduğu ve hayatı boyunca dindar kaldığı için şu sonuca varmıştır:

“Bu nedenle, inanmayanların bu kadar kısa bir süre içinde tüm yeryüzünün tek bir insandan türeyerek doldurulamayacağına ilişkin itirazları oldukça gülünçtür<sup>1</sup>.”

Euler ayrıca, eğer büyüme Tufan’dan 400 yıl sonrasına kadar aynı hızda devam etseydi, nüfusun  $(1+x)^{400} \times 6 = (10^6/6)^2 \times 6 \approx 166$  milyar olacağını belirtmiştir:

“Ancak, dünya bu nüfusu hiçbir zaman kaldıramayacaktır.”

Bu fikir yarım yüzyıl sonra Malthus tarafından büyük ölçüde geliştirilecektir (bkz. 5 bölümü).

Euler’in üçüncü örneği

“Her yüzyılda insan nüfusu iki katına çıkıyorsa, yıllık büyüme oranı nedir?”

sorusunu sormaktadır.  $(1+x)^{100} = 2$  olduğundan, cep hesap makinesi ile  $x = 2^{1/100} - 1 \approx 0,00695$  değerini buluruz. Logaritma tabloları ile  $100 \log(1+x) = \log 2$ ’dir. Yani  $\log(1+x) \approx 0,0030103$  ve  $1+x \approx 1.00695$ ’dir. Dolayısıyla nüfus her yıl  $x \approx 1/144$  oranında artar. Dördüncü ve son örnek de benzer şekilde

“Eğer insan nüfusu her yıl 1/100 oranında artıyorsa, nüfusun on katına çıkmasının ne kadar süreceğini öğrenmek istemekteyiz.”

sorusuna cevap aramaktadır.  $(1 + 1/100)^n = 10$  denkleminde  $n \log(101/100) = 1$  değerini buluruz. Yani  $n = 1/(\log 101 - 2) \approx 231$  yıldır. Nüfus dinamikleri ile ilgili olarak 1748 tarihli *Sonsuzluk Analizine Giriş* kitabında bulunabileceklerin hepsi bu kadardır. Euler birkaç yıl sonra bu konuya daha kapsamlı bir şekilde geri dönecektir.

1760 yılında Berlin’deki Bilimler Akademisi’nin tutanaklarında *İnsan türünün mortalite ve çoğalması üzerine genel bir araştırma* başlıklı bir çalışma yayınladı. Bu çalışma, Euler’in popülasyonların geometrik büyümesine ilişkin önceki analizleri ile yaşam tabloları hakkındaki öncül çalışmalar arasında bir tür sentezdi (bkz. Bölüm 2). Euler örnek olarak şu problemi ele almıştır:

<sup>1</sup>Graunt tarafından 1662 yılında yayınlanan kitapta (bkz. 2 bölümü) da benzer bir ifade yer almaktadır:

“Adem ve Havva gibi bir çift, Kutsal Kitap’a göre dünyanın yaşı olan 5.160 yılın her 64 yılında nüfusu ikiye katlayarak, şu anda içinde bulunandan çok daha fazla insan üretecektir. Bu nedenle dünya, bazılarının boş yere hayal ettiği gibi 100 bin yıldan ya da Kutsal Kitap’ın belirttiğinden daha yaşlı değildir.”

“Bir yıl boyunca gerçekleşen doğum ve defin sayılarını bilinmesi durumunda belirli bir ölüm oranı varsayımı için yaşayan tüm bireylerin sayısını ve yıllık artışını bulmak.”

Euler burada aşağıdaki sayıların bilindiğini varsayımıştır:

- $n$  yılı boyunca gerçekleşen doğum sayısı  $B_n$ ’dir;
- $n$  yılı boyunca gerçekleşen  $B_n$  ölüm sayısı  $D_n$ ’dir;
- $k \geq 1$  yaşına ulaşan yeni doğanların oranı  $q_k$ ’dır.

$n$  yılındaki nüfus  $P_n$  olsun. Euler, ayrıca iki örtük varsayımda daha bulunmuştur:

- nüfus geometrik olarak artar:  $P_{n+1} = rP_n$  ( $r = 1 + x$  olarak alıyoruz);
- doğumlar ve nüfus arasındaki oran sabittir:  $B_n/P_n = m$ .

Bu iki varsayım, doğum sayısının geometrik olarak ve aynı oranda arttığı anlamına gelmektedir:  $B_{n+1} = rB_n$ . Euler daha sonra yüz yıllık aralıklarda, örneğin  $n = 0$  ve  $n = 100$  yılları arasında, kimsenin yüz yıldan fazla hayatta kalmadığını varsayarak nüfusun durumunu ele almıştır. Matematiksel bir ifade ile,  $P_{k,n}$  ( $k \geq 1$ ) sembolü  $n - k$  yılında doğan ve  $n$  yılının başında hayatta olan nüfusu göstermektedir.  $P_{0,n} = B_n$ ,  $n$  yılı boyunca gerçekleşen doğumların sayısını gösterebilir. Sağlık katsayısı  $q_k$ ’nın tanımından  $P_{k,n} = q_k P_{0,n-k} = q_k B_{n-k}$  elde ederiz. Yani

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

Bu denklemin her iki tarafını  $r^{100} P_0$  ile bölerek

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

eşitliğini elde ederiz ki, bu eşitlik demografide bazen “Euler denklemi” olarak adlandırılmaktadır. Doğumlar ve ölümler ayrı ayrı değerlendirildiğinde

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

eşitliğini elde ederiz. Dolayısıyla ölüm sayısı da geometrik olarak artar:  $D_{n+1} = rD_n$ . Üstelik,

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

eşitliği sağlar. Bu sonucu (3.1) denkleminde yerine koyduğumuzda, sonuç olarak

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

denklemine ulaşırız. Burada geriye sadece bir bilinmeyen kalır:  $r$ .  $r$  diğer parametrelerin bir fonksiyonu olarak elde edilemediğinden, bu denklem genellikle kapalı(implicit) denklem olarak adlandırılır. Ancak  $r$ 'nin sabit bir değeri için (3.4) denkleminin sol ve sağ taraflarını hesaplanabilir ve denklemin iki tarafı eşit olana kadar  $r$ 'nin farklı değerler alması sağlanabilir. Bu şekilde elde edilen  $r$  değeri, nüfusun  $x = r - 1$  büyüme oranını verir. (3.1) ve (3.3) denklemlerinden,  $P_n$  nüfusu için aşağıdaki ifadeyi elde ettiğimize dikkat ediniz:

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

Nüfus durağan olduğunda ( $r = 1$ ), bu ifade Halley tarafından Breslau şehrinin nüfusunu tahmin etmek için kullanılan ifade ile aynıdır (bkz. bölüm 2).

Euler ayrıca aşağıdaki soruyu da değerlendirmiştir:

“Mortalite ve doğurganlık hipotezleri, eğer yaşayan tüm bireylerin sayısı biliniyorsa, her yaşta kaç kişi olacağını bulmak için verilir.”

Sağkalım katsayıları  $q_k$  ve doğurganlık katsayısı  $m$  bilindiğinden, büyüme oranı  $r$ , (3.1) denkleminde hesaplanabilir.  $n$  yılı boyunca,  $n - k$  yılında doğan insan sayısı  $q_k B_{n-k} = q_k B_n / r^k$  ( $q_0 = 1$  için)'dir. Dolayısıyla,  $k$  yaşındaki toplam nüfusun oranı

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

olarak bulunur. Bu oran sabittir. Lotka'nın terminolojisini kullanarak (bkz. Bölüm 10), nüfusun “kararlı” olduğu söylenir. Yani, yaş piramidi zaman içinde şeklini korur.

Euler daha sonra, nüfusun durağan olmadığı ancak geometrik olarak arttığı durumlarda bir yaşam tablosu oluşturma problemini yeniden incelemiştir:

“Mortalite yasasını bulmak için, tüm yaşayanların sayısını ve benzer şekilde bir yıl boyunca her yaştaki ölüm sayısıyla doğum sayısını bilmek.”

Euler, “mortalite kanunu” ile hayatta kalma katsayıları  $q_k$ 'lerin kümesini kasetmiştir. Artık toplam nüfusun resmi bir nüfus sayımı ile tespit edildiği varsayılmaktadır ki Halley'in zamanında durum böyle değildi (bkz. Bölüm 2).

(3.2) denklemi büyüme oranının

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

olduğunu göstermektedir.

$D_{k,n}$ ,  $n$  yılında  $k$  yaşında ölen insanların sayısı olsun: bu insanlar  $n - k$  yılında doğmuşlardır. Yani  $D_{k,n} = (q_k - q_{k+1})B_{n-k}$  olur. Fakat  $B_{n-k} = B_n/r^k$ 'dir. Bu nedenle hayatta kalma katsayıları  $q_k$ ,  $q_0 = 1$  olmak üzere tüm  $k \geq 0$  için

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

yineleme(rekürans) bağıntısı ile hesaplanabilir. Bu formül  $B_n$  ile çarpıldığında Halley tarafından  $r = 1$  durağan durumu için kullanılan formülü (2.1) verir. Euler, hayatta kalma katsayılarını  $q_k$  hesaplama yönteminin, veba salgınları, savaşlar, kıtlıklar gibi olağanüstü durumlar hariç nüfusun düzenli olarak arttığını varsaydığı gerçeğinde ısrarcı olmuştur. Euler'in zamanındaki nüfus sayımlarında (İsveç'te olduğu gibi) insanların yaşları kaydedilmiş olsaydı, bu varsayıma gerek kalmayacak ve  $q_k$  katsayıları daha kolay hesaplanabilecekti.

Hayatta kalma katsayıları  $q_k$  göz önüne alındığında, Euler ayrıca hayat anütelerinin tutarının nasıl hesaplanacağını göstermiştir. Halley ya da de Moivre'nin bu konudaki çalışmalarından bahsetmemiştir. Euler %5 faiz oranını ve 1742 yılında Hollandalı Willem Kersseboom tarafından yayınlanan yaşam tablosunu kullanmıştır.

Berlin Akademisi'nde demografi ile ilgilenen tek bilim adamı Euler değildi. Meslektaşı Johann Süßmilch 1741'de Almanca olarak, günümüzde tamamen demografiye adanmış ilk çalışma olarak kabul edilen *İnsan Neslinin Doğum, Ölüm ve Üreme Yoluyla Değişimindeki İlahi Düzen* başlıklı bir inceleme yayınlamıştı. Süßmilch ayrıca 1752 yılında *Berlin Şehrinin Hızlı Büyümesi Üzerine* adlı bir kitap yazmıştır.

Süßmilch 1761 yılında incelemesinin ikinci baskısını yayınlamıştır. *Nüfusların artış hızı ve ikiye katlanma süresi üzerine* başlıklı bölümde, Euler'in kendisi için geliştirdiği ilginç bir matematiksel modele yer vermiştir. Model Fibonacci'ninkine benzemekle birlikte insan nüfusuna odaklanmaktadır (bkz. bölüm 1). Euler, her ikisi de 0 yılında 20 yaşında olan bir çiftle (bir erkek ve bir kadın) başlayarak, insanların 20 yaşında evlendiklerini ve 40 yaşında öldüklerini ve her çiftin altı çocuğu olduğunu varsaymaktadır: 22 yaşında iki çocuk (bir erkek ve bir kız), 24 yaşında iki çocuk ve 26 yaşında son iki çocuk. Euler,  $2i$  yılındaki doğumların sayısı  $B_i$  olacak şekilde yılları ikişer ikişer



Şekil 3.2:  
Süssmilch (1707–1767)

sayarak her  $i \geq 1$  için

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

sonucuna varmıştır. Başlangıç koşulları  $-9 \leq i \leq 0$  için  $B_{-12} = 0$ ,  $B_{-11} = 0$ ,  $B_{-10} = 2$  ve  $B_i = 0$  değerlerine karşılık gelmektedir. Böylece Euler, Tablo 3.1'in ikinci sütununda gösterildiği gibi doğum sayısını hesaplayabilmiştir. O halde  $2i$  yılındaki  $D_i$  ölüm sayısı  $2i - 40$  yılındaki doğum sayısına eşittir:  $i \geq 10$  için  $D_i = B_{i-20}$  iken  $i \leq 9$  için  $D_i = 0$ 'dır.  $2i$  yılında hayatta olan insanların sayısı  $P_i$ ,  $2i - 2$  yılında hayatta olan insanların sayısı artı  $2i$  yılındaki doğumların sayısı eksi  $2i$  yılındaki ölümlerin sayısına eşittir:  $P_i = P_{i-1} + B_i - D_i$ .

Süssmilch'in kitabındaki bu bölüm, zaten Fibonacci dizisinden elde edilebilecek bir saptama ile sona ermektedir:

“Euler'in tablosunda var olduğu görülen düzensizlik, doğum sayısının yinelemeli seriler (rekürans serileri) olarak adlandırılan bir tür ilerlemeyi izlemesini engellemez [...] Bu ilerlemelerin başlangıçtaki düzensizlik ne olursa olsun, kesintiye uğramadıkları sürece geometrik bir ilerlemeye dönüşürler ve başlangıçtaki düzensizlikler yavaş yavaş azalır, neredeyse tamamen kaybolurlar.”

Kitap bu nüfus modelinin matematiği hakkında daha fazla bilgi vermemektedir. Ancak Euler, yaşamı boyunca yayınlanmamış olan *İnsan ırkının çoğalması üzerine* başlıklı eseriyle söz konusu çalışmayı çok daha ileri götürmüştür.  $B_i = cr^i$  biçimindeki, yani geometrik bir büyüme içeren (3.5) denkleminin çözümünü araştırırken, cebirsel basitleştirmelerden sonra 13. dereceden



Tablo 3.1: Euler'in tablosu.

$i$	Doğumlar	Ölümler	Nüfus
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

$i$	Doğumlar	Ölümler	Nüfus
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

$i$	Doğumlar	Ölümler	Nüfus
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

bir polinom denklemi elde etmiştir:

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

$r = 1$  değerine yakın bir çözüm aramış ve  $r^{13}$  değerini hesaplamak için bir logaritma tablosu kullanarak

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

sonucuna ulaşmıştır. Dolayısıyla (3.6) denkleminin kökü 1,09 ile 1,10 arasındadır. Bu aralıktaki bir doğru parçasıyla  $1 + r + r^2 - r^{13}$  fonksiyonuna yaklaşan Euler

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

sonucunu elde etmiştir. Yıllar ikiye ikiye sayıldığında, doğum sayısı her yıl  $\sqrt{r}$  ile çarpılma eğilimindedir. Eğer  $(\sqrt{r})^n = 2$  ise bu sayı her  $n$  yılda bir yani her  $n = 2 \log 2 / \log r \approx 15$  yılda bir ikiye katlanır. Asimptotik olarak  $B_i \approx c r^i$  olduğundan ve  $2i$  yılındaki ölümlerin sayısı  $D_i$ ,  $B_{i-20}$ 'ye eşit olduğundan,  $r^{20} \approx 6,25$  ile  $D_i \approx B_i / r^{20}$  elde ederiz. Doğum sayısı ölüm sayısının yaklaşık altı katıdır.  $i$  yılında hayatta olan insanların sayısı  $P_i$ ,  $B_i + B_{i-1} + \dots + B_{i-19}$ 'a eşit olduğundan

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

elde edilir. Toplam nüfus, doğum sayısının yaklaşık on katıdır.

Tablo 3.1'de gösterilen  $(B_i)$  dizisinin gerçekten de asimptotik olarak  $r^i$  gibi büyüdüğünü ispatlamak daha karmaşıktır. Abraham de Moivre'in rekürans serileri üzerine yaptığı çalışmalardan beri biliniyordu ki,  $f(x)$  rasyonel bir fonksiyon olmak üzere "doğurucu fonksiyon"

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

şeklinde ifade edilir. Euler bu yöntemi 1748'de *Sonsuzluk Analizine Gi-*

*riş* adlı eserinde açıklamıştır. Rekürans bağıntısı (3.5) gerçekten de

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

şeklinde yazılabilir. Buradan

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

elde edilir. Euler böyle bir rasyonel fonksiyonun,  $x_1, \dots, x_{13}$  sayıları  $1 - x^{11} - x^{12} - x^{13} = 0$  denkleminin reel veya kompleks kökleri olmak üzere

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

şeklinde yazılabileceğini bilmektedir. Yani

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

$B_i$ ,  $f(x)$  fonksiyonunun içindeki  $x^i$ 'nin katsayısı olduğundan Euler  $i \rightarrow +\infty$  için  $x_k$  en küçük modüllü kök olacak şekilde

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

sonucunu elde etmiştir. Başka bir deyişle,  $B_i$  geometrik olarak  $(1/x_k)^i$  şeklinde büyüme eğilimindedir. Geriye,  $x_k$ ,  $1 - x^{11} - x^{12} - x^{13} = 0$  denkleminin köküdür ancak ve ancak  $r = 1/x_k$ 'nin (3.6) denkleminin bir köküdür, çift gerektirmesinin olduğunu söylemek kalmaktadır. İspatın bazı ayrıntıları nihayet 1916'da Gumbel tarafından açıklığa kavuşturulmuştur.

Süssmilch 1765 yılında incelemesinin üçüncü baskısını yayınlamış ve 1767 yılında Berlin'de vefat etmiştir. Prusya kralıyla arası kötü olan Euler 1766'da Saint Petersburg'a dönmüştür. Gözlerini kaybetmesine rağmen, oğullarının ve meslektaşlarının yardımıyla, özellikle cebir, integral hesap, optik ve gemi yapımı üzerine çok sayıda eser yayınlamaya devam etmiştir. 1760-1762 yılları arasında Berlin'de yazdığı *Bir Alman Prensesine Doğa Felsefesinin Farklı Konuları Üzerine Mektuplar* adlı eseri 1768-1772 yılları arasında

yayımlanmış ve tüm Avrupa’da en çok satanlar listesine girmiştir. Euler 1783 yılında Saint Petersburg’da hayatını kaybetmiştir. Kendisinin, matematiksel demografiye yaptığı katkılar, özellikle de üstel olarak büyüyen bir nüfusun “kararlı” yaş piramidi analizi, ancak yirminci yüzyılda yeniden keşfedilecektir (bkz. Bölümler 10 ve 21).

### Daha fazla okuma

1. Euler, L.: Recherches générales sur la mortalité et la multiplication du genre humain. *Hist. Acad. R. Sci. B.-Lett. Berl.* 16, 144–164 (1760/1767). euler-archive.maa.org
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*, Tom. prim. (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 in den Veränderungen des menschlichen Geschlechts aus der Geburt, dem Tode und der Fortpflanzung desselben*. Berlin (1761). echo.mpiwg-berlin.mpg.de
9. Warusfel, A.: *Euler, les mathématiques et la vie*. Vuibert, Paris (2009)

## Bölüm 4

# Daniel Bernoulli, d'Alembert ve çiçek hastalığının inokülasyonu (1760)

Daniel Bernoulli 1760 yılında çiçek hastalığını modelleyen bir makale yazdı. Onun zamanında, koruyuculuğunun yanı sıra ölümcül de olabilen aşılama uygulamaları hakkında çok fazla tartışma vardı. Halley'in yaşam tablosunu ve çiçek hastalığına ilişkin bazı verileri kullanarak, ölüm riskinin %11'den az olması durumunda aşılamanın avantajlı olduğunu gösterdi. Doğumda beklenen yaşam süresi aşılama ile üç yıla kadar artılabiliyordu. D'Alembert, epidemiyolojideki ilk matematiksel model olan Bernoulli'nin çalışmasını eleştiren bir makale yayınladı.

Daniel Bernoulli 1700 yılında Hollanda'nın Groningen kentinde doğdu. Ailesinde iki ünlü matematikçi vardı: babası Johann Bernoulli ve amcası Jakob Bernoulli. Johann, 1705 yılında İsviçre'nin Basel kentine taşındı ve Jakob'un ölümüyle boşalan profesörlük görevini üstlendi. Johann oğlunun matematik okumasını istemiyordu. Bu yüzden Daniel tıba yöneldi ve 1721 yılında solunum üzerine yazdığı tezle doktora derecesini aldı. Venedik'e taşındı ve 1724'te bir kitap yayınlarak matematiğe odaklanmaya başladı. Aynı yıl Paris Bilimler Akademisi'nden *Denizdeki bir gemide kum saatinin mükemmelliği üzerine* adlı makalesiyle ödüle kazandıktan sonra, yeni Saint Petersburg Akademisi'nde profesörlük elde etti. Bu yıllarda özellikle tekrarlayan seriler ya da olasılık teorisinde "Saint Petersburg paradoksu" üzerinde çalıştı. Daniel Bernoulli 1733 yılında Basel Üniversitesi'ne geri döndü ve burada sırasıyla botanik, fizyoloji ve fizik dersleri verdi. 1738'de fizik tarihinde hala ününü koruyan akışkanlar dinamiği üzerine bir kitap yayınladı. 1753 senesi civarında Euler ve d'Alembert ile aynı zamanda önemli bir matematiksel itilafa neden olan titreşen teller problemiyle ilgilenmeye başladı.

1760 yılında Paris'teki Bilimler Akademisi'ne *Çiçek hastalığının neden olduğu ölüm oranını ve bunu önlemek için inokülasyonun avantajları üzerine yeni bir analiz denemesi* başlıklı bir çalışma sundu. Soru, bazen ölümcül bir işlem olsa bile inokülasyonun (daha sonraki enfeksiyonlara karşı korumak için vücuda az miktarda ve daha az virülen çiçek hastalığının bilerek olarak sokulması) teşvik edilip edilmemesi gerektiğiydi. Bu teknik Asya'da uzun zamandır biliniyordu ve 1718 yılında İngiltere'de, İngiltere'nin Osmanlı İmpa-



Şekil 4.1:  
Daniel Bernoulli (1700–1782)

ratorluğu büyükelçisinin eşi Lady Montagu tarafından tanıtılmıştı. Fransa’da, 14. Louis’nin en büyük oğlunun 1711’de çiçek hastalığından ölmesine rağmen, aşılama gönülsüzca kabul edildi. 1723’te çiçek hastalığından kurtulan ve birkaç yıl İngiltere’de sürgünde yaşayarak en son yenilikleri gözlemleyen Voltaire, 1734’te *Felsefi Mektuplar*’ında aşılamaı savundu. Kendisi de çiçek hastalığından kurtulmuş olan Fransız bilim insanı La Condamine, 1754 yılında Paris’teki Bilimler Akademisi’nde aşılamaı şiddetle savunmuştur.

Maupertuis 1759’da Basel’de ölümünden önce Daniel Bernoulli’yi inokülasyon sorununu matematiksel bir bakış açısıyla incelemeye teşvik etti. Daha doğrusu, asıl problem aşılamanın uzun vadede sağlayacağı fayda ile anlık ölüm riskini karşılaştırmanın bir yolunu bulmaktı. Bu amaçla Bernoulli aşağıdaki basitleştirici varsayımları yaptı:

- İlk kez çiçek hastalığına yakalanan kişiler  $p$  olasılıkla (yaştan bağımsız olarak) ölür ve  $1 - p$  olasılıkla sağ kalır;
- herkes yıllık  $q$  enfekte olma olasılığına sahiptir; daha açık bir ifadeyle, bir bireyin  $x$  yaşı ile  $x + dx$  yaşı arasında enfekte olma olasılığı  $q dx$ ’dir; burada  $dx$  sonsuz küçük bir zaman dilimidir;
- Çiçek hastalığından kurtulan kişiler hayatlarının geri kalanında yeni enfeksiyonlara karşı korunurlar (bağışıklık kazanmışlardır).

$m(x)$  çiçek hastalığı dışındaki nedenlerden dolayı  $x$  yaşındaki ölüm oranı olsun: bir bireyin  $x$  yaşı ile  $x + dx$  yaşı arasındaki  $dx$  sonsuz küçük zaman diliminde ölme olasılığı  $m(x) dx$ ’dir. Aynı yıl doğan  $P_0$  kişilik bir grubu göz önünde bulundurarak

- $S(x)$  çiçek hastalığına hiç yakalanmadan  $x$  yaşında hala hayatta olan “hastalığa yakalanmaya aday” bireylerin sayısıdır<sup>1</sup>;
- $R(x)$ ,  $x$  yaşında hayatta olan ve çiçek hastalığından kurtulmuş bireylerin sayısıdır;
- $P(x) = S(x) + R(x)$  ise  $x$  yaşında hayatta olan toplam insan sayısıdır.

Doğum,  $x = 0$  yaşına karşılık gelmektedir, yani  $S(0) = P(0) = P_0$  ve  $R(0) = 0$ 'dir. On yedinci yüzyılın sonunda Newton, Leibniz ve daha sonra babası tarafından geliştirilen hesap yöntemlerini uygulayan Daniel Bernoulli,  $x$  yaşı ile  $x + dx$  yaşları arasında ( $dx$  sonsuz küçük olmak üzere), hastalığa aday her bireyin çiçek hastalığına yakalanma olasılığını  $q dx$  ve diğer nedenlerden ölme olasılığını  $m(x) dx$  olarak belirledi. Dolayısıyla, hastalığa aday kişi sayısının değişimi  $dS = -Sq dx - Sm(x) dx$  şeklinde ifade edilerek, bir diferansiyel denklem ortaya çıkardı:

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

Bu denklemde  $dS/dx$ ,  $S(x)$  fonksiyonunun türevi olarak adlandırılır. Aynı küçük zaman aralığında çiçek hastalığından ölen birey sayısı  $pSq dx$  ve çiçek hastalığından kurtulan birey sayısı  $(1 - p)Sq dx$ 'dir. Ayrıca, çiçek hastalığı dışındaki nedenlerden ölen kişi sayısı da  $Rm(x) dx$ 'dir. Bu da ikinci bir diferansiyel denklem ortaya çıkarır:

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

Bu iki denklemi topladığında

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

denklemini elde ederiz. (4.1) ve (4.3) denklemlerinden Bernoulli,  $x$  yaşında hala hastalığa aday olan bireylerin oranının

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

olduğunu gösterebilmiştir.

---

<sup>1</sup>Daha açık bir ifadeyle,  $S(x)$  sadece bir birim olarak değil, sürekli olarak değişebilen bir sayıdır.

Bernoulli, (4.4) formülünü elde etmek için (4.1) ve (4.3) denklemlerinden  $m(x)$  'i çekerek

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

elde etmiştir. Cebirsel düzenlemeler sonucunda

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

eşitliği bulunur. Sol tarafın  $f(x) = S(x)/P(x)$  'in türevi olduğuna dikkat edersek, bu bize  $x$  yaşında hastalığa aday bireylerin popülasyondaki oranını verir. Yani

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

Bu tür bir denklemin çözümü ise, Daniel'in amcası olan Jakob Bernoulli'nin çalışmaları sayesinde onlarca yıldır biliniyordu. Denklemi  $f^2$  ile bölerek,  $g(x) = 1/f(x)$  seçimiyle  $dg/dx = qg - pq$  ve  $g(0) = 1/f(0) = 1$  elde edilir.  $h(x) = g(x) - p$  seçimiyle  $dh/dx = qh$ , yani  $h(x) = h(0)e^{qx} = (1-p)e^{qx}$  bulunur. Son olarak  $g(x) = (1-p)e^{qx} + p$  ve  $f(x) = 1/g(x)$  elde edilir.

Bernoulli bu teoriyi uygulamak için Halley'in yaşam tablosunu kullanmıştır (bkz. bölüm 2). Bu tablo, 0 yılında doğan 1.238 kişilik bir kohort için  $x$  yılının başında ( $x = 1, 2, \dots$  ile) hala hayatta olan insanların sayısını verir. Ancak Bernoulli, kendi modeli çerçevesinde,  $x$  yaşına ulaşan insanların sayısı  $P(x)$ 'e ihtiyaç duymaktadır ki bu tablodan biraz farklıdır. Bernoulli – çağdaşlarının çoğu gibi – aradaki farkı anlayamamış (Halley'in makalesi gerçekten de pek açık değildir), yaşamın ilk yılında gerçekçi bir ölüm oranı elde etmek için tablodaki ilk sayı olan 1.300 ile değiştirdiği 1.238 sayısı dışındaki tüm değerleri Halley'in tablosundaki gibi tutmuştur. Bu sayılar Tablo 4.1'in ikinci sütununda gösterilmektedir.

Bernoulli çiçek hastalığından ölme olasılığı için  $p = 1/8 = \%12,5$  değerini seçmiştir ki bu seçim kendi zamanındaki gözlemlerle uyumludur. Çiçek hastalığına yıllık yakalanma olasılığı  $q$  doğrudan tahmin edilememektedir. Bu nedenle Bernoulli muhtemelen  $q$  için birkaç değer atamış ve aşağıdaki hesaplamaların sonucunda çiçek hastalığına bağlı ölüm sayısının toplam ölüm sayısının yaklaşık  $1/13$ 'ü olacak şekilde bir değer seçmiştir ki bu oran daha sonra birçok Avrupa şehrinde gözlemlenmiştir. Şimdi, yıllık  $q = 1/8$  seçimi-

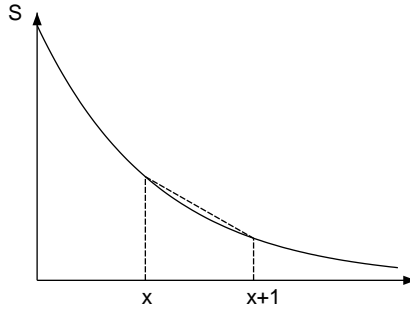


Tablo 4.1: Halley'in yaşam tablosu ve Bernoulli'nin hesaplamaları.

Yaş $x$	Hayatta $P(x)$	Duyarlı $S(x)$	Bağışık $R(x)$	Çiçek hastalığı ölümleri	Çiçek hastalığı yok $P^*(x)$
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
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮

nin veriye iyi bir uyum sağladığı göreceğiz<sup>2</sup>.

(4.4) formülü ve tablonun ikinci sütunundaki  $P(x)$  değerleri ile  $x$  yaşındaki hastalığa aday bireylerin  $S(x)$  sayısını hesaplayabiliriz: bu, en yakın tam sayıya yuvarlanmış değerlerin bulunduğu tablonun üçüncü sütunudur. Dördüncü sütun çiçek hastalığından kurtulan  $x$  yaşındaki insanların  $R(x) = P(x) - S(x)$  sayısını göstermektedir. Beşinci sütunun  $x$  yaşına karşılık gelen satırı ise,  $x$  yaşı ile  $x + 1$  yaşı arasında çiçek hastalığı nedeniyle ölenlerin sayısını göstermektedir. Teorik olarak bu sayının integral olması gerekir  $pq \int_x^{x+1} S(t) dt$ , ancak  $pq[S(x) + S(x+1)]/2$  formülü şekil 4.2'de görülebileceği gibi iyi bir yaklaşım sağlamaktadır: yamuğun alanı eğrinin altındaki alana, yani fonksiyonun integraline yakındır.



Şekil 4.2: Kesikli çizgi ile gösterilen yamuğun alanı  $S$  fonksiyonunun  $x$  ve  $x + 1$  arasındaki integraline yaklaşır.

Bernoulli, beşinci sütundaki tüm sayıların toplamının 24 yaşından önce çiçek hastalığından ölen 98 kişiyi verdiğini fark etti. Tabloya daha ileri yaşlar için devam etseydik, 24 yaşında hala hastalığa aday olan 32 kişi arasında çiçek hastalığından sadece üç ölüm daha bulacaktık. Özetle, 1.300 doğumdan başladığında 101 kişinin kaderi çiçek hastalığından ölmek olacaktır. Bu neredeyse tam olarak beklenen  $1/13$  oranıdır.

Bernoulli daha sonra çiçek hastalığının yeni doğan herkese aşılandığı ve hiçbir ölüme neden olmayacağı durumu düşünmüştür. Böylece, çiçek hastalığının eradike edilmiş olacaktır ve yeni soru, beklenen yaşam süresindeki artışı tahmin etmektir. Aynı  $P_0$  doğum sayısından başlayarak, çiçek hastalığı ortadan kalktığında  $x$  yaşında olan bireylerin sayısına  $P^*(x)$  diyelim. Buradan,

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

<sup>2</sup> $p$  ve  $q$ 'nun eşit olması sadece bir rastlantıdır.

elde edilir. Bernoulli

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

olduğunu gösterebilmiştir. Burada  $P(x)$  yukarıdaki gibi çiçek hastalığının mevcut olduğu  $x$  yaşındaki nüfustur.

Gerçekten de, (4.6) ve (4.3) denklemleri arasında daha önce olduğu gibi  $m(x)$  ayıklandığında, yeniden düzenlemenin ardından Bernoulli

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

eşitliğini elde etmiştir.  $h(x) = P(x)/P^*(x)$  olarak seçmiş, (4.4) formülünü kullanarak, pay ve paydayı  $e^{-qx}$  ile çarpmış ve

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

ile eşdeğer olan  $\frac{d}{dx} \log h = \frac{d}{dx} \log(1 - p + p e^{-qx})$  sonucuna ulaşmıştır. Burada log ondalık logaritmayı değil doğal logaritmayı temsil etmektedir.  $h(0) = 1$  olacak şekilde  $h(x) = 1 - p + p e^{-qx}$  bulunur.

Yaş  $x$  yeterince yüksek olduğunda  $P(x)/P^*(x)$  oranının  $1 - p$ 'ye yaklaştığına dikkat ediniz. Tablo 4.1'in altıncı sütunu  $P^*(x)$  değerini göstermektedir.  $P(x)$  ve  $P^*(x)$  değerlerini karşılaştırmanın bir yolu, çiçek hastalığı ile teorik ifadesi

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

olan doğuştan beklenen yaşam süresini tahmin etmektir.  $P(x)$  yerine  $P^*(x)$  koyarak benzer bir ifade çiçek hastalığı olmadan da geçerlidir. Bernoulli  $[\frac{1}{2}P(0) + P(1) + P(2) + \dots]/P_0$  yaklaşık formülünü kullanmıştır, bu formül yamuk yöntemiyle elde edilen formüldür (şekil 4.2). Tabloyu 24 yıldan 84 yıla kadar devam ettirerek (bkz. Tablo 2.1), sonunda çiçek hastalığında  $E$  yaşam beklentisini  $[\frac{1}{2} \times 1.300 + 1.000 + \dots + 20]/1.300 \approx 26,57$  yıl, yani 26 yıl 7 ay olarak elde etmiştir. Çiçek hastalığı olmadan,  $[\frac{1}{2} \times 1.300 + 1.015 + \dots + 23]/1.300 \approx 29,65$  yıl, yani 29 yıl ve 8 aya eşit bir yaşam beklentisi  $E^*$  elde etmiştir. Yani yeni doğan aşılması, beklenen yaşam süresini üç yıldan fazla artıracaktır.

Bu formülleri elde etmek için Bernoulli'nin yaptığından daha basit ve daha hızlı bir yöntemin olduğunu belirtebiliriz. İlk olarak (4.1) diferansiyel denkleminde  $S(x)$  için

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

olduğunu görürüz. Bu ifadeyi (4.2) denkleminde kullanarak  $R(x)$  için

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

elde ederiz. (4.6) denklemini  $P^*(x)$  için

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

olduğunu gösterir. Ardından, (4.4) ve (4.7) formülleri gelir.

Elbette çiçek hastalığının daha az öldürücü bir türüyle aşılama tamamen güvenli değildir. Eğer  $p'$  aşılamadan hemen sonra çiçek hastalığından ölme olasılığı ( $p' < p$ ) ise, o zaman her yeni doğan aşılanmış olsaydı yaşam beklentisi  $(1 - p')E^*$  olurdu. Bu yaşam beklentisi,  $p' < 1 - E/E^*$  veya yaklaşık %11 ise doğal yaşam beklentisi  $E$ 'den daha yüksek kalmaktadır. O dönemde  $p'$  ile ilgili veri elde etmek zordu. Ancak Bernoulli,  $p'$  riskinin %1'den az olduğunu tahmin etmiştir. Bernoulliye göre aşılama devlet tarafından teşvik edilmeliydi, buna hiç şüphe yoktu. Kendi ifadesiyle:

“Tek dileğim, insan ırkının refahını bu kadar yakından ilgilendiren bir konuda, küçük bir analiz ve hesaplamanın sağlayabileceği bilgilerden yararlanmadan bir karar verilmemesidir.”

Bernoulli'nin çalışması Nisan 1760'ta Paris'teki Bilimler Akademisi'nde sunuldu. Kasım ayında d'Alembert, *Olasılık teorisinin çiçek hastalığının inokülasyonu üzerine uygulanması* başlıklı bir yorum sundu. Bu yorum kısa bir süre sonra *Opuscles mathématiques*'in ikinci cildinde daha ayrıntılı hesaplamalarla ve *Aşılamanın matematiksel teorisi* başlıklı başka bir çalışmayla birlikte yayınlandı. D'Alembert, Bernoulli'nin enfeksiyon olasılığı ve çiçek hastalığından ölme olasılığının yaştan bağımsız olduğuna dair varsayımlarını eleştirmiş ve bu varsayımları gerektirmeyen farklı bir çözüm önermiştir.  $x$  yaşında çiçek hastalığına bağlı ölüm oranına  $v(x)$ , diğer nedenlere bağlı ölüm

oranına  $m(x)$  ve hala hayatta olan insan sayısına  $P(x)$  diyelim. O halde

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

bulunur. Bu denklemi, (4.3) denklemi ile karşılaştırdığımızda, aslında  $v(x) = pqS(x)/P(x)$  olduğunu görürüz. Böylece

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

elde ederiz. Burada  $P^*(x)$  çiçek hastalığı ortadan kalktığıında  $x$  yaşında hayatta olan insan sayısını temsil etmektedir.



Şekil 4.3:  
D'Alembert (1717–1783)

Aslında (4.6) ve (4.9) denklemlerinden  $m(x)$  fonksiyonunu veya  $P^*(x)$  için (4.8) formülünü kullanabilir ve (4.9)

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

çözümünün elde edildiğini görebiliriz.

D'Alembert tarafından verilen (4.10) formülü Bernoulli'nin (4.7) formülüyle çelişmez. Sadece o dönemde var olmayan farklı bir bilgi türü  $v(x)$  kullanılmaktadır, çünkü ölüm kayıtları ölüm nedenini içermekte ancak ölüm yaşını içermemektedir. D'Alembert, bu tür veriler elde edilmeden önce aşılamanın yararlı olup olmadığı sonucuna varılamayacağını öne sürmüştür.

D'Alembert ayrıca, ister yakın ister uzak bir gelecekte olsun, tüm yıllara aynı ağırlığı verdiği için yaşam beklentisinin bir karar kriteri olarak kullanışlılığı da eleştirmiştir. Birey ya da Devlet açısından bakıldığında, tüm yılların

aynı “işe yaralılığa” sahip olmadığını, genç ve ileri yaşların ortalama yaşlardan daha az değerli olduğunu vurgulamıştır. Tüm bu eleştirilere rağmen d’Alembert aşılamağa yana olduğunu açıklamıştır.

Yayın sürecindeki gecikmeler nedeniyle Bernoulli’nin çalışması ancak 1766’da yayınlanırken, d’Alembert kendi çalışmasını çok hızlı bir şekilde yayınlatmayı başarmıştır. Bernoulli, Euler’e yazdığı bir mektupta kızgınlığını dile getirmiştir:

“Büyük d’Alembert’in olasılıklar hakkındaki muazzam basmakalıp sözleri hakkında ne diyorsunuz: yayınlarında kendime çok sık haksızlık yapıldığını düşündüğüm için, bir süre önce artık onun kaleminden çıkan hiçbir şeyi okumamaya karar verdim. Bu kararı, sekiz yıl önce Paris’teki Akademi’ye gönderdiğim ve analizin yeniliği nedeniyle büyük beğeni toplayan aşılama (inokülasyon) hakkındaki bir çalışmam vesilesiyle aldım. Bu, matematiğin bünyesine yeni bir alan katmak gibiydi diyebilirim. Görünüşe göre bu yeni analizin başarısı ona kalp ağrısı çektirmiş. Bu analizi, hepsi de aynı derecede gülünç olan binlerce şekilde eleştirdi ve bu eleştirilerden sonra, tek bir sözünü bile duymadığı bir teorinin ilk yazarı olduğunu iddia etti. Bununla birlikte, yayınının ancak yedi ya da sekiz yıl sonra ortaya çıkabileceğini biliyordu. Bu konuda ancak Akademi üyesi sıfatıyla bilgi sahibi olabilirdi. Bu bakımdan, makalem kamuya açıklanmaya kadar kutsal kalmalıydı. *Dolus an virtus quis in hoste requirat?*<sup>3</sup>”

Bernoulli ve d’Alembert’in çalışmalarına rağmen, Fransa’da aşılama büyük ölçekte yapılmamıştır. Kral 16. Louis 1774 yılında çiçek hastalığından ölümünden kısa bir süre sonra sarayın tıp doktorları kraliyet ailesinin geri kalanını aşılamaştır. Edward Jenner, insanlara sığır inek çiçeği inoküle etmenin (aşılama) çiçek hastalığına karşı koruduğunu ve güvenli olduğunu keşfettiğinde sorun önemini yitirmiştir. Jenner’in *Variolae vaccinae’nin nedenleri ve etkileri üzerine bir araştırma* adlı çalışması 1798 yılında yayınlandı. Aşılama tüm Avrupa’da hızla yayıldı. Bununla birlikte, bir ölüm nedeninin ortadan kaldırılması durumunda beklenen yaşam süresindeki artışın hesaplanması için geliştirilen yöntemler bugün hala kullanılmaktadır.

İlerleyen yıllarda, insanların çiçek hastalığından öldüğü yaşa ilişkin veriler elde edilmeye başlanmıştır. Sorun özellikle yaşında adı geçen kişiler tarafından yeniden ele alınmıştır:

<sup>3</sup>“Düşmanı yiğitlikle mi yoksa hileyle mi alt ettiğimizin ne önemi var?” Vergilius: Aeneis, Kitap II.

- Johann Heinrich Lambert, 1772 yılında Berlin Akademisi'nden bir matematikçi;
- O dönemde Paris'teki İçişleri Bakanlığı'nda nüfus istatistiklerinden sorumlu olan Emmanuel-Étienne Duvillard, *Çiçek Hastalığının Her Yaştaki Ölüm Oranına Etkisinin Analizi ve Tabloları* (1806) adlı çalışmasında;
- Pierre-Simon Laplace *Olasılığın Analitik Teorisi* adlı eserinde (1812).

Duvillard ve Laplace, örneğin  $p$  ve  $q$  parametreleri yaşa bağlı olduğunda (4.7) formülünün nasıl değiştirileceğini göstermiştir:

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

Burada  $p(x)$ ,  $x$  yaşında çiçek hastalığına yakalanılması durumunda çiçek hastalığından ölme olasılığı ve  $q(x)$ ,  $x$  yaşında çiçek hastalığına yakalanma olasılığıdır.

Daniel Bernoulli çiçek hastalığı üzerine yaptığı bu çalışmadan sonra nüfus dinamikleri alanında başka bir problemi ele almamıştır. Bernoulli 1782'de Basel'de, D'Alembert ise bir yıl sonra Paris'te vefat etmiştir.

## Daha fazla okuma

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

## Bölüm 5

### Malthus ve geometrik büyümenin önündeki engeller (1798)

Malthus 1798'de *Nüfus Artışı Hakkında Araştırmayı* yayınladı ve burada gıda arzının insan nüfusunun katlanarak artma yönündeki doğal eğilimini uzun süre takip edemeyeceğini savundu. Eğer nüfus nispeten sabit kaldıysa, bunun nedeni insanlığın büyük bir kısmının gıda sıkıntısı çekmesiydi. Malthus, “nüfus ilkesini” Godwin ve Condorcet'in insan toplumlarında ilerlemeyi vurgulayan yazılarına karşı bir argüman olarak gördü. Malthus'un makalesi Darwin ve Wallace'in evrim teorisini etkilemiş ve Marx tarafından eleştirilmiş, ancak Çin'in tek çocuk politikasıyla uygulamaya konulmuştur.

Thomas Robert Malthus 1766 yılında Londra yakınlarında yedi çocuğun altıncısı olarak dünyaya geldi. Jean-Jacques Rousseau'nun arkadaşı ve hayranı olan babası onun ilk öğretmeniydi. Genç Malthus 1784 yılında Cambridge Üniversitesi'nde matematik okumaya başladı. Diplomasını 1791'de aldı, 1793'te *Jesus College*'e katıldı ve 1797'de Anglikan rahibi oldu.



Şekil 5.1: Malthus (1766–1834)

Malthus 1798'de isimless olarak *Nüfus artışı ve toplumun gelecekteki gelişimine etkileri hakkında*, *Bay Godwin*, *Bay Condorcet* ve diğer yazarların spekülasyonları üzerine açıklamalarla bir araştırma başlıklı bir kitap yayınladı.



ladı. Bu eser Godwin'in *Politik Adalet Üzerine Bir İnceleme* (1793) ve Condorcet'in *İnsan Zekasının İlerlemeleri Üzerine Tarihi bir Tablo Taslağı* (1794) adlı yayınlarına karşı bir tepki olarak ortaya çıkmıştır. Bu iki yazar Fransız Devrimi'nin ilerleme adına ortaya koyduğu dehşete rağmen, toplumun ilerlemesinin kaçınılmaz olduğunu iddia etmekteydi. Malthus aynı iyimserliği paylaşmıyordu. Üstelik, çok çocuklu yoksul ailelere destek sunan İngiliz Yoksulluk Yasalarının, gıda üretiminde benzer bir büyümeyi teşvik etmeksizin nüfus artışını desteklediğini savuyordu. Ona göre bu yasalar yoksulları gerçekte rahatlatmıyordu. Daha genel olarak, nüfus her zaman gıda üretiminden daha hızlı artma eğiliminde olduğundan, toplumun bir kısmı sefalete, açlığa veya salgın hastalıklara mahkum edilmiş gibi görünüyordu: bunlar nüfus artışını yavaşlatan ve Malthus'a göre toplumun ilerlemesinin önündeki başlıca engelleri oluşturan olan felaketlerdi. İlerleme vaat eden tüm teoriler sadece ütopyik olarak kalacaktı. Bu fikirler Malthus'u 1798 yılında kitabını yayınlamaya yöneltti. Kendisi tezini şu şekilde özetlemiştir:

[...] “nüfusun gücü, yeryüzünün insan için asgari geçim kaynağı üretme gücünden sonsuz kat daha fazladır. Nüfus, kontrol edilmediğinde, geometrik bir oranda artar. Asgari geçim kaynağı ise sadece aritmetik bir oranda artar. Sayılar hakkında biraz bilgi sahibi olmak, ilk değerın ikincisine kıyasla ne kadar büyük olduğunu gösterecektir. Gıdayı insanın yaşamı için gerekli kılan doğa yasaları göz önüne alınarak, eşit olmayan bu iki gücün etkileri eşitlenmelidir ki bu geçim zorluğu nedeniyle nüfus üzerinde güçlü ve sürekli işleyen bir kontrol anlamına gelir. Söz konusu güçlük bir noktaya kadar azalmalı ve bu düşünüş insanlığın büyük bir kısmı tarafından mutlaka ciddi bir şekilde hissedilmelidir.”

Malthus'un kitabı çok başarılı olmuştur. Kitap çok az veri içermektedir. Malthus, örneğin ABD nüfusunun on sekizinci yüzyıl boyunca her yirmi beş yılda bir ikiye katlandığını fark etmiştir. Tezlerini matematiksel modellere dönüştürmeye çalışmamış, ancak bir sonraki bölümün konusu olacak olan Adolphe Quetelet ve Pierre-François Verhulst'un daha sonraki çalışmalarının yolunu açmıştır.

Kitabının yayınlanmasından sonra, Malthus arkadaşlarıyla birlikte önce Almanya, İskandinavya ve Rusya'ya, ardından Fransa ve İsviçre'ye seyahat etti. Seyahatleri sırasında topladığı bilgileri bir araya getirerek, 1803 yılında kitabının daha da genişletilmiş ikinci baskısını kendi adıyla farklı bir alt başlıkla yayınladı: *Nüfus İlkesi veya nüfusun insan mutluluğu üzerindeki geçmiş ve bugünkü etkileriyle sebep olduğu kötülüklerin gelecekte ortadan kaldırılması ya da azaltılmasına ilişkin beklentilerimize dair bir inceleme*. Bu yeni

baskı, çeşitli ülkelerde nüfus artışının önündeki engelleri ayrıntılı olarak ele almıştır: geç evlilikler, kürtaj, infantisid (yeni doğan cinayeti), kıtlık, savaş, salgın hastalıklar, ekonomik faktörler... Malthus'a göre evliliğin geciktirilmesi nüfusu dengelemek için en iyi seçenektir. Kitabın 1806, 1807, 1817 ve 1826 yıllarında dört baskısı daha yapılmıştır. 1805 yılında Malthus, West Indies Şirketi'nin çalışanları için kurduğu yeni bir okulda tarih ve politik ekonomi profesörü oldu. Ayrıca *Rantın Doğası ve Gelişimi Üzerine Bir İnceleme* (1815) ve *Siyasal İktisadın İlkeleri* (1820) kitaplarını yayınladı. Malthus 1819 yılında *Royal Society*'ye seçildi. 1834'te İstatistik Derneği'nin kurucu üyelerinden biri oldu. Aynı yıl Bath yakınlarında öldü.

Malthus'un çalışmaları evrim teorisinin gelişimi üzerinde güçlü bir etkiye sahipti. Charles Darwin, *Beagle* gemisiyle yaptığı yolculuktan döndükten sonra 1838 yılında Malthus'un nüfus üzerine yazdığı kitabı okudu. İşte 1859'da yayınlanan ünlü kitabı *Türlerin Kökeni* nin girişinde yazdıkları:

“Sonraki bölümde, dünya üzerindeki tüm organik varlıklar arasında, yüksek geometrik nüfus artış oranının kaçınılmaz sonucu olan varlık mücadelesini inceleyeceğiz. Bu, Malthus'un doktrininin tüm hayvan ve bitki alemlerine uygulanmış halidir.”

Darwin ile aynı dönemde evrim teorisini geliştiren Alfred Russel Wallace da fikirlerinin Malthus'un kitabını okuduktan sonra ortaya çıktığını söylemiştir.

Buna karşın Karl Marx'ın Malthus'un kitabının başarısına bakış açısını *Das Kapital* adlı eserinin bir dipnotunda okuyabilirsiniz:

“Eğer okur, bana, 1798'de yayınlanmış olan *Essay on Population* adlı yazının yazarı Malthus'u anımsatırsa, ben de, ona, bu yapının ilk şeklinin De Foe'dan, Sir James Steuart'tan, Townsend'dan, Franklin'den, Wallace'dan vb. yapılmış çocukça ve üstünkörü bir aşırımdan başka bir şey olmadığını ve kendisine ait tek bir tümceyi bile içermediğini anımsatırım. Bu broşürün neden olduğu büyük sansasyon yalnızca parti çıkarları ile ilgilidir. Fransız Devrimi, Birleşik Krallık'ta ateşli savunucular buldu. 18. yüzyıl boyunca yavaş yavaş işlenen ve ardından büyük toplumsal bunalım sırasında, Condorcet'nin öğretilerine karşı şaşmaz bir panzehir olarak davul zurnayla ilân edilen 'nüfus ilkesi', insanlığın ilerlemesi ve gelişmesi özlemlerini toptan yokedecek bir silah olarak İngiliz oligarşisi tarafından sevinçle karşılanmıştı. Bu başarısına pek şaşırın Malthus, kendisini, gelişigüzel topladığı malzemeyi kitabına doldurmaya, kendisi tarafından bulunmayıp yalnızca aşırılan yeni konuları eklemeye verdi.”

Kuşkusuz Malthus'un tezleri tamamen yeni değildi. Örneğin, nüfusun geometrik olarak artma eğiliminde olduğu fikri genellikle ona atfedilir<sup>1</sup>, oysa Bölüm 3'de bu fikrin yarım yüzyıl önce Euler tarafından zaten bulunduğunu görmüştük. Ancak Malthus bu fikri gerçek yasal sorunlarla tartışmalı bir şekilde ilişkilendirerek kamuoyuna duyurmuştur. Malthus'un doğumları sınırlama önerisinin en çarpıcı uygulaması ise ironik bir şekilde komünist Çin'de kendisine yer bulmuştur (bkz. Bölüm 25).

### **Daha fazla okuma**

1. Condorcet: *Esquisse d'un tableau historique des progrès de l'esprit humain*. Agasse, Paris (1794). gallica.bnf.fr
2. Darwin, C. (Çevirmen: Bahar Kılıç): *Türlerin Kökeni*. Alfa Yayıncılık (2017).
3. Godwin, W.: *An Enquiry Concerning Political Justice* (1793). archive.org
4. Malthus, T.R.: *An Essay on the Principle of Population* (1798). econlib.org
5. Marx, K.: *Das Kapital*, Erster Band. In: Marx, K., Engels, F., *Werke*, Band 23, Dietz Verlag, Berlin (1962) kulturkritik.net
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 (bkz. Bölümler 14 ve 20) popülasyonların büyüme oranını "Malthusçu parametre" olarak adlandırır. Malthus kendi kitabında Süssmilch'in tezinden bahsetmiştir.

## Bölüm 6

### Verhulst ve lojistik denklem (1838)

1838 yılında Belçikalı matematikçi Verhulst, üstel büyüme denkleminin bir tür genellemesi olan ancak nüfus için bir maksimum değer içeren lojistik denklemini ortaya atmıştır. Bilinmeyen parametreleri tahmin etmek için başta Belçika olmak üzere çeşitli ülkelerden elde edilen verileri kullanmıştır. Verhulst'un çalışmaları ancak 1920'lerde yeniden keşfedilmiştir.

Pierre-François Verhulst 1804 yılında Brüksel'de doğdu. Gent Üniversitesi'nden 1825 yılında matematik alanında doktora derecesi aldı. Aynı zamanda siyasetle de ilgilendi. Tüberkülozunu kontrol altına almak için İtalya'da bulunduğu sırada Papalık Devletleri için bir anayasa lehinde başarılı olamadı. 1830'daki devrimden ve Belçika'nın bağımsızlığından sonra, bir on sekizinci yüzyıl vatansızlığı üzerine tarihi bir deneme yayınladı. 1835 yılında Brüksel'de yeni kurulan Özgür Üniversite'de matematik profesörü oldu.



Şekil 6.1:  
Verhulst (1804–1849)

Aynı yıl, 1835'te, bir istatistikçi ve Brüksel'deki gözlemevinin yöneticisi olan yurttışı Adolphe Quetelet, *İnsan ve Yetilerinin Gelişimi Üzerine Bir İncelemeyi* yayınladı. Quetelet, Malthus'un bahsettiği engellerin bir tür "di-renç" oluşturması nedeniyle nüfusun uzun bir süre boyunca geometrik olarak artamayacağını öne sürdü ve bunun (mekanikle benzerlik kurarak) nüfus artış hızının karesiyle orantılı olduğunu düşündü. Bu analoginin gerçek bir temeli yoktu, ancak Verhulst'a ilham verdi.

Nitekim Verhulst 1838 yılında *Nüfus Artışı Yasası Üzerine Not* adlı bir kitap yayınlamıştır. İşte bazı alıntılar:

“Ünlü Malthus’un, insan nüfusunun belirli bir süre sonra, örneğin her yirmi beş yılda bir ikiye katlanacak şekilde geometrik bir ilerleme ile artma eğiliminde olduğu ilkesini ortaya koyduğunu biliyoruz. Yiyecek bulmanın giderek zorlaştığı göz ardı edilirse bu önerme tartışma götürmez [...]

Dolayısıyla nüfusun sanal artışı, ülkenin büyüklüğü ve doğurganlığı ile sınırlıdır. Sonuç olarak nüfus durağan bir duruma giderek yaklaşmaktadır.”

Verhulst muhtemelen Quetelet’in mekanik analogisinin makul olmadığını fark etmiş ve bunun yerine  $t$  zamanındaki  $P(t)$  nüfusu için aşağıdaki (hala biraz keyfi) diferansiyel denklemi önermiştir:

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

Popülasyon  $P(t)$ ,  $K$  parametresine kıyasla küçük olduğunda, yaklaşık denklemi elde ederiz

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

çözümü  $P(t) \approx P(0)e^{rt}$ , yani üstel büyüme<sup>1</sup>. Büyüme oranı  $P(t)$ ,  $K$  değerine yaklaştıkça azalır. Hatta  $P(t)$ ,  $K$  değerini aşarsa negatif olur. (6.1) denkleminin çözümünün tam ifadesini elde etmek için, (4.5) denklemi için Daniel Bernoulli gibi ilerleyebiliriz.

Denklemi (6.1)  $P^2$ 'ye bölerek ve  $p = 1/P$  olarak ayarlayarak,  $\frac{dp}{dt} = -rp + r/K$  elde ederiz.  $q = p - 1/K$  ile  $\frac{dq}{dt} = -rq$  ve  $q(t) = q(0)e^{-rt} = (1/P(0) - 1/K)e^{-rt}$  elde ederiz. Böylece  $p(t)$  ve  $P(t)$  çıkarımlarını yapabiliriz.

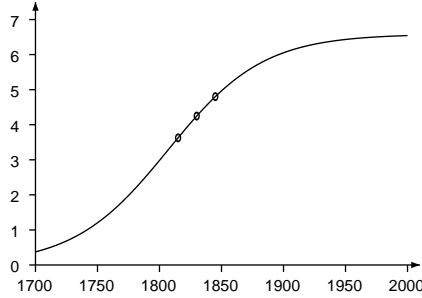
Son olarak yeniden düzenledikten sonra elde ederiz

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

Toplam nüfus,  $t = 0$  zamanındaki  $P(0)$  değerinden, yalnızca  $t \rightarrow +\infty$  değerine ulaşıldığında ulaşılan  $K$  sınırına kadar kademeli olarak artar (şekil 6.2).

<sup>1</sup>Genellikle ayrıntı zamanlı modellerde geometrik büyümeden, sürekli zamanlı modellerde ise üstel büyümeden bahsedilir, ancak temelde aynı şeydir

Şekil 6.2: Belçika'nın nüfusu (milyon olarak) ve lojistik eğrisi. Veri noktaları 1815, 1830 ve 1845 yıllarına karşılık gelmektedir. Parametre değerleri 1845 tarihli makalenin değerleridir.



Verhulst, bilinmeyen parametreler  $r$  ve  $K$  için kullandığı değerleri vermeksizin, elde ettiği sonucu 1817 ile 1831 yılları arasında Fransa'nın, 1815 ile 1833 yılları arasında Belçika'nın, 1811 ile 1831 yılları arasında İngiltere'nin Essex kontluğunun ve 1796 ile 1827 yılları arasında Rusya'nın nüfusuna ilişkin verilerle karşılaştırmıştır. Uyumun oldukça iyi olduğu ortaya çıktı.

Verhulst 1840 yılında Brüksel'deki Kraliyet Askeri Okulu'nda profesör oldu. Ertesi yıl *Eliptik Fonksiyonların Temel İncelemesini* yayınladı ve Belçika Kraliyet Akademisi'ne seçildi. 1845 yılında nüfus çalışmalarına *Nüfus artışı yasası üzerine matematiksel incelemeler* başlıklı bir makale ile devam etti. İlk olarak Malthus'un ABD nüfusunun her 25 yılda bir ikiye katlandığına dair sözlerine geri döndü (tablo 6.1).

Tablo 6.1: ABD nüfusunun resmi sayımları.

yıl	nüfus	yıl	nüfus
1790	3.929.827	1820	9.638.131
1800	5.305.925	1830	12.866.020
1810	7.239.814	1840	17.062.566

Eğer  $n + 10$  yılındaki nüfus ile  $n$  yılındaki nüfus arasındaki oranı hesaplırsak, sırasıyla 1,350, 1,364, 1,331, 1,335 ve 1,326 buluruz ki bu da oldukça sabittir. Dolayısıyla nüfus ortalama olarak her 10 yılda bir 1,34 ile ve her 25 yılda bir  $1,34^{25/10} \approx 2,08$  ile çarpılmıştır. Yani Malthus'un neredeyse yarım yüzyıl önceki denemesinden bu yana nüfus her 25 yılda bir ikiye katlanmaya devam etmiştir. Ancak Verhulst şunu da eklemiştir:

“Geometrik ilerleme hipotezi üzerinde ısrar etmeyeceğiz, zira bu hipotez ancak çok özel koşullarda geçerli olabilir; örneğin, ilk

Amerikan kolonilerinde olduğu gibi, neredeyse sınırsız büyü-  
lükteki verimli bir bölgede ileri bir medeniyete sahip insanlar  
yaşıyorsa.”

Verhulst makalesinde ayrıca “lojistik” olarak adlandırdığı denkleme (6.1) geri dönmüştür.  $P(t)$  eğrisinin  $P(t) < K/2$  olduğu sürece pozitif eğrilikle (dışbü-  
key) arttığını ve  $K$ 'ya doğru artmaya devam ettiğini, ancak  $P(t) > K/2$  olur  
olmaz negatif eğrilikle (içbükey) arttığını fark etti. Yani eğri çarpıtılmış bir S  
harfi şeklindedir (şekil 6.2).

Gerçekten de,  $\frac{d^2P}{dt^2} = r(1 - 2P/K) \frac{dP}{dt}$ . Yani  $P < K/2$  ise  $\frac{d^2P}{dt^2} > 0$  ve  
 $P > K/2$  ise  $\frac{d^2P}{dt^2} < 0$  olur.

Verhulst ayrıca  $r$  ve  $K$  parametrelerinin üç farklı ama eşit aralıklı yıldaki  
 $P(t)$  popülasyonundan nasıl tahmin edilebileceğini de açıklamıştır. Eğer  $P_0$   
 $t = 0$  zamanındaki nüfus,  $P_1$   $t = T$  zamanındaki nüfus ve  $P_2$   $t = 2T$  zamanın-  
daki nüfus ise, (6.2) denkleminde başlayarak yapılacak zahmetli bir hesap-  
lama şunu gösterir

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

Belçika'nın 1815, 1830 ve 1845 yıllarındaki nüfus tahminlerini (sırasıyla  
3,627, 4,247 ve 4,801 milyon) kullanarak, yılda  $K = 6,584$  milyon ve  $r =$   
 $\%2,6$  elde etmiştir. Daha sonra denkleme (6.2) kullanarak Belçika nüfusunun  
1851 yılı başında 4,998 milyon ve 1900 yılı başında 6,064 milyon olacağını  
tahmin edebilmiştir (şekil 6.2). Verhulst benzer bir çalışmayı Fransa için de  
yapmıştır. Yıllık  $K = 39,685$  milyon ve  $r = \%3,2$  elde etmiştir. Belçika ve  
Fransa'nın nüfusları zaman içinde bu  $K$  değerlerini büyük ölçüde aştığından,  
lojistik denklemin Verhulst'un 1838 makalesinde olduğu gibi sadece birkaç  
on yıllık dönemler için gerçekçi bir model olabileceğini, ancak daha uzun  
dönemler için gerçekçi olmadığını görüyoruz.

1847'de Verhulst'un lojistik denklemden vazgeçtiği ve bunun yerine aşa-  
ğıdaki şekilde yazılabilecek bir diferansiyel denklem seçtiği *Nüfus artışı ya-  
sası üzerine ikinci inceleme* ortaya çıktı

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

Nüfus  $P(t)$  belirli bir eşiğin üzerinde olduğunda bu denklemin geçerli olaca-  
ğını düşünmüştür. Çözüm şudur

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

Verhulst, Belçika için aynı demografik verileri kullanarak  $r$  ve  $K$  parametrelerini yeniden tahmin etmiştir. Bu kez maksimum nüfus için  $K = 9,4$  milyon olarak bulmuştur. Sonucun model seçimine ne kadar bağlı olabileceğini görüyoruz!

Verhulst 1848’de Belçika Kraliyet Akademisi’nin başkanı oldu, ancak ertesi yıl Brüksel’de muhtemelen tüberkülozdan öldü. Verhulst’un model denklemleri arasındaki tereddütlerine rağmen, lojistik denklem birkaç on yıl sonra farklı kişiler tarafından bağımsız olarak yeniden tanıtıldı. Robertson bu denklemi 1908 yılında hayvanların, bitkilerin, insanların ve vücut organlarının bireysel büyümesini modellemek için kullanmıştır. McKendrick ve Kesava Pai 1911 yılında mikroorganizma popülasyonlarının büyümesi için kullanmıştır. Pearl ve Reed 1920’de yavaşlamaya başlayan ABD nüfusunun büyümesi için kullandı. Pearl 1922’de nihayet Verhulst’un çalışmalarını fark etti. O andan itibaren lojistik denklem birçok çalışmaya ilham verdi (bkz. 13, 20 ve 24 bölümleri). Maksimum nüfus  $K$  sonunda “taşınma kapasitesi” olarak bilinir hale geldi.

### Daha fazla okuma

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

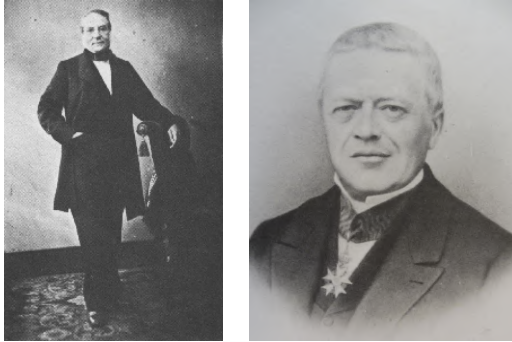


## Bölüm 7

### Bienaymé, Cournot ve soy isimlerinin yok oluşu (1845–1847)

Fransız istatistikçi Bienaymé, 1845 yılında, her erkeğin belirli bir olasılık dağılımını izleyen sayıda oğlu olması durumunda bir soyadının yok olma olasılığının nasıl hesaplanacağını anlamıştır. Ortalama oğul sayısı birden az ya da eşitse soyadı yok olacaktır. Ortalama birden büyükse, soyun tükenme olasılığı kesinlikle birden küçüktür. Elde ettiği sonucun kanıtı iki yıl sonra arkadaşı Cournot tarafından yazılan bir kitapta yayımlandı. Bu çalışmalar ancak yakın zamanda yeniden keşfedildi.

Irenée Jules Bienaymé 1796 yılında Paris'te doğdu. *École Polytechnique*'de okudu ve Maliye Bakanlığı'nda kariyer yaparak yüksek genel müfettişlik seviyesine ulaştı. Laplace tarafından yazılan *Analitik Olasılık Kuramı* kitabından etkilenen Bienaymé, demografik ve tıbbi istatistikler (bebek ölümleri, doğum sayısı, yaşam beklentisi), adalette hata olasılığı, sigorta teorisi ve oylama sistemlerinin temsil edilebilirliği gibi olasılık kuramının birçok uygulaması üzerine makaleler yayınlayacak zaman buldu.



Şekil 7.1: Bienaymé (1796–1878) ve Cournot (1801–1877)

1845 yılında Bienaymé, Paris'teki *Société Philomatique*'in bülteninde yayınladığı “Çoğalma yasası ve ailelerin süresi üzerine” isimli kısa bir not

yazdı. Bu konuda daha önce de yazarlar olmuştu. Malthus, *Nüfus İlkesi Üzerine Bir Deneme* (1803) adlı eserinin ikinci baskısında İsviçre nüfusu üzerine bir bölüme yer vermiş ve şunları kaydetmiştir:

“Bern kentinde, 1583 yılından 1654 yılına kadar, egemen konsey 487 aileyi Burjuvaziye kabul etmiş, bunlardan 379’u iki yüzyıl içerisinde yok olmuş ve 1783 yılında sadece 108’i kalmıştır.”

1842’de Thomas Doubleday daha genel olarak soylu ya da burjuvaziden gelen üst sınıf ailelerin alt sınıf ailelere göre yok olma eğiliminin daha yüksek olduğunu iddia etmiştir. Benzer fikirler Fransa’da 1844 yılında Émile Littré tarafından Auguste Comte’un pozitivist felsefesine bir giriş metninde ve Bienaymé’nin arkadaşı olan Benoiston de Châteauneuf tarafından 1845 yılında yayınlanan *Fransa’daki soylu ailelerin süresi üzerine* isimli makalesinde ortaya atılmıştır.

Bu bağlamda Bienaymé, çok sayıda aile yok olurken bir ülkenin nüfusunun nasıl olup da geometrik olarak artma eğiliminde olduğunu açıklamaya çalıştı. Bu sorunu irdelemek için, tüm erkeklerin yetişkinliğe ulaşan 0, 1, 2, 3, ..., erkek çocuk sahibi olma olasılıklarının aynı olduğu basitleştirilmiş bir durumu ele aldı. Daha detaylı bir anlatımla, bir erkeğin  $n$  nesil sonra kendi adını taşıyan bir çocuğa sahip olma olasılığının ne olduğu sorusunu sordu. Eğer ortalama oğul sayısı birden az ise,  $n$  sonsuza doğru büyüdükçe bu olasılığın sifıra yaklaşması gerektiği açıktır. Bienaymé, ortalama oğul sayısı tam olarak bir ise, örneğin hiç oğlu olmama olasılığı  $1/2$  ve iki oğlu olma olasılığı  $1/2$  ise, aynı sonucu doğru<sup>1</sup> kalacağını fark etmiştir (Şekil 7.2). Ancak bu durumda  $n$ ’inci nesilde çocuk sahibi olma olasılığı sifıra daha yavaş yaklaşır: örnekte 35 nesil sonra, yani yüzyıl başına üç nesil varsa on bir veya on iki yüzyıl sonra hala %5 olacaktır<sup>2</sup>. Bienaymé son olarak, ortalama erkek çocuk sayısı birden büyükse, soyun tükenmesinin kesin olmadığını fark etti: bunun olasılığı belli bir cebirsel denklemin çözümünüyle hesaplanabilir.

Bienaymé’nin makalesi daha fazla açıklama içermiyordu. Matematikçi ve ekonomist olan arkadaşı Antoine-Augustin Cournot, 1847’de *Cebir ve Geometri Arasındaki Karşılıklılığın Kökeni ve Sınırları Üzerine* başlıklı bir kitapta bazı ayrıntılara yer verdi. Problemi bir şans oyunu şeklinde sunmuş, ancak Bienaymé’nin soy isimlerinin yok oluşu üzerine yaptığı çalışmayla aynı olduğunu kabul etmiştir. Aile isimleri açısından yorumlamaya devam edersek, Cournot ilk olarak erkeklerin en fazla iki erkek çocuğa sahip olduğu özel durumu ele aldı;  $p_0$ ,  $p_1$  ve  $p_2$  sırasıyla 0, 1 veya 2 erkek çocuğa sahip olma

<sup>1</sup> Her erkeğin tam olarak bir oğlu olması durumu hariç.

<sup>2</sup> Aşağıda göreceğimiz gibi, bu olasılık  $x_{n+1} = \frac{1}{2} + \frac{1}{2}x_n^2$  ve  $x_0 = 0$  olmak üzere  $1 - x_{35}$ ’e eşittir.

Şekil 7.2: Yapay aile ağacı örneği. Ata, ağacın en tepesindedir. Her nesilde, erkeklerin 1/2 olasılıkla hiç oğlu olmama ve 1/2 olasılıkla iki oğlu olma ihtimali vardır.



olasılıklarıydı. Elbette  $p_0 + p_1 + p_2 = 1$  olacak şekilde. Bir atadan başlayarak sadece bir nesil sonra yok olma olasılığı, ki buna  $x_1$  diyelim,  $p_0$ 'a eşittir. İki nesil içinde yok olma olasılığı ise  $x_2 = p_0 + p_1 x_1 + p_2 x_1^2$ : ya aile ilk nesilde zaten yok olmuştu ( $p_0$  olasılığıyla), ya ilk nesilde hiç erkek çocuğu olmayan tek bir oğul vardı ( $p_1 x_1$  olasılığıyla), ya da ilk nesilde iki oğul vardı ve her birinin hiç erkek çocuğu yoktu ( $p_2 x_1^2$  olasılığıyla). Daha genel olarak,  $n$  nesil içinde neslin tükenme olasılığı

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

şeklinindedir. Gerçekten de, örneğin ilk nesilde iki erkek çocuk varsa (olasılık  $p_2$ ), aile  $n - 1$  nesil sonra (yani  $n$  nesilde)  $(x_{n-1})^2$ 'ye eşit bir olasılıkla yok olacaktır. Cournot,  $x_n$ 'in artan bir dizi olduğunu ve her  $n$  için  $x_n \leq 1$  olduğunu fark etmiştir. Dolayısıyla  $x_n$ 'in  $x = p_0 + p_1 x + p_2 x^2$  denkleminin çözümü olan ve 1'den büyük olmayan  $x_\infty \leq 1$  'lik bir limiti vardır. Bu denklem  $p_1 = 1 - p_0 - p_2$  kullanılarak  $0 = p_2(x - 1)(x - p_0/p_2)$  denklemine eşdeğerdir. Yani iki kök vardır:  $x = 1$  ve  $x = p_0/p_2$ . Aynı zamanda  $1 - p_0 + p_2$ 'ye eşit olan ve  $\mathcal{R}_0$  olarak adlandıracağımız ortalama oğul sayısı  $p_1 + 2p_2$ 'ye bağlı olarak üç durum ayırt edilebilir. Eğer  $\mathcal{R}_0 < 1$  ise, o zaman  $p_0/p_2 > 1$  olur. Dolayısıyla  $x = 1$ ,  $x_\infty$  limiti için mümkün olan tek değerdir. Bu durumda aile adının soyunun tükeneceği kesindir. Eğer  $\mathcal{R}_0 = 1$  ise, her iki kök de 1'e eşittir ve sonuç aynıdır. Eğer  $\mathcal{R}_0 > 1$  ise, Cournot  $x_\infty$ 'nin ikinci kök  $p_0/p_2$ 'ye eşit olması gerektiğini savunmuştur, çünkü  $p_0 = 0$  olduğu özel durumda yok olma olasılığı sıfır olmak zorundadır.

Cournot, erkeklerin  $p_0, p_1, \dots, p_m$  olasılıklarla en fazla  $m$  erkek çocuk sahibi olabileceği daha genel durumdan da kısaca bahsetmiştir. Sonuç aynı şekilde ortalama oğul sayısı olan  $\mathcal{R}_0 = p_1 + 2p_2 + \dots + mp_m$  değerinin 1'e göre değerine bağlıdır.  $x = p_0 + p_1 x + \dots + p_m x^m$  olan  $x_\infty$  denklemi her zaman  $x = 1$  köküne sahiptir. Sadece bir pozitif kökü daha vardır ve bu da  $\mathcal{R}_0 > 1$  olduğunda yok olma olasılığı  $x_\infty$ 'yi verir.

Ne yazık ki Bienaymé'nin makalesi ve Cournot'nun kitabındaki birkaç

sayfa o zamanlar tamamen gözden kaçmıştı. Makale ancak 1970'lerde, kitap sayfaları ise bundan da yirmi yıl sonra fark edilebildi! Bu arada problem ve çözümü başkaları tarafından yeniden keşfedilmiş ve konu önemli ölçüde gelişmişti. Bu konuya 9, 17 ve 18. bölümlerde tekrar döneceğiz.

Bienaymé 1848 devriminin ardından Maliye Bakanlığı'ndaki görevinden ayrılmak zorunda kaldı. En iyi aday olduğu Paris Üniversitesi'ndeki olasılık teorisi kürsüsü de başka birine verildi. Yine de Bienaymé 1850'den sonra Maliye Bakanlığı'nda tekrar çalışabildi, ancak 1852'de istifa etti. Aynı yıl, istatistik alanında uzman olduğu Bilimler Akademisi'ne seçildi. 1853 yılında bazı modern ders kitaplarında "Bienaymé-Çebişev" eşitsizliği olarak adlandırılan eşitsizliği kanıtladı. 1875 yılında yeni kurulan Fransız Matematik Derneği'nin başkanı oldu. 1878'de Paris'te öldü.

### Daha fazla okuma

1. Bienaymé, I.J.: De la loi de multiplication et de la durée des familles. *Extr. p. v. séances - Soc. Philomat. Paris*, 37–39 (1845) biodiversitylibrary.org
2. Bru, B.: À la recherche de la démonstration perdue de Bienaymé. *Math. Sci. Hum.* 114, 5–17 (1991). archive.numdam.org
3. Bru, B., Jongmans, F., Seneta, E.: I.J. Bienaymé: Family information and proof of the criticality theorem. *Int. Stat. Rev.* 60, 177–183 (1992)
4. Brun, J., Robinet, A. (éd.): *A. Cournot, études pour le centenaire de sa mort.* Economica / Vrin, Paris (1978)
5. Cournot, A.-A.: *De l'origine et des limites de la correspondance entre l'algèbre et la géométrie.* Hachette, Paris (1847). archive.org
6. Doubleday, T.: *The True Law of Population.* Simpkin, Marshall, & Co., London (1842). archive.org
7. Heyde, C.C., Seneta, E.: *I.J. Bienaymé: Statistical Theory Anticipated.* Springer (1977)
8. Kendall, D.G.: The genealogy of genealogy: branching processes before (and after) 1873. *Bull. Lond. Math. Soc.* 7, 225–253 (1975)
9. Littré, É.: *Conservation, révolution et positivisme.* Ladrance, Paris (1852). gallica.bnf.fr
10. Malthus, T.R.: *An Essay on the Principle of Population*, 2nd edn. Bensley, London (1803). archive.org
11. Martin, T.: Antoine Augustin Cournot. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 152–156. Springer (2001)
12. Seneta, E.: Irenée-Jules Bienaymé, a.g.e., s. 132–136.

## Bölüm 8

### Mendel ve kalıtım (1865)

Mendel, 1865 yılında bezelyelerin melezlenmesi üzerine yaptığı öncü deneylerin sonuçlarını yayımladı. Analizinde olasılık teorisinin temel yönlerini kullandı. Ayrıca kendi kendini döleyen bitkilerden oluşan bir popülasyon için dinamik bir model düşündü. Ancak 1900 yılında yeniden keşfedilen çalışması, genetik tarihinde bir kilometre taşıdır.

Johann Mendel 1822 yılında, o zamanlar Avusturya İmparatorluğu'nun bir parçası olan ve şimdi Çek Cumhuriyeti'nin bir parçası olan Moravya'da doğdu. Babası bir köylüydü. Mendel, lisede aldığı iyi sonuçlar ve kötü sağlığı nedeniyle aile çiftliğinde çalışmak yerine eğitimine devam etmeyi tercih etti. Ancak üniversiteye gidecek parası yoktu. Bu yüzden 1843'te Brünn'deki (şimdiki Brno) Saint Thomas manastırına girdi ve burada Gregor adını aldı. İlahiyat okudu ve aynı zamanda tarımla ilgili bazı kurslara da katıldı. 1847 yılında rahip olarak atandı. Birkaç yıl bir lisede öğretmenlik yaptı ancak profesörlük sınavında başarısız oldu. Hiyerarşisinin desteği sayesinde 1851–1853 yılları arasında Viyana Üniversitesi'nde eğitimine devam edebildi ve burada fizik, matematik ve doğa bilimleri derslerine katıldı. Daha sonra Brünn'e döndü ve bir teknik okulda fizik öğretmenliği yaptı.



Şekil 8.1:  
Mendel (1822–1884)

Mendel, 1856 ve 1863 yılları arasında manastırının bahçesinde çok sayıda bitki üzerinde bir dizi deney yaptı. Elde ettiği sonuçları 1865 yılında üyesi ol-

duğu Brünn Doğa Tarihi Derneği'nin iki toplantısında sundu. *Bitki Melezleme Deneyleri* adlı çalışması ertesi yıl Cemiyet'in bildiri kitabında Almanca olarak yayımlandı. Mendel, kendi kendine döllenme yoluyla doğal olarak üreyen ve tohumları yuvarlak veya buruşuk, sarı veya yeşil gibi kolayca tanımlanabilen farklı biçimler alabilen bezelye bitkilerinin varyasyonlarını nasıl incelediğini açıkladı. Yuvarlak tohumlu bir soydan gelen bir bitki ile buruşuk tohumlu bir soydan gelen bir bitkiyi çaprazladığında, her zaman yuvarlak tohum veren melezler elde ettiğini fark etti. “Yuvarlak tohumlar” karakterini baskın, “buruşuk tohumlar” karakterini ise çekinik olarak adlandırdı. Aynı şekilde “sarı tohumlar” karakterinin baskın ve “yeşil tohumlar” karakterinin çekinik olduğunu gösterdi.

Mendel daha sonra, melez tohumlardan yetiştirilen bitkilerin kendi kendine döllenmesinin, ilk nesilde görünüşte rastgele oranlarda baskın veya çekinik karaktere sahip yeni tohumlar verdiğini fark etti. Dahası, deneyi birçok kez tekrarlayarak, baskın karaktere sahip tohumların çekinik karaktere sahip olanlardan ortalama üç kat daha fazla olduğunu fark etti. Örneğin, ilk deneyinde toplam 5.474 yuvarlak tohum ve 1.850 buruşuk tohum elde etti, bu da 2,96'ya 1 oranına karşılık geliyordu. İkinci bir deneyde ise toplam 6.022 sarı tohum ve 2.001 yeşil tohum elde etmiştir, bu da 3,01'e 1 oranına karşılık gelmektedir<sup>1</sup>.

Mendel ayrıca, baskın karaktere sahip ilk neslin tohumlarından yetiştirilen bitkiler arasında, kendi kendine döllenme yoluyla hem baskın hem de çekinik karakterli tohumlar verenlerin sayısının, yalnızca baskın karakterli tohumlar verenlerin yaklaşık iki katı olduğunu fark etmiştir. Örneğin, ilk neslin yuvarlak tohumlarından yetiştirilen 565 bitkiden 372'si hem yuvarlak hem de buruşuk tohum verirken 193'ü sadece yuvarlak tohum vermiştir; oran 1,93'e eşittir. Benzer şekilde, ilk neslin sarı tohumlarından yetiştirilen 519 bitkiden 353'ü hem sarı hem de yeşil tohum verirken 166'sı sadece sarı tohum vermiştir; oran 2,13'e eşittir.

Bu sonuçları açıklamak için Mendel, bir tohumun görünen karakterini, her biri baskın (*A* olarak yazılır) ya da çekinik (*a* olarak yazılır) olan iki gizli faktörün birlikteliğinin sonucu olarak düşünmek gibi parlak bir fikir ortaya attı. Yani üç olası kombinasyon vardır: *AA*, *Aa* ve *aa*. *AA* veya *Aa* faktörlerine sahip tohumlar aynı baskın *A* karakterine sahiptir. *aa* faktörüne sahip tohumlar ise *a* çekinik karakterine sahiptir. Mendel ayrıca döllenme sırasında polen tanelerinin ve ovüllerin (gametlerin) her biri 1/2 olasılıkla iki faktörden

<sup>1</sup>R. A. Fisher'in (bkz. bölüm 14) daha sonra fark ettiği gibi, teorik değere bu kadar yakın deneysel sonuçlara ulaşma olasılığı oldukça düşüktür. Mendel muhtemelen verilerini düzenlemiştir. Örneğin,  $n = 6.022 + 2.001 = 8.023$  tohumla ilgili ikinci deneyde, oranın 3'ten 0.01'den daha az farklı olma olasılığı sadece %10'dur.

yalnızca birini aktardığını varsaymıştır.

Dolayısıyla,  $AA$  ve  $aa$  saf soylarının çaprazlanması, hepsi  $Aa$  faktörlerine ve  $A$  baskın karakterine sahip melezler verir.  $Aa$  melezinin gametleri  $1/2$  olasılıkla  $A$  faktörünü ve  $1/2$  olasılıkla  $a$  faktörünü aktarır. Bu nedenle,  $Aa$  melez tohumundan yetiştirilen bir bitkinin kendi kendine döllenmesi, Tablo 8.1'de gösterildiği gibi  $1/4$  olasılıkla  $AA$ ,  $1/2$  olasılıkla  $Aa$  ve  $1/4$  olasılıkla  $aa$  verir.

Tablo 8.1: Bir  $Aa$  melezinin kendi kendini döllemesinin olası sonuçları ve bunların erkek gametler (satırlarda) ve dişi gametler (sütunlarda) tarafından aktarılan faktörlerin bir fonksiyonu olarak olasılıkları.

Faktör	$A$	$a$
Olasılık	$1/2$	$1/2$
$A$	$AA$	$Aa$
$1/2$	$1/4$	$1/4$
$a$	$Aa$	$aa$
$1/2$	$1/4$	$1/4$

Mendel,  $1 : 2 : 1$  olan  $AA : Aa : aa$  oranlarının  $(A + a)^2 = AA + 2Aa + aa$  biçimsel hesaplamasıyla da elde edilebileceğini fark etti.  $AA$  ve  $Aa$  tohumları  $A$  görünür karakterine sahipken, sadece  $aa$  tohumları  $a$  görünür karakterine sahip olduğundan, gerçekten de  $A$  karakterine sahip tohum sayısı  $a$  karakterine sahip tohum sayısından üç kat daha fazladır. Dahası,  $Aa$  tohumlarının sayısı  $AA$  tohumlarının sayısından ortalama iki kat daha fazladır. İlkinden yetiştirilen bitkilerin kendi kendine döllenmesi ya baskın karakterli ( $AA$  veya  $Aa$ ) ya da çekinik karakterli ( $aa$ ) tohumlar verir.  $AA$  tohumlarından yetiştirilen bitkilerin kendi kendine döllenmesi ise her zaman baskın karakterli  $AA$  tohumları verir. Tüm gözlemler bu şekilde açıklanmaktadır.

Mendel sonraki nesillere de baktı.  $N$  melez  $Aa$  tohumundan başlayarak ve basit olması için her bitkinin kendi kendine döllenmeyle sadece dört yeni tohum verdiğini varsayarak,  $n$  neslindeki ortalama  $(AA)_n$ ,  $(Aa)_n$  ve  $(aa)_n$  tohum sayılarının Tablo 8.2 ile verileceğini hesapladı, burada sunumun netliği için sonuçlar  $N$ 'ye bölünmüştür.

Tablo 8.2: Birbirini izleyen nesiller.

$n$	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
toplam	1	4	16	64	256	1.024

Bu sayılar basitçe formüllerden elde edilir

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

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

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

Bu da  $AA$ 'nın kendi kendine döllenmeden sonra dört tohum  $AA$  verdiğini,  $aa$ 'nın dört tohum  $aa$  verdiğini ve  $Aa$ 'nın ortalama olarak bir tohum  $AA$ , iki tohum  $Aa$  ve bir tohum  $aa$  verdiğini söyler. Mendel ayrıca şunu da fark etmiştir:

$$(AA)_n = (aa)_n = 2^{n-1}(2^n - 1) \quad \text{ve} \quad (Aa)_n = 2^n.$$

Aslında, (8.2) denkleminde ve  $(Aa)_0 = 1$  başlangıç koşulundan  $(Aa)_n = 2^n$  olduğu sonucu çıkar. Bunu (8.1) denkleminde değiştirirsek,  $(AA)_{n+1} = 4(AA)_n + 2^n$  elde ederiz. Kolayca  $(AA)_n = c \cdot 2^n$ 'nin  $c = -1/2$  olduğunda özel bir çözüm olduğunu fark ederiz. "Homojen" denkleminin genel çözümü  $(AA)_{n+1} = 4(AA)_n$  ise  $(AA)_n = C \cdot 4^n$  olur. Son olarak, bu iki çözümü topladığımızda  $(AA)_n = C \cdot 4^n - 2^{n-1}$  denkleminin  $C = 1/2$  ise  $(AA)_0 = 0$  başlangıç koşulunu sağladığını görürüz.  $(aa)_n$  dizisine gelince, aynı yineleme bağıntısını ve  $(AA)_n$  ile aynı başlangıç koşulunu sağlar. Yani  $(aa)_n = (AA)_n$ .

Sonuç olarak, toplam popülasyondaki  $Aa$  melezlerinin oranı olan  $2^n/4^n = 1/2^n$ , her nesilde kendi kendine döllenme ile ikiye bölünür.

Mendel'in çalışmaları yaşamı boyunca fark edilmedi. Birkaç yıl sonra Mendel benzer deneyleri diğer bitki türleriyle de denedi, meteoroloji üzerine birkaç makale yayınladı ve arıların kalıtımını araştırdı. 1868'de başrahip olduktan sonra zamanının çoğunu idari sorunları yönetmekle geçirdi. 1884 yılında öldü.

Mendel'in çalışmaları ancak 1900 yılında Amsterdam'da Hugo de Vries, Tübingen'de Carl Correns ve Viyana'da Erich von Tschermak tarafından bağımsız ve neredeyse eş zamanlı olarak yeniden keşfedildi. Bu, bugün genetik dediğimiz alanda yeni bir dönemi başlatacaktı.

### Daha fazla okuma

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)



## Bölüm 9

# Galton, Watson ve soy tükenmesi sorunu (1873–1875)

1873 yılında İngiliz istatistikçi Galton ve vatandaşı matematikçi Watson, Bienaymé'nin çalışmalarından haberdar olmadan soy isimlerinin yok olması sorununu ele aldılar. Watson, her nesildeki erkek sayısının olasılık dağılımıyla ilişkili üretici fonksiyonun özyinelemeli olarak hesaplanabileceğini fark etti. Ancak yok olma olasılığını yanlış analiz etmiştir.

Francis Galton, Mendel ile aynı yıl, 1822'de İngiltere'de Birmingham yakınlarında doğdu. Yedi çocuğun en küçüğüydü. Babası zengin bir bankerci. Anne tarafından Charles Darwin'in kuzeniydi. Galton 1838'de önce Birmingham'daki bir hastanede, daha sonra da Londra'da tıp eğitimi almaya başladı. 1840 yazında İstanbul'a kadar uzanan ilk uzun Avrupa seyahatini yaptı. Daha sonra Cambridge Üniversitesi *Trinity College*'de dört yıl eğitim gördü. Ancak babası 1844 yılında ardında önemli bir servet bırakarak öldü. Galton tıp doktoru olma fikrinden vazgeçti. Mısır, Sudan ve Suriye'ye seyahat etti. Sonraki birkaç yıl boyunca rahat bir yaşam sürdü, zamanını avlanarak, balon ve teknelerle seyahat ederek ya da elektrikli telgrafi geliştirmeye çalışarak geçirdi. 1850 yılında Güney Batı Afrika'ya (şimdiki Namibya) bir keşif gezisi düzenledi. 1852'de İngiltere'ye döndüğünde Kraliyet Coğrafya Derneği'ne seçildi. Orada Nil'in kaynağını bulmak için Doğu Afrika'ya yapılan keşif gezilerinden gelen haberleri takip edebiliyordu. Londra'ya yerleşti ve gezginler için en çok satılan listesine giren bir rehber kitap yazdı. 1856 yılında Kraliyet Cemiyeti'ne seçildi. Daha sonra meteoroloji ile ilgilenmeye başladı ve "antisiklon" kelimesini icat etti. Kuzeni Darwin'in 1859'da *Türlerin Kökenini* yayınlamasından sonra Galton kalıtım çalışmalarına yöneldi. Entelektüel yeteneklerin kalıtım yoluyla aktarılabilirliğini iddia ettiği *Kalıtım Deha* kitabını 1869'da yayınladı.

1873 yılında İsviçreli botanikçi Alphonse de Candolle, *Son İki Yüzyılda Bilim ve Bilim Adamlarının Tarihi* başlıklı bir kitap yayınladı ve bu kitapta *Kalıtım, Değişkenlik ve Seçilimin İnsan Türünün Gelişimi ve Bu Türün Muhtemel Geleceği Üzerindeki Etkisi* üzerine bir deneme de yer aldı. Orada aşağıdaki açıklamaları yapmıştır:



Şekil 9.1: Galton (solda) ve Watson (sağda).

“Bay Benoiston de Châteauneuf, Galton ve diğer istatistikçilerin kesin bilgileri ve çok akli başında görüşleri arasında, soy isimlerinin kaçınılmaz olarak yok olması konusunda yapmaları gereken önemli açıklamayı göremedim. Elbette her isim yok olmak zorundadır [...] Bir matematikçi, kız veya erkek çocuk sahibi olma olasılığını ve herhangi bir çiftin çocuk sahibi olmama olasılığını bilerek, isimlerin veya unvanların nasıl azalacağını hesaplayabilir.”

Bu, Bienaymé'nin 1845'te üzerinde çalıştığı sorunla aynıdır. Ancak Bienaymé'nin çalışmalarından haberdar olmayan Candolle, tüm ailelerin yok olmaya mahkum olduğunu düşünüyordu. Galton, Candolle'un kitabındaki yukarıdaki paragrafı fark etti. Kendisi de Bienaymé'nin çalışmasından haberdar olmadığı için Galton bunu *Educational Times* okuyucuları için açık bir problem olarak ortaya koydu:

Problem 4.001: Sadece yetişkin erkeklerle ilgileneceğimiz, sayıları  $N$  olan ve her biri ayrı soyadları taşıyan büyük bir ulus bir bölgeyi kolonize eder. Nüfus yasaları öyle ki, her nesilde yetişkin erkeklerin yüzde  $a_0$ 'ının yetişkin hayata ulaşan hiç erkek çocuğu olmuyor;  $a_1$ 'in böyle bir erkek çocuğu oluyor;  $a_2$ 'nin iki; ve böylece  $a_5$ 'e kadar beş erkek çocuğu oluyor.

(1)  $r$  nesil sonra soyadlarının ne kadarının yok olacağını; ve (2)  $m$  kişi tarafından kullanılan soyadının kaç örneği olacağını bulunuz.

Sorunun ikinci kısmının Bienaymé tarafından ele alınmadığına dikkat edin. Galton derginin okuyucularından tatmin edici bir yanıt alamadı ve görünüşe

göre sorunun çözümünü kendi başına bulamadı. Bu yüzden bir matematikçi olan arkadaşı Henry William Watson'dan problemi çözmeye çalışmasını istedi.

Watson 1827 yılında Londra'da doğdu. Babası İngiliz Donanması'nda subaydı. Önce Londra'daki *King's College*'de okudu ve ardından Galton'dan sadece birkaç yıl sonra, 1846'dan 1850'ye kadar Cambridge Üniversitesi *Trinity College*'de matematiğe yöneldi. Sırasıyla *Trinity College*'de fellow, *City of London School*'de müdür yardımcısı, *King's College*'de matematik öğretmeni ve 1857 ile 1865 yılları arasında *Harrow School*'de matematik profesörü oldu. Hevesli bir dağcı olan Galton, 1855 yılında İsviçre'deki *Monte Rosa*'un zirvesine ulaşan keşif gezisinin bir parçasıydı. 1856'da yardımcı papaz, iki yıl sonra da Anglikan rahip olarak atandı. 1865'ten emekli olana kadar Coventry yakınlarındaki *Berkswell with Barton*'da rektörlük yaptı ve bu görev ona araştırma için yeterli zaman bıraktı.

Galton ve Watson birlikte 1875 yılında *Journal of the Royal Anthropological Institute* dergisinde yayınlanan "Ailelerin yok olma olasılığı üzerine" başlıklı bir makale yazdılar. Galton problemi sunmuş, Watson da yaptığı hesaplamaları ve ulaştığı sonuçları açıklamıştır. Erkeklerin en fazla  $q$  oğlu olduğunu varsaymışlardır,  $p_k$  ise  $k$  oğul sahibi olma olasılığıdır ( $k = 0, 1, 2, \dots, q$ ). Başka bir deyişle, Galton'un orijinal notasyonlarını kullanırsak  $p_k = a_k/100$  olur. Yani  $p_0 + p_1 + \dots + p_q = 1$ . Nesil 0'ın tek bir adamdan oluştuğu durumu düşünün. Birinci nesil  $p_s$  olasılıkla  $s$  erkekten oluşur. Watson, kendi zamanında iyi bilinen ve Abraham de Moivre tarafından uzun zaman önce tanıtılmış olan bir hileyi kullanarak,  $p_0, \dots, p_q$  olasılıklarıyla ilişkili üreten fonksiyonunu ele aldı:

$$f(x) = p_0 + p_1 x + p_2 x^2 + \dots + p_q x^q. \quad (9.1)$$

Benzer şekilde,  $f_n(x)$ ,  $x^s$  katsayısının 0. nesildeki bir erkekten başlayarak  $n$  nesilde  $s$  erkek olma olasılığı olduğu polinom olsun. O zaman  $f_1(x) = f(x)$  olur. Watson,  $f_n(x)$ 'in özyinelemeli olarak hesaplanmasını sağlayan

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

formülünü farketti.

Gerçekten de,  $f_n(x) = p_{0,n} + p_{1,n}x + p_{2,n}x^2 + \dots + p_{q^n,n}x^{(q^n)}$  olsun. Dikkat edilirse  $n$  neslinde en fazla  $q^n$  erkek vardır. Eğer  $n - 1$  neslinde 1'den  $s$ 'ye kadar numaralandırılmış  $s$  erkek varsa,  $t_1, \dots, t_s$  erkek yavrularının sayısı olsun. Böyle bir durumda,  $n$  neslinde  $t$  erkek olma olasılığı şuna

eşit olacaktır:

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

$s = 0$  olduğunda, bu olasılığın  $t = 0$  ise 1'e eşit ve  $t \geq 1$  ise 0'a eşit olduğu anlaşılmalıdır. Bu nedenle

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

Bundan şu sonuç çıkar:

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

Özellikle  $x_n$  soyadının  $n$  nesil içinde yok olma olasılığı  $p_{0,n}$  değerine eşittir ve bu da  $f_n(0)$  ile aynıdır. İlk örnek olarak, Watson

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

yani  $q = 3$  ve  $p_0 = p_1 = p_2 = 1/3$ , durumunu ele aldı, ve  $f_n(x)$  polinomlarını  $n = 1, \dots, 4$  için (9.2) denklemini kullanarak hesapladı. Örneğin şu sonuçları elde etti:

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

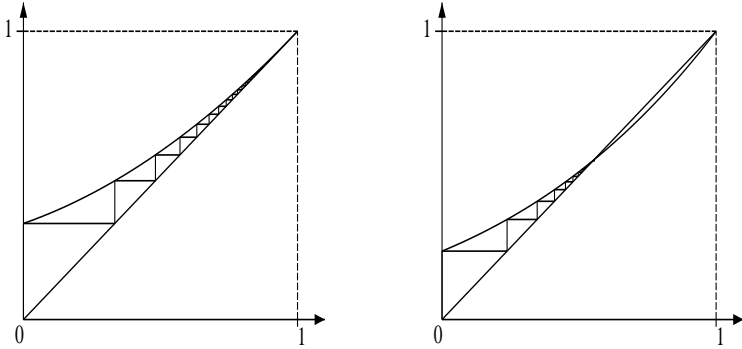
ve  $f_2(0) = 13/27 \approx 0,481$ .  $f_n(x)$  'in  $n \geq 3$  için hesaplanması çok zahmetli hale gelir, o kadar uğraştırıcıdır ki Watson  $n = 4$  için bir hata yapmıştır.  $x_5 = f_5(0) = f_4(f(0))$  olduğundan  $f_5(x)$  hesaplamasından kaçınılabilir. Watson, aşağıdaki  $x_n = f_n(0)$  yok olma olasılıkları listesini elde etti:

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

Bienaymé tarafından türetilen  $x_n = f(x_{n-1})$  basit formülü kullanılarak kontrol edilebileceği gibi, doğru değerler  $x_4 \approx 0,632$  ve  $x_5 \approx 0,677$ 'dir. Bölüm 17'de göreceğimiz gibi, ikinci formül (9.2) denkleminde de türetilir.

Watson her insanın ortalama  $\mathcal{R}_0 = p_1 + 2p_2 + \dots + qp_q$  oğlu olduğunu ve ilk örneğinde  $\mathcal{R}_0 = 1$  olduğunu fark etmiştir. Dolayısıyla, başlangıçtaki erkek

aile üyesi sayısı yeterince büyükse, aile büyüklüğünün kabaca sabit kalacağı düşünülebilir. Yine de Watson,  $x_n$  yok olma olasılığının  $n \rightarrow +\infty$  olduğunda yavaş da olsa 1'e doğru yakınsadığını iddia etmiştir. Başka bir deyişle, Candelletto'nun önerdiği gibi tüm aile yok olma durumuna ulaşacaktır. Orijinal makalede yer almayan Şekil 9.2a ve Bienaymé'nin sonuçları, ilk örnek için bu sonucun doğru olduğunu doğrulamaktadır.



Şekil 9.2:  $y = f(x)$  ve  $y = x$  fonksiyonlarının grafiği. Neslin tükenme olasılığı  $x_n = f(x_{n-1})$   $n$  nesil içinde  $n$ 'inci "merdiven basamağının" yüksekliğidir. Sol:  $f(x) = (1 + x + x^2)/3$ . Sağ:  $f(x) = (3 + x)^5/4^5$ .

İkinci bir örnek olarak Watson, (9.1) üreten fonksiyonu  $f(x) = (a + bx)^q/(a + b)^q$  olan binom olasılık dağılımını ele aldı:

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

ve  $f_2(x)$  ve  $x_2 = f_2(0)$  olarak hesapladı. Bu noktada her  $n$  için  $x_2 = f(x_1)$  ve  $x_n = f(x_{n-1})$  olduğunu fark etti. Ancak bu formülün yalnızca özel binom durumu (9.3) için doğru olduğunu düşünüyordu. Bunu  $q = 5$ ,  $a = 3$  ve  $b = 1$  olduğu duruma uygulayarak şu sonucu elde etti

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

Watson,  $n \rightarrow +\infty$  durumunda  $x_n$ 'nin  $x_\infty = f(x_\infty) = (a + bx_\infty)^q/(a + b)^q$  koşulunu sağlayan bir  $x_\infty$  limitine yakınsaması gerektiğini fark etmiştir. Bu denklemin çözümünün  $x = 1$  olduğunu gördü ancak  $\mathcal{R}_0 > 1$  olduğunda başka çözümlerin de olabileceğini fark etmedi. Bu yüzden Candelletto tarafından yanlış

yönlendirilerek, az önce ele aldığı sayısal örnek de dahil olmak üzere her durumda yok olma ( $x_\infty = 1$ ) olduğu sonucuna vardı. Oysa Şekil 9.2b durumun böyle olmadığını gösteriyor!

Watson bu sayısal örnekte ortalama oğul sayısının 1'den büyük olduğunu fark etmiştir ( $\mathcal{R}_0 = qb/(a+b) = 5/4$  olduğu gösterilebilir), yani nüfus üstel olarak artma eğilimindedir. Ancak bu, hatasını keşfetmesine yardımcı olmadı. Hatta soyadının yok olmasının sadece binom durumu için değil her olasılık dağılımı ( $p_k$ ) için kesin olduğunu varsaydı. Bu soruna 17. ve 18. bölümlerde döneceğiz.

Galton, aileler üzerindeki istatistiksel çalışmasını, Kraliyet Cemiyeti üyelerinin soyağacına odaklanan *İngiliz Bilim Adamları, Doğaları ve Yetiştirilmeleri* başlıklı bir kitapla sürdürdü. Ayrıca insan vücudunun ölçümü olan antropometri ile de ilgilenmeye başladı. Çok sayıda insan hakkında veri toplamak için 1884 yılında Londra'da düzenlenen uluslararası bir sergiden yararlandı. Elde ettiği sonuçlar 1889 yılında, ekinde Watson ile birlikte yazdığı makalenin de yer aldığı *Doğal Kalıtım* başlıklı bir kitapta yayımlandı. Bu kitap aynı zamanda “yüzdalık dilim” ve “çeyreklik dilim” gibi bazı yeni istatistiksel sözcüklerin yanı sıra “öjenik (soy ıslahı)” sözcüğünü, yani kalıtsal karakterler açısından insan türünün iyileştirilmesini de takdim etti. Galton 1888'den sonra, birkaç yıl sonra İngiliz polisi tarafından kullanılacak olan parmak izi tanıma tekniğini geliştirdi. Ayrıca, kalıtımın (doğa) ve çevrenin (yetiştirme) ikizlerin fiziksel ve entelektüel özellikleri, birkaç nesil boyunca yetiştirilen bezelyelerin büyüklüğü veya laboratuvarında yetiştirilen farelerin rengi üzerindeki ilgili rolünü incelemeye devam etti. Bu onu iki değişken arasındaki “korelasyon katsayısı” kavramına götürdü. 1904 yılında Londra'daki *University College* bünyesinde Galton Laboratuvarı kuruldu. Galton 1909'da şövalye ilan edildi ve 1911'de öldü.

Watson, özellikle 1876'da gazların kinetik teorisi üzerine bir inceleme ve iki cilt halinde (1885 ve 1889) elektrik ve manyetizmanın matematiksel teorisi üzerine bir inceleme olmak üzere çeşitli kitaplar yayınladı. 1881'de *Royal Society*'ye seçildi ve 1903'te Brighton'da öldü.

Karl Pearson, 1924'te Galton biyografisinin ikinci cildinde, soy isimlerinin yok olmasıyla ilgili makaleyi hatayı fark etmeden özetlemiştir. Bu hata nihayet 1930 yılında fark edilecektir (bkz. 18. bölüm).

## Daha fazla okuma

1. De Candolle, A.: *Histoire des sciences et des savants depuis deux siècles*. Georg, Genève (1873). archive.org
2. Galton, F.: *Natural Inheritance*. Macmillan, London (1889). galton.org

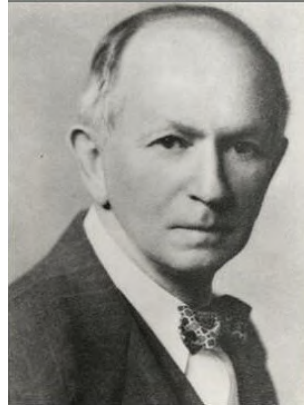
3. Galton, F.: *Memories of my Life*. Methuen & Co., London (1908). galton.org
4. Kendall, D.G.: Branching processes since 1873. *J. Lond. Math. Soc.* 41, 385–406 (1966)
5. Pearson, K.: *The Life, Letters and Labours of Francis Galton*, vol. 1/2. Cambridge University Press (1914/1924). galton.org
6. S.H.B.: Henry William Watson, 1827-1903. *Proc. R. Soc. Lond.* 75, 266–269 (1905). gallica.bnf.fr
7. Watson, H.W., Galton, F.: On the probability of the extinction of families. *J. Anthropol. Inst.* 4, 138–144 (1875). galton.org

## Bölüm 10

### Lotka ve istikrarlı nüfus teorisi (1907–1911)

1907 yılında Amerikalı kimyager Alfred Lotka, doğum oranı, yaşa özel ölüm oranları ve nüfus artış hızı arasındaki ilişkiyi sürekli zamanlı bir model kullanarak incelemeye başlamıştır. Lotka, 1911 yılında Sharpe ile birlikte aynı konuda yaşa özel doğurganlık oranlarını da içeren bir makale daha yayınlamıştır. Nüfus artış oranını veren örtük denklem genellikle “Lotka denklemi” olarak adlandırılır.

Alfred James Lotka, 1880 yılında Avusturya-Macaristan İmparatorluğu'nun bir parçası olan Lemberg'de (şimdiki Ukrayna'nın Lviv kenti) Amerikalı bir ailenin çocuğu olarak dünyaya geldi. Önce Fransa ve Almanya'da eğitim gördü ve 1901 yılında İngiltere'deki Birmingham Üniversitesi'nden fizik ve kimya alanında lisans derecesi aldı. Daha sonra 1909 yılında Nobel Kimya ödülünü alacak olan Wilhelm Ostwald tarafından termodinamiğin kimya ve biyolojideki rolünün vurgulandığı Leipzig'de bir yıl geçirdi. Lotka 1902'de New York'a yerleşti ve *General Chemical Company* için çalışmaya başladı.



Şekil 10.1: Lotka (1880–1949)

Lotka, 1907 ve 1911 yıllarında<sup>1</sup>, Euler'in aynı konudaki çalışmalarından

<sup>1</sup>İkinci makale Cornell Üniversitesi'nden bir matematikçi olan F. R. Sharpe ile birlikte yazılmıştır.



habersiz olarak, yaş yapısına sahip popülasyonların dinamikleri üzerine çalışmaya başladı (bkz. Bölüm 3). Euler'den farklı olarak zaman ve yaşın sürekli değişkenler olduğunu varsaymıştır.  $B(t)$   $t$  zamanındaki erkek doğum oranı (zaman birimi başına düşen erkek doğum sayısı),  $p(x)$   $x$  yaşında hala hayatta olma olasılığı ve  $h(x)$   $x$  yaşındaki doğurganlık olsun. Eğer  $dx$  sonsuz küçükse,  $h(x) dx$ , bir erkeğin  $x$  ve  $x + dx$  yaşları arasında yeni doğan bir erkek çocuğa sahip olma olasılığıdır. O halde

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

doğumda beklenen yaşam süresidir. Ayrıca  $B(t-x) p(x) dx$ ,  $t-x$  ve  $t-x+dx$  zamanları arasında doğan ve  $t$  zamanında hala hayatta olan erkeklerin sayısıdır. Bu erkeklerin  $t$  zamanında birim zaman başına  $B(t-x) p(x) h(x) dx$  oğulları vardır. Dolayısıyla  $t$  zamanındaki toplam erkek doğum oranı

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

olur. Bu integral denklem için  $B(t) = b e^{rt}$  biçiminde üstel bir çözüm arayan Lotka, her iki tarafı  $B(t)$ 'ye bölerek şu denklemi elde etmiştir:

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

Bu denklem nüfusbilimciler tarafından "Lotka'nın denklemi" olarak adlandırılmaktadır<sup>2</sup>. Euler, zaman ve yaşın ayrık değişkenler olduğu durumda büyüme oranı için benzer bir örtük denklemi (3.1) elde etmişti. Lotka, (10.1) denkleminin sağ tarafının  $r$ 'nin azalan bir fonksiyonu olduğunu ve  $r \rightarrow -\infty$  olduğunda  $+\infty$ 'ye,  $r \rightarrow +\infty$  olduğunda ise  $0$ 'a gittiğini fark etmiştir. Dolayısıyla  $r$ 'nin (10.1) denklemini sağlayan tek bir değeri vardır; buna  $r^*$  diyelim. Ayrıca, ancak ve ancak

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

olduğunda  $r^* > 0$ 'dır.  $\mathcal{R}_0$  ile gösterilen parametre (bu gösterim 1925 yılında Dublin ve Lotka tarafından ortaya atılmıştır) bir erkeğin hayatı boyunca sahip olabileceği beklenen erkek çocuk sayısıdır.

Lotka, nüfusun başlangıçtaki yaş yapısı ne olursa olsun, birim zaman başına düşen erkek doğum sayısının,  $t \rightarrow +\infty$  olduğunda  $B(t) \sim b e^{r^* t}$  şeklinde

<sup>2</sup>R. A. Fisher 1927 yılında bağımsız olarak aynı denkleme ulaşmış ve daha sonra  $r^*$  kökünü, doğal seçim yoluyla evrim kuramında "Darwinci uygunluğun" bir ölçüsü olarak yorumlamıştır.

olduğunu öne sürmüştür<sup>3</sup>; burada  $b$  bir sabittir. Böylelikle toplam nüfus şu şekilde verilir:

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

Buradan  $P(t)$ 'nin  $t \rightarrow +\infty$  olduğunda  $e^{r^*t}$  gibi arttığı veya azaldığı sonucu çıkar: büyüme oranı  $r^*$ 'ye eşittir. Ayrıca,  $B(t-x)p(x)/P(t)$  ile verilen nüfusun yaş yapısı

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

şeklinde dir. Lotka'nın "istikrarlı nüfus" dediği şey budur: yaş piramidi zaman içinde aynı şekli korur ancak toplam nüfus katlanarak artar veya azalır. Dolayısıyla sonuç Euler'in ayrık zamanlı modelindekiyle aynıdır. Ancak Lotka'nın çalışması doğurganlığın yaşa bağımlılığını dikkate almaktadır. Yani bir anlamda Euler'inkinden daha geneldir.

Lotka hayatı boyunca bu konu üzerinde çalışmaya devam etmiştir. 1908-1909'da yüksek lisans derecesi almak için Cornell Üniversitesi'ndeki çalışmalarına devam etti. 1909'dan 1911'e kadar Ulusal Standartlar Bürosu'nda ve 1911'den 1914'e kadar *Scientific American Supplement* dergisinde editör olarak çalıştı. Nüfus dinamikleri ve demografi üzerine 1907'den beri yayınladığı makaleleri toplayarak 1912'de Birmingham Üniversitesi'nden doktora derecesi aldı. Birinci Dünya Savaşı sırasında *General Chemical Company* için atmosferden azotun nasıl sabitleneceği konusunda tekrar çalıştı. 1920 yılında biyolojik salınımlar üzerine yazdığı bir makale (bkz. Bölüm 13), Johns Hopkins Üniversitesi'nde biyometri profesörü olan ve lojistik denklemi henüz "yeniden keşfetmiş" olan Raymond Pearl üzerinde derin bir etki bıraktı (bkz. Bölüm 6). New York'taki Rockefeller Tıbbi Araştırma Enstitüsü'nde iş bulmayı uman Lotka, Ross tarafından sıtma için geliştirilen matematiksel modeller üzerinde çalıştı (bkz. Bölüm 12). Sonunda Johns Hopkins Üniversitesi'nden iki yıllık bir burs kazanarak 1925'te yayımlanan *Fiziksel Biyolojinin Unsurları* adlı kitabı yazmaya başladı. Daha sonra New York'taki *Metropolitan Life Insurance Company*'nin araştırma bölümünün başına geçti. Demografik soruların matematiksel analizine odaklandı ve bir meslektaşı olan istatistikçi ve şirketin başkan yardımcısı Louis Israel Dublin ile birlikte birkaç kitap yayınladı: *Bir İnsanın Para Değeri* (1930), *Yaşam Uzunluğu* (1936) ve *Sağlıkta Yirmi Beş Yıllık İlerleme* (1937). Amerika Nüfus Derneği'nin 1938-1939 dönemi başkanlığına seçildi. Çeşitli istatistiksel çalışmaları arasında,

<sup>3</sup>Bu, 1941 yılında, o zamanlar ABD'deki Brown Üniversitesi'nde matematik profesörü olan Feller tarafından kesin olarak kanıtlanmıştır. Olasılıksal bir yaklaşım 1968 yılında Crump, Mode ve Jagers tarafından geliştirilmiştir.

*Lotka yasası* (1926'ya kadar gider), belirli bir bilimsel alanda  $n$  makale yazan yazar sayısının  $n$  arttıkça yaklaşık  $1/n^2$  gibi azaldığını belirtir.

Lotka ayrıca Fransızca olarak *Biyolojik İlişkilerin Analitik Teorisi* başlıklı bir kitap yayınlamıştır. Daha felsefi olan ilk bölüm 1934 yılında yayınlandı. Daha teknik olan ve 1939'da yayınlanan ikinci bölüm ise 1907'den bu yana insan demografisi üzerine yaptığı tüm araştırmaları özetliyordu. Lotka kitabında ayrıca soy isimlerinin yok olması sorununa yaptığı katkısı da sunmuştur. Steffensen'in konuyla ilgili ilk makalesinin 1930'da yayınlanmasından sonra (bkz. Bölüm 18), teoriyi ABD'deki beyaz nüfusun 1920 sayımında yer alan verilere uygulamıştı. Erkek çocuk sayısının gözlemlenen  $(p_k)_{k \geq 0}$  dağılımının, her  $k \geq 1$  için azalan bir geometrik yasa ile yaklaşık olarak ifade edilebileceğini fark etti:

$$p_0 = a, \quad p_k = bc^{k-1} \quad (k \geq 1),$$

$a = 0,4825$ ,  $b = 0,2126$  ve  $c = 1 - b/(1 - a)$  olmak üzere. Bu şekilde,  $\sum_{k \geq 0} p_k = 1$  olur. Bununla ilintili üreten fonksiyon şöyledir:

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

$x = f(x)$  denkleminin iki çözümü  $x = 1$  ve  $x = a/c$ 'dir. Yok olma olasılığı  $x_\infty$  bu iki çözümden en küçüğüdür (bkz. Bölüm 7). ABD için sayısal değerlerle  $x_\infty \approx 0,819$ , ortalama oğul sayısı ise  $\mathcal{R}_0 = f'(1) = (1 - a)^2/b \approx 1,260$  olarak bulunmuştur. Ortalama çocuk sayısı (oğullar ve kızlar dahil) 2,5'e yakın olmasına rağmen, soy adının yok olma olasılığı %80'in üzerindedir.

Lotka 1942 yılında Amerikan İstatistik Derneği'nin başkanlığına seçilmiştir. 1947'de emekli oldu ve 1949'da New Jersey'de öldü. 1925'te yazdığı kitabın yeni baskısı 1956'da biraz farklı bir başlıkla, *Matematiksel Biyolojinin Unsurları* adıyla çıktı.

## Daha fazla okuma

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. Griggeman, N.T.: Lotka, Alfred James. In Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 8, 512. Scribner, New York (1981)
6. Jagers, P.: Age-dependent branching processes allowing immigration. *Theor. Probab. Appl.* 13, 225–236 (1968).
7. Lotka, A.J.: Relation between birth rates and death rates. *Science* 26, 21–22 (1907) → Smith & Keyfitz (1977).
8. Lotka, A.J.: *Théorie analytique des associations biologiques*, 2<sup>e</sup> partie. Hermann, Paris (1939) gallica.bnf.fr
9. Sharpe, F.R., Lotka, A.J.: A problem in age-distribution. *Philos. Mag. Ser. 6*, 21, 435–438 (1911) → Smith & Keyfitz (1977).
10. Smith, D.P., Keyfitz, N.: *Mathematical Demography*. Springer (1977)
11. Tanner, A.: *Von Molekülen, Parasiten und Menschen – Lotka und die Mathematisierung des Lebens*. Zürich (2014) doi:10.3929/ethz-a-010209129

## Bölüm 11

### Hardy-Weinberg kuralı (1908)

1908'de İngiliz matematikçi Hardy ve Alman tıp doktoru Weinberg, Mendel yasalarına göre rastgele çiftleşen sonsuz büyüklükteki bir popülasyonda, iki alelden elde edilen genotiplerin frekanslarının nesiller boyunca sabit kaldığını bağımsız olarak keşfettiler. Onların matematiksel modeli, popülasyon genetiğinin başlangıç noktalarından biriydi.

Godfrey Harold Hardy 1877 yılında Surrey, İngiltere'de doğdu. Ailesi öğretmendi. Cambridge Üniversitesi *Trinity College*'da 1896'dan itibaren matematik okudu, 1900'de üniversitenin bursiyeri ve 1906'da matematik öğretim görevlisi oldu. *Tek Değişkenli Fonksiyonların İntegrasyonu* (1905) adlı ilk kitabından sonra 1908'de birçok kez yeniden düzenlenen ve birçok yabancı dile çevrilen *Saf Matematik Kursu* adlı kitabını yayınladı.



Şekil 11.1: Hardy (1877–1947)

O dönemde Mendel'in çalışmalarının yeniden keşfedilmesi bazı şüphelere yol açmıştı. Bazı biyologlar baskın karakterlerin neden nesilden nesile daha sık görülmediğini merak ediyordu. 1905'te *Mendelizm* başlıklı bir kitap yazmış olan Reginald Punnett, bu soruyu Cambridge'de birlikte kriket oynadığı Hardy'ye sordu. Hardy çözümünü 1908'de yayımlanan *Karışık bir popülasyonda Mendel oranları* konulu bir makalede yazdı. Analizi basitleştirmek için, cinsel partner seçiminin rastgele olduğu büyük bir popülasyo-

nun durumunu hayal etti. Dahası, dikkatini sadece iki faktör (ya da “alel”) ile sınırladı:  $A$  baskın ve  $a$  çekinik olmak üzere,  $A$  ve  $a$  alelleri.  $n$ 'inci nesil için  $p_n$   $AA$  ‘genotipinin’,  $2q_n$   $Aa$ 'nın ve  $r_n$  de  $aa$ 'nın sıklığı olsun. Elbette  $p_n + 2q_n + r_n = 1$ . Hardy ayrıca bu genotiplerden hiçbirinin diğer iki genotipe kıyasla ölüm oranlarında artışa ya da doğurganlıkta azalmaya yol açmadığını varsaymıştır.  $n + 1$  neslindeki sıklıklar,  $n$  neslinde rastgele seçilen bir bireyin  $A$  alelini  $p_n + q_n$  olasılıkla aktardığını fark ederek kolayca hesaplanabilir: ya genotip  $AA$ 'dır ve  $A$  aleli kesin olarak aktarılır, ya da genotip  $Aa$ 'dır ve  $A$  aleli %50 şansla aktarılır. Benzer şekilde,  $a$  aleli  $q_n + r_n$  olasılıkla aktarılır. Dolayısıyla Tablo 11.1, Tablo 8.1 ile aynı şekilde oluşturulabilir.

Tablo 11.1: Ebeveynlerin alellerinin sıklıklarından  $n + 1$  neslindeki genotiplerin sıklıklarının hesaplanması (satırlar anne için, sütunlar baba içindir).

Alel Sıklık	$A$ $p_n + q_n$	$a$ $q_n + r_n$
$A$	$AA$	$Aa$
$p_n + q_n$	$(p_n + q_n)^2$	$(p_n + q_n)(q_n + r_n)$
$a$	$Aa$	$aa$
$q_n + r_n$	$(p_n + q_n)(q_n + r_n)$	$(q_n + r_n)^2$

$n + 1$  neslindeki  $AA$ ,  $Aa$  ve  $aa$  genotiplerinin sıklıkları sırasıyla  $p_{n+1}$ ,  $2q_{n+1}$  ve  $r_{n+1}$ 'dir. Böylece Hardy şunu buldu:

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

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

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

Daha sonra hangi koşullar altında genotiplerinin sıklıklarının nesiller boyunca  $p$ ,  $2q$  ve  $r$  değerlerine eşit olarak sabit kalabileceğini araştırdı. Tanım gereği  $p + 2q + r = 1$  olduğundan, (11.1)–(11.3) denklemlerinin hepsinin aynı  $q^2 = pr$  koşulunu sağladığını görüyoruz.

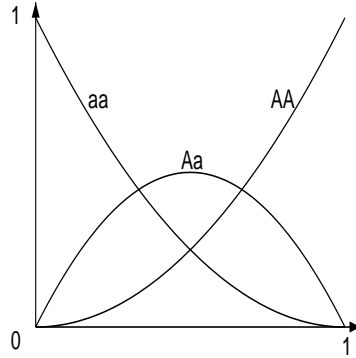
Örneğin, ilk denklem  $p = (p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$  verir, bu da  $p(1 - p - 2q) = q^2$  ve son olarak  $pr = q^2$ 'ye eşdeğerdir.

Hardy,  $p_0 + 2q_0 + r_0 = 1$  olmak üzere  $(p_0, 2q_0, r_0)$  keyfi başlangıç noktasından başlayarak şunu fark etti:

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

Dolayısıyla  $(p_1, 2q_1, r_1)$  durumu bir denge noktasıdır ve  $(p_n, 2q_n, r_n)$  durumu her  $n \geq 1$  için  $(p_1, 2q_1, r_1)$  durumuna eşit kalır. Eğer 0. nesildeki  $A$  alelinin sıklığı için  $x = p_0 + q_0$  değerini belirlersek,  $1 - x = q_0 + r_0$  değeri  $a$  alelinin sıklığı olur, ve (11.1)–(11.3) denklemlerini bir kez daha kullanarak her  $n \geq 1$  için şunu elde ederiz (Şekil 11.2):

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



Şekil 11.2: Genotiplerin  $AA$ ,  $Aa$  ve  $aa$  denge sıklıklarına karşılık gelen  $x^2$ ,  $2x(1-x)$  ve  $(1-x)^2$  fonksiyonlarının grafikleri.

Sonuç olarak, yukarıdaki hipotezler  $AA$ ,  $Aa$  ve  $aa$  genotiplerinin sıklıklarının nesiller boyunca değişmeden kaldığı yasanına yol açmaktadır. Mendel'in kuramı, ilk başta düşünüldüğü gibi baskın karakterin sıklığında aşamalı bir artışa yol açmamaktadır.

Birkaç yıl sonra Fisher bu yasanın önemli bir sonucu üzerinde ısrarla duracaktı: ilk yaklaşımda (yani modelin hipotezlerinin gerçekçi olduğu varsayıldığında), bir popülasyon sabit bir genetik çeşitlilik tutar. Bu gözlem, Darwin'in doğal seçim yoluyla evrim kuramının ortaya çıkardığı sorunlardan birini çözmektedir. Gerçekten de Darwin, çağdaşları gibi, her nesilde çocukların fizyolojik özelliklerinin iki ebeveynin özelliklerinin bir tür ortalaması olduğunu ve her ebeveynin buna yarı yarıya katkıda bulunduğunu düşünüyordu. Bu fikir daha sonra Francis Galton ve biyometri laboratuvarındaki halefi Karl Pearson tarafından istatistik kullanılarak derinlemesine incelenmiştir. Eğer bu doğru olsaydı, bir popülasyondaki bu özelliklerin varyansı her nesilde ikiye bölünecek ve kısa sürede öyle bir homojenlik ortaya çıkacaktı ki, evrimi açıkladığı varsayılan doğal seçim imkansız olacaktı. Yine de bu ortalama mekanizmasının reddedilmesi için birkaç yıl gerekecek, biyometriciler Darwin'in

bakış açısını savunacak ve Mendel'in yasalarının evrimi anlamak için kaçınılmaz olduğunu kabul etmekte isteksiz davranacaklardır.

1908'deki bu çalışmadan sonra Hardy saf matematiğe geri döndü. Hatta *Bir Matematikçinin Özrü* adlı otobiyografisinde, herhangi bir pratik kullanım keşfi yapmaktan kaçındığını gururla iddia etmiştir. 1910 yılında *Royal Society*'ye seçildi. 1913'te Hintli dahi Ramanujan'ı keşfetti ve onu Cambridge'de çalışmaya davet etti. Birinci Dünya Savaşı'ndan sonra Oxford Üniversitesi'nde profesör oldu ve vatandaşı Littlewood ile verimli bir işbirliği sürdürdü. 1931 ve 1942 yılları arasında tekrar Cambridge'de profesörlük yaptı. Genellikle ortaklaşa birçok kitap yayınladı: *Sonsuz asimptotikler* (1910), Marcel Riesz ile birlikte *Dirichlet Serilerinin Genel Kuramı* (1915), Littlewood ve Pólya ile birlikte *Eşitsizlikler* (1934), E. M. Wright ile birlikte *Sayılar Kuramına Giriş* (1938), *Ramanujan* (1940), Rogosinski ile birlikte *Fourier Serileri* (1944) ve *Iraksak Seriler* (1949). 1947'de Cambridge'de öldü.



Şekil 11.3:  
Weinberg (1862–1937)

Birkaç on yıl sonra, Hardy'nin gen sıklıklarına ilişkin yasanın da aynı yıl 1908'de Alman bir tıp doktoru olan Wilhelm Weinberg tarafından keşfedildiğini fark edildi. Weinberg 1862 yılında Stuttgart'ta doğdu. Tıp doktorasına kadar Tübingen ve Münih'te eğitim gördükten sonra Berlin, Viyana ve Frankfurt'taki hastanelerde birkaç yıl çalışmıştı. 1889'da pratisyen hekim ve kadın doğum uzmanı olarak Stuttgart'a yerleşti. İşiyile çok meşgul olmasına rağmen, Alman bilimsel dergilerinde birçok makale yazacak zaman bulmuştu. 1901 yılında aynı cinsiyetten ikizlerin sıklığını istatistiksel bir bakış açısıyla incelemiştir. Hardy'nin bulduğu yasanın aynısını açıkladığı 1908 tarihli makalesi yerel bir bilimsel dergide yayınlanmış ve fark edilmemişti.



Ancak Hardy'nin aksine, bu çalışmayı sonraki yıllarda da sürdürmüş ve örneğin ikiden fazla alelin olduğu durumlara genelleme yapmayı keşfetmiştir. Ayrıca tıbbi istatistik alanına da katkıda bulunmuştur. Weinberg 1937 yılında öldü. Weinberg'in 1908 tarihli makalesinin yeniden keşfedilmesinden sonra genetikçiler genotip frekanslarının istikrar yasasını "Hardy-Weinberg kuralı" olarak adlandırmışlardır.

Günümüzde bu yasa genellikle şu şekilde kullanılmaktadır: Eğer nadir bir resesif alel  $a$  hayatta kalma veya doğurganlık üzerinde bir etkiye sahip değilse ve  $aa$  belirli bir fenotip ürettiğinden  $aa$  genotipinin  $x^2$  sıklığını biliyorsak, o zaman  $x$  değerini hesaplayabilir ve  $Aa$  genotipinin  $2x(1-x) \approx 2x$  sıklığını tahmin edebiliriz. Örnek olarak, eğer  $aa$  genotipinin sıklığı  $1/20.000$  ise, o zaman  $x \approx 1/140$  elde ederiz. Yani  $2x \approx 1/70$ ,  $Aa$  genotipinin sıklığıdır. Fenotiplere bakıldığında çok nadir görünen  $a$  çekinik aleli aslında o kadar da nadir değildir.

### Daha fazla okuma

1. Hardy, G.H.: Mendelian proportions in a mixed population. *Science* 28, 49–50 (1908). esp.org
2. Hardy, G.H.: *A Mathematician's Apology*. Cambridge University Press (1940). archive.org; çesky: *Obrana matematikova*. Prostor, Praha (1999)
3. Punnett, R.C.: *Mendelism*, 2nd edn. Cambridge University Press (1907). archive.org
4. Stern, C.: The Hardy-Weinberg law. *Science* 97, 137–138 (1943)
5. Stern, C.: Wilhelm Weinberg 1862–1937. *Genetics* 47, 1–5 (1962)
6. Titchmarsh, E.C.: Godfrey Harold Hardy, 1877–1947. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 6, 446–461 (1949)
7. Weinberg, W.: Über den Nachweis der Vererbung beim Menschen. *Jahresh. Wuertt. Ver. vaterl. Natkd.* 64, 369–382 (1908). biodiversitylibrary.org

## Bölüm 12

### Ross ve sıtma (1911)

1911 yılında, sıtma konusundaki çalışmalarıyla 1902 Nobel ödülünü almış olan İngiliz tıp doktoru Ronald Ross, bu hastalığın yayılmasını modelleyen bir diferansiyel denklem takımı üzerinde çalıştı. Sıtmanın ancak sivrisinek sayısı belirli bir eşiğin üzerindeyse devam edebileceğini gösterdi. Bu nedenle sıtmayı ortadan kaldırmak için tüm sivrisinekleri öldürmek gerekli değildir—sadece belirli bir kısmını öldürmek yeterlidir. Benzer salgın modelleri daha sonra Kermack ve McKendrick tarafından da geliştirilmiştir.

Ronald Ross 1857'de babasının İngiliz ordusunda subay olarak görev yaptığı Kuzey Hindistan'da doğdu. Londra'da tıp eğitimi aldı ancak şiir ve drama yazmayı tercih etti. Bir yıl boyunca bir gemide cerrah olarak çalıştıktan sonra 1881'de Hindistan Tıp Servisi'ne girmeyi başardı. Hindistan'daki tıbbi çalışmaları ona bolca boş zaman bıraktı ve bu süre zarfında edebi eserler yazdı ve kendi kendine biraz matematik öğrendi. 1888'de İngiltere'ye döndüğünde halk sağlığı alanında diploma aldı ve birkaç yıl önce Pasteur ve Koch tarafından yaratılan yeni bir bilim olan bakteriyoloji üzerine çalıştı. Ross Hindistan'a döndüğünde sıtma üzerine çalışmaya başladı. 1894'teki ikinci izninde Londra'da tropikal tıp uzmanı Patrick Manson ile tanıştı ve Fransız askeri doktor Alphonse Laveran'ın 1880'de fark ettiği şeyi ona mikroskop altında gösterdi: sıtmalı hastaların kanında parazitler vardı. Manson, parazitlerin sivrisineklerden gelebileceğini öne sürdü çünkü kendisi de Çin'de bu böceklerde başka bir tropikal hastalığın (filariasis) parazitini keşfetmişti. Ancak, insanlara parazitin sivrisineklerin kirlettiği suyu içtiklerinde bulaştığına inanıyordu. Ross 1895'ten 1898'e kadar Hindistan'da araştırmalarına devam etti ve Manson'ın fikrini test etti. 1897'de daha önce üzerinde çalışmadığı bir sivrisinek türünün (anofel) midesinde Laveran tarafından gözlemlenenlere benzer bazı parazitler keşfetti. Üstleri onu sıtma vakalarının nadir görüldüğü bir mevsimde Kalküta'ya gönderdikten sonra kafes kuşlarında sıtma üzerine çalışmaya karar verdi. Paraziti anofel sivrisineklerinin tükürük bezlerinde buldu ve deneysel olarak sivrisineklerin sağlıklı kuşları ısırmasına izin vererek enfekte etmeyi başardı: bu, sıtmanın kirli suların yutulmasıyla değil sivrisinek ısırıklarıyla bulaştığını kanıtliyordu. Ross 1899 yılında, bir yıl önce kurulmuş olan Liverpool Tropikal Tıp Okulu'nda ders vermek üzere Hindistan Tıp

Servisi'nden ayrıldı. 1901'de *Royal Society*'ye seçildi ve 1902'de sıtma üzerine yaptığı çalışmalar nedeniyle Nobel Fizyoloji veya Tıp Ödülü'nü aldı. Sivrisineklere karşı mücadeleyi yaygınlaştırmak için Afrika'ya, Mauritius'a ve Akdeniz bölgesine seyahat etti. Bu yöntem Mısır'da Süveyş kanalı boyunca, Panama kanalı boyunca, Küba'da ve Malezya'da başarılı oldu. Diğer bazı bölgelerde ise daha az başarılı oldu. Ross 1908'de *Mauritius'ta Sıtmanın Önlenmesine İlişkin Rapor* ve 1910'da *Sıtmanın Önlenmesi* adlı kitaplarını yayınladı.



Şekil 12.1: Ross (1857–1932)

Bazı sivrisineklerin sıtmanın bulaşmasındaki rolünü kanıtlamasına rağmen Ross, sıtmanın sadece sivrisinek sayısının azaltılmasıyla ortadan kaldırılabileceğini iddia ettiğinde şüpheyle karşılandı. *Sıtmanın Önlenmesi* konulu kitabının 1911'de yayınlanan ikinci baskısında, iddiasını desteklemek için sıtmanın bulaşmasına ilişkin matematiksel modeller oluşturmaya çalıştı. Modellerinden biri iki diferansiyel denklem takımından oluşuyordu. Aşağıdaki gösterimleri tanıtalım:

- $N$ : belirli bir alandaki toplam insan nüfusu;
- $I(t)$ :  $t$  zamanında sıtma ile enfekte olan insan sayısı;
- $n$ : toplam sivrisinek nüfusu (sabit varsayılmıştır);
- $i(t)$ : sıtma ile enfekte olmuş sivrisinek sayısı;
- $b$ : sivrisineklerin ısırma sıklığı;
- $p$  (sırasıyla  $p'$ ): sıtmanın bir ısırık sırasında insandan sivrisineğe (sırasıyla sivrisinekten insana) bulaşma olasılığı;

- $a$ : insanların sıtmadan kurtulma oranı;
- $m$ : sivrisinek ölümleri.

Küçük bir  $dt$  zaman aralığında, enfekte olmuş her sivrisinek  $b dt$  insanı ısırır ve bunların arasında  $\frac{N-I}{N}$  kadar bir kısım henüz enfekte olmamıştır. Bulaşma olasılığı  $p'$  dikkate alındığında,  $b p' i \frac{N-I}{N} dt$  yeni enfekte insan vardır. Aynı zaman aralığında, iyileşen insan sayısı  $a I dt$ 'dir. Dolayısıyla,

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

Benzer şekilde, enfekte olmayan her sivrisinek  $b dt$  insanı ısırır ve bunların arasında  $I/N$ 'ye eşit bir kısım zaten enfekte olmuştur. Bulaşma olasılığı  $p$  dikkate alındığında,  $b p (n-i) \frac{I}{N} dt$  yeni enfekte sivrisinek vardır. Bu arada, enfeksiyonun ölüm oranını etkilemediği varsayılırsa, ölen sivrisinek sayısı  $m i dt$  olur. Yani

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

Sıtma çoğu enfekte ülkede kalıcı olarak var olduğundan, Ross sadece iki denklemden oluşan sisteminin kararlı durumlarını dikkate almıştır: enfekte insan sayısı  $I(t)$  ve enfekte sivrisinek sayısı  $i(t)$  zaman içinde sabit kalır ( $dI/dt = 0$  ve  $di/dt = 0$ ). İlk olarak her zaman  $I = 0$  ve  $i = 0$  olan kararlı durum vardır, bu da sıtmanın yokluğuna karşılık gelir. İkinci olarak Ross,  $I > 0$  ve  $i > 0$  olacak şekilde bir kararlı durum aradı ve şunu buldu

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

Kararlı durum denklemleri  $I \times i$  çarpımına bölüldüğünde, problem  $1/I$  ve  $1/i$  olmak üzere iki bilinmeyenli iki denklemden oluşan doğrusal bir sisteme dönüşür,

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

Çözümü kolayca elde edilebilir.

Sivrisinek sayısı kritik bir eşğin üzerindeyse  $I > 0$  ve  $i > 0$  olduğu fark edilebilir:

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

Bu durumda kararlı durum, hastalığın endemik olduğu, yani sürekli olarak mevcut olduğu duruma karşılık gelir. Ross, eğer sivrisinek sayısı kritik eşik  $n^*$  değerinin altına düşürülürse, geriye kalan tek kararlı durumun  $I = 0$  ve  $i = 0$  olduğu, dolayısıyla sıtmanın ortadan kalkması gerektiği sonucuna varmıştır. Özellikle sıtmayı ortadan kaldırmak için tüm sivrisinekleri yok etmek gerekli değildir. Ross'un modeliyle vurgulamak istediği nokta da tam olarak budur.

Ross, teorisini açıklamak için modelinin parametreleri için makul sayısal değerler aradı. Şunu varsaymıştır

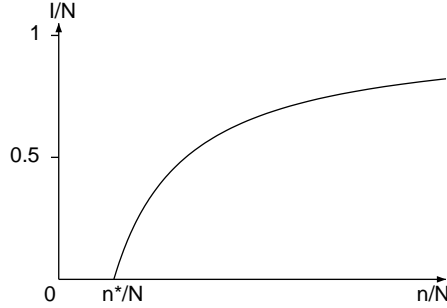
- Sivrisineklerin ölüm oranı, on gün sonra sadece üçte birinin hala hayatta kalacağı şekildedir; bu nedenle  $e^{-10m} = \frac{1}{3}$  ve  $m = (\log 3)/10$  (günlük değer);
- İnsanların yarısı üç ay sonra hala enfekte; yani  $e^{-90a} = 1/2$  ve  $a = (\log 2)/90$  (günlük değer);
- Her gün sekiz sivrisinekten biri ısırır; yani  $e^{-b} = 1 - 1/8$  ve  $b = \log(8/7)$  (günlük değer).
- Enfekte sivrisinekler genellikle enfeksiyonu takip eden ilk on gün boyunca bulaşıcı değildir çünkü parazitlerin birkaç dönüşüm aşamasından geçmesi gerekmektedir. Sivrisineklerin üçte biri on gün hayatta kalabildiğine göre, Ross enfekte sivrisineklerin de yaklaşık üçte birinin bulaşıcı olduğunu varsaymıştır:  $p' = 1/3$ ;
- $p = 1/4$ .

Ross daha sonra (12.1) formülüyle, sivrisinek ve insan nüfusu arasındaki  $n/N$  oranının bir fonksiyonu olarak insan nüfusundaki enfekte oranı  $I/N'$ 'i hesaplayabildi. Sonuçlarını Şekil 12.2'ye eşdeğer bir tabloda göstermiştir.

Eğrinin şekli,  $n/N$  oranı kritik  $n^*/N$  değerinin biraz üzerindeyse, enfekte insan oranının zaten %50'den yüksek olduğunu göstermektedir. Ancak  $n/N$  oranı daha da arttığında bu oran pek değişmemektedir. Bu durum, sivrisinek sayısı ile sıtmanın varlığı arasındaki korelasyonun neden daha önce hiç fark edilmediğini açıklamaktadır. Bununla birlikte Ross,  $n^*/N$  eşliğinin sayısal değerinin  $b$  ısırma oranındaki küçük değişikliklere karşı çok hassas olduğunu, ancak bunun Şekil 12.2'deki eğrinin genel şeklini değiştirmedini fark etmiştir. Niteliksel açıklaması, parametrelerin sayısal değerlerini çevreleyen belirsizlikten muzdarip olan niceliksel sonuçlardan daha önemlidir.

Ross<sup>1</sup> tarafından keşfedilen  $n^*$  kritik eşikini yorumlamak için, her ikisi de sıtma olmayan bir insan ve bir sivrisinek popülasyonuna sokulan enfekte bir

<sup>1</sup>Bu yorum Ross'un çalışmasından çok sonra vurgulanmıştır.



Şekil 12.2: Sivrisinek ve insan nüfusu arasındaki  $n/N$  oranının bir fonksiyonu olarak enfekte insanların  $I/N$  oranı.

insanı düşünün. Bu insan ortalama olarak  $1/a'$ 'ya eşit bir süre boyunca enfekte kalacaktır. Birim zamanda  $bn/N$  ısırık alır, dolayısıyla enfekte olduğu süre boyunca ortalama  $bn/(aN)$  ısırık alır. Yani ortalama  $bpn/(aN)$  sivrisinek enfekte eder. Bu enfekte sivrisineklerin her biri ortalama olarak  $1/m$  kadar bir süre yaşar,  $b/m$  insanı ısırır ve  $bp'/m$  insanı enfekte eder. Toplamda, ilk enfekte insandan sivrisineklere ve bu sivrisineklere diğer insanlara bulaştıktan sonra, yeni enfekte olmuş insanların ortalama sayısı önceki iki sonucun çarpımıdır, yani

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

Bu  $\mathcal{R}_0$ , bir birincil insan vakasına bağlı ikincil insan vakalarının sayısıdır. Dolayısıyla, zaman içinde sürekli olarak gerçekleşen enfeksiyon süreci, birbirini takip eden nesiller yoluyla da düşünülebilir. Sıtma ancak  $\mathcal{R}_0 > 1$  ise popülasyonu "istila edebilir". Bu koşul tam olarak  $n > n^*$  ile eşdeğerdir.

Sonuç olarak Ross, epidemiyolojide matematiksel modellemeyi daha genel olarak savunmuştur:

"Aslına bakılırsa, hastalıkların zamandan zamana veya bir yerden bir yere değişimiyle ilgili olan epidemiyoloji, bilimsel olarak değerlendirilecekse, ne kadar çok değişken söz konusu olursa olsun, matematiksel olarak ele alınmalıdır. Bir hastalığın belirli faktörlere bağlı olduğunu söylemek, her bir faktörün tüm sonucu ne kadar etkilediğine dair bir tahmin oluşturana kadar fazla bir şey söylemek anlamına gelmez. Ve matematiksel tedavi yöntemi, söz konusu sorunlara dikkatli bir muhakeme uygulanmasından başka bir şey değildir."

Ross 1911'de şövalye ilan edildi. Londra'ya taşındı ve Birinci Dünya Savaşı sırasında İngiliz ordusu için danışmanlık yaptı. 1923 yılında otobiyografisi olan *Büyük Sıtma Sorunu ve Çözümüne İlişkin Anıları* yayınladı. 1926 yılında Ross Tropikal Hastalıklar Enstitüsü'nün (şu anda Londra Hijyen ve Tropikal Tıp Okulu'nun bir parçası) açılışını yaptı ve bu enstitünün müdürü oldu. Ross 1932 yılında Londra'da öldü.

### **Daha fazla okuma**

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*. Roy Publishers, New York (1958)

## Bölüm 13

### Lotka, Volterra ve av-avcı sistemi (1920–1926)

1920 yılında Alfred Lotka bir av-avcı modeli üzerinde çalışmış ve popülasyonların kalıcı olarak salınım yapabileceğini göstermiştir. Bu çalışmasını 1925 yılında yayımladığı *Fiziksel Biyolojinin Unsurları* adlı kitabında geliştirmiştir. 1926 yılında İtalyan matematikçi Vito Volterra, biyolog Umberto d'Ancona tarafından ortaya atılan, “Birinci Dünya Savaşı sırasında, Adriyatik Denizi’ndeki balıkçılar tarafından avlanma çabasının düşük olduğu zamanlarda, neden daha fazla yırtıcı balık yakalanıyordu?” sorusunu, bu modelle yanıtlamaya çalışır.

Lotka 1920 yılında “*Organik sistemlerdeki belirli ritmik ilişkiler üzerine analitik not*” başlıklı bir makale yayımladı. Birkaç yıldır, laboratuvar deneylerinde garip geçici salınımlar sergileyen bazı kimyasal reaksiyonlarla ilgileniyordu. Makalesinin amacı, iki biyolojik türden oluşan bir sistemin kalıcı olarak salınım yapabileceğini öne sürmektir. Ele aldığı örnek, bitkilerle beslenen bir otçul tür popülasyonuydu. Kimyasal kinetikte kullanılan denklemlere benzer şekilde,  $t$  anında,  $x(t)$  bitkilerin toplam kütlesi,  $y(t)$  ise otçulların toplam kütlesi olsun. Lotka model olarak aşağıdaki diferansiyel denklem sistemini kullanmıştır:

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

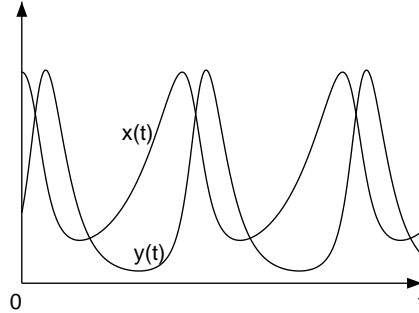
$$\frac{dy}{dt} = -cy + dxy. \quad (13.2)$$

Burada  $a$ ,  $b$ ,  $c$  ve  $d$  parametrelerinin hepsi pozitifdir.  $a$  parametresi otçullar olmadığında bitkilerin büyüme oranı,  $c$  ise bitki olmadığında otçulların popülasyonunun azalma oranıdır.  $-bxy$  ve  $dxy$  terimleri, ne kadar çok hayvan ve bitki varsa, bitkilerden hayvanlara doğru olan kütle transferinin o kadar yüksek olduğunu ifade eder (transfer bir miktar kütle kaybını içerir, bu nedenle  $d \leq b$ ). Lotka,  $dx/dt$  ve  $dy/dt$  ifadelerini sıfıra eşitlediğinde iki denge noktasının var olduğunu fark etmiştir:

- $(x = 0, y = 0)$ , Otçulların ve bitkilerin nesli tükenir;
- $(x = c/d, y = a/b)$ , otçullar ve bitkiler bir arada yaşar.



Ayrıca,  $t = 0$  anında,  $(x(0), y(0))$  bu iki denge noktasından biri değilse,  $x(t)$  ve  $y(t)$  fonksiyonlarının periyodik olarak salındığını ispat vermeden ifade etti: her  $t > 0$  için  $x(t+T) = x(t)$  ve  $y(t+T) = y(t)$  olacak şekilde bir  $T > 0$  sayısı vardır (şekil 13.1)<sup>1</sup>. Örneğin bitkiler çok bolsa, o zaman otçulların nüfusu artacak ve bu da toplam bitki kütlelerinde bir azalmaya neden olacaktır. Bu bitki kütleleri otçulları beslemek için yetersiz kaldığında, bazı hayvanlar açlıktan ölecek ve toplam bitki kütleleri başlangıç değerine eşit bir seviyeye ulaşana kadar yeniden büyümeye başlayacaktır. Bu olgu kendini tekrarlayacaktır.



Şekil 13.1: Bitkilerin toplam kütlelerinin  $x(t)$  ve otçulların toplam kütlelerinin  $y(t)$  zamanın bir fonksiyonu olarak salınımları.

Lotka, 1920 yılında yayımlanan “*Kütle hareketi yasasından türetilen sönmümsüz salınımlar*” başlıklı ikinci bir makalede modeli biraz daha inceler ve sistemin neden periyodik bir şekilde salınım yapabildiğini açıklar. Bu,  $x$  yatay eksen ve  $y$  dikey eksen olmak üzere,  $x \geq 0$  ve  $y \geq 0$  bölgesinde,  $(x(t), y(t))$  noktasının kapalı bir yörüngede kalması gerektiği gerçeğinden kaynaklanır (şekil 13.2).

Aslında, (13.1) denklemini (13.2) denklemine bölünerek uygun düzenlemeler yapıldığında

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

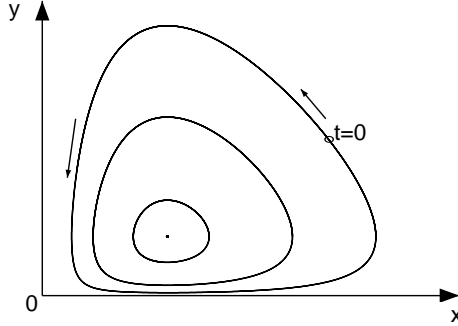
elde edilir. Bu ifadenin integrali alınarak

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

<sup>1</sup> $T$  periyodu başlangıç koşullarına bağlıdır, ancak Lotka bu gerçeği ancak 1925'te fark etmiştir.

bulunur. Burada  $K$  sadece başlangıç koşuluna bağlı olan bir sabittir. Dolayısıyla,  $(x(t), y(t))$  noktası  $dx - c \log x = a \log y - by + K$  eğrisi üzerinde kalır ve bu da kapalı bir eğridir (şekil 13.2).

Şekil 13.2: Yatay ekseninde bitkilerin toplam kütlesi  $x(t)$  ve dikey ekseninde otçulların toplam kütlesi  $y(t)$  olan diyagram. Kararlı durum etrafındaki üç kapalı eğri farklı başlangıç koşullarına karşılık gelmektedir.



$(x(t), y(t))$  yörüngesi,  $dx/dt$  ve  $dy/dt$  nin işaretleri incelenerek kolayca görülebileceği gibi,  $(c/d, a/b)$  denge noktasının etrafında saat yönünün tersine döner. Denge noktası yakınında, sistem  $2\pi/\sqrt{ac}$  'ye eşit bir periyoda sahip küçük salınımlar sergiler.

Gerçekten de,  $x = \frac{c}{d} + x^*$  ve  $y = \frac{a}{b} + y^*$  olsun; burada  $|x^*| \ll \frac{c}{d}$  ve  $|y^*| \ll \frac{a}{b}$ . O halde,

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

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

Bu iki denklemden

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

elde edilir. Bu denklemler fizikteki basit sarkaç salınımları için olan denklemlerle aynıdır. Periyot  $2\pi/\sqrt{ac}$  dir.

1920'deki ilk makaleyi *Proceedings of the National Academy of Sciences*'a ileten Raymond Pearl, Lotka'nın Johns Hopkins Üniversitesi'nden *Fiziksel Biyolojinin Unsurları* başlıklı bir kitap yazması için iki yıllık bir burs

almasına yardımcı oldu. Kitap 1925 yılında yayımlandı. Kitabın 1920'deki çalışmayı özetleyen bölümünde, bir konak ve bir parazit türü veya bir av ve bir avcı türü olmak üzere iki türe ilişkin sistemlerin aynı modelle açıklanabileceğinden de bahsediliyordu ((13.1)–(13.2)). Ne yazık ki, Lotka'nın kitabı yayımlandığında fazla ilgi görmemiştir. Ancak ünlü matematikçi Volterra, kısa bir süre sonra bir balıkçılık problemi üzerinde çalışırken aynı modeli bağımsız olarak yeniden keşfeder.



Şekil 13.3: Volterra (1860–1940)  
1900 yılında Cambridge Üniversitesi'nden fahri doktora unvanı almıştır.

Vito Volterra, 1860 yılında, İtalya'nın birleşmesinden kısa bir süre önce, şehir hala Papalık Devletleri'ne aitken, Ancona'nın Yahudi gettosunda doğdu. Tek çocuktur. Kumaş tüccarı olan babası, Vito iki yaşındayken ölmüş ve bu da aileyi ekonomik olarak zora sokmuştu. Lisede iyi bir öğrenci olan Volterra, yoksulluğa rağmen önce Floransa Üniversitesi'nde, daha sonra da Pisa'daki *Scuola Normale Superiore*'de eğitimine devam etmeyi başardı. 1882 yılında fizik alanında doktora derecesini aldı ve ertesi yıl Pisa Üniversitesi'nde mekanik profesörü oldu. 1892'de Torino Üniversitesi'nde ve 1900'de Roma'daki La Sapienza Üniversitesi'nde matematiksel fizik kürsüsünde çalışmaya başladı. 1905'te senatör oldu. Roma'da ve yabancı üniversitelerde verdiği derslerin çoğu kitap olarak yayımlandı: *Matematiksel Fizikteki Bazı Son Gelişmeler Üzerine Üç Ders* (Clark Üniversitesi, 1909), *İntegral ve İntegro-Diferansiyel Denklemler Üzerine Dersler* (Roma, 1910), *Hat Fonksiyonları Üzerine Dersler* (Paris, 1912), *Değişebilir Fonksiyonlar Teorisi* (Princeton, 1912). Birinci Dünya Savaşı sırasında İtalyan ordusunda subay olarak görev yapmış ve savaş icatları bürosunu yönetmiştir. Savaştan sonra, İtalyan Matematik Birliği'nin (1922) ve İtalyan Ulusal Araştırma Konseyi'nin (1923) kuruluşuna aktif olarak katılmış ve İtalyan Ulusal Araştırma Konseyi'nin ilk başkanı olmuştur.

Ayrıca Uluslararası Akdeniz Bilimsel Araştırma Komisyonu'nun (1923) ve *Accademia dei Lincei*'nin (1924) başkanlığını yapmıştır. J. Pérès ile birlikte yazdığı *Bileşke ve Değişebilir Fonksiyonlar Üzerine Dersler* başlıklı bir başka monografi 1924 yılında yayımlanmıştır.

1925 yılında, 65 yaşındayken Volterra, daha sonra damadı olacak olan zoolog Umberto D'Ancona'nın Adriyatik Denizi'ndeki Trieste, Fiume<sup>2</sup> ve Venedik limanlarında 1905-1923 yılları arasında av balıkçılığı ile karaya çıkarılan kıkırdaklı balıkların (köpekbalıkları ve vatozlar gibi) oranı üzerine yaptığı bir çalışmayla ilgilenmeye başlar. D'Ancona bu balıkların oranının, av balıkçılığının azaldığı Birinci Dünya Savaşı sırasında arttığını fark etmiştir (Tablo 13.1).

Tablo 13.1: Birinci Dünya Savaşı öncesinde, sırasında ve sonrasında Trieste, Fiume ve Venedik'te balıkçılıkla karaya çıkarılan kıkırdaklı balık yuzyesisi.

Yıl	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
Venedik	21,8	-	-	-	-	-	-
Yıl	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
Venedik	-	-	30,9	25,3	25,9	25,8	26,6

Kıkırdaklı balıklar daha küçük balıkların avcısı olduğundan, av balıkçılığındaki azalmanın avcı türlerin lehine olduğu görülmüştür. Lotka'nın çalışmasından haberdar olmayan Volterra, bu gözlemi Lotka ile aynı modeli kullanarak açıklamıştır:

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

Burada  $x(t)$  av sayısını ve  $y(t)$  avcı sayısını temsil eder. Lotka gibi o da bu sistemin  $(x_0, y_0)$  başlangıç koşuluna bağlı olan  $T$  periyoduyla, periyodik bir şekilde salınabileceğini fark eder. Ayrıca

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

<sup>2</sup>Şimdi Hırvatistan'da Rijeka.

olduğunu da görüp bu ifadenin bir  $T$  periyodu üzerinden integralini alarak ( $x(0) = x(T)$  ve  $y(0) = y(T)$ ), aşağıdaki sonuçları elde eder:

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

Dolayısıyla, hem av sayısının hem de avcı sayısının bir dönemdeki ortalaması başlangıç koşullarından bağımsızdır. Dahası, av balıkçılığı azalır, avın bütüne oranı,  $a$  artarken avcılarının yok olma oranı,  $c$  azalır. Bu nedenle  $x(t)$  ortalaması azalır ve  $y(t)$  ortalaması artar, dolayısıyla avcılarının oranı artar. Adriyatik Denizi'ndeki balıkçılık istatistikleri için gözlemlenen de tam olarak budur.

Volterra makalesini ilk olarak 1926 yılında İtalyanca olarak yayımlamıştır. Bu makalenin İngilizce özeti birkaç ay sonra *Nature* dergisinde yayımlanır. Lotka, Volterra ve diğer bilim insanlarını av-avcı sistemleri üzerine yaptığı çalışmanın önceliği konusunda bilgilendirir. Ancak 1920 tarihli makalesi ve 1925 tarihli kitabından her zaman bahsedilmeyecekti. Lotka o sıralarda bir sigorta şirketi için çalışıyordu, dolayısıyla çalışmaları insan demografisi üzerine odaklanmıştı. Volterra on yıl boyunca av-avcı sisteminin varyantları üzerinde çalışmaya devam etti. 1928-1929 yıllarında Paris'te yeni kurulan Henri Poincaré Enstitüsü'nde bir dizi konferans verdi. Bu derslerin notları 1931 yılında *Lessons on the Mathematical Theory of the Struggle for Life (Yaşam Mücadelesinin Matematiksel Teorisi Üzerine Dersler)* başlığı altında yayımlandı. Volterra 1935 yılında Umberto D'Ancona ile birlikte *Matematiksel Bakış Açısından Biyolojik Birleşimler* üzerine bir kitap daha yayımladı.

Avcı-av modeli balıkçılık verilerini doğru bir şekilde açıklıyor gibi görünse de, ekolojide basitleştirilmiş modellerin gerçekçiliğine ilişkin tartışma yeni başlamıştı ve hala bilimsel bir tartışma konusudur. Günümüzde av-avcı modeli Lotka-Volterra modeli olarak da bilinmektedir ve ekolojide en sık atıfta bulunulan modellerden biridir.

Volterra 1931 yılında Mussolini'ye biat etmeyi reddeder, Roma'daki üniversitedeki profesörlüğünü kaybeder ve en ünlü üyelerinden biri olduğu İtalyan bilim akademilerinden dışlanır. O tarihten sonra çoğunlukla İtalya dışında kalır, Avrupa'yı dolaşır ve dersler verir. J. Pérès ile birlikte *General Theory of Functionals (Fonksiyonellerin Genel Teorisi)* nın ilk cildini (1936) ve B. Hostinský ile birlikte *Sonsuz Küçük Doğrusal İşlemler* üzerine bir kitap yayımlar (1938). 1940'ta Roma'da hayatını kaybeder.

**Daha fazla okuma**

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)

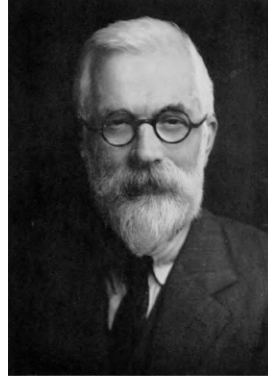
## Bölüm 14

### Fisher ve doğal seçilim (1922)

1922 yılında İngiliz matematiksel biyolog Ronald Fisher popülasyon genetiği üzerine çok etkili bir makale yayımladı. Bu bölümde, Fisher'in bu makalesinin sadece bir bölümünü ele almaktadır; bu bölüm Hardy-Weinberg modelinin doğal seçilim içeren bir varyantına odaklanmaktadır. Fisher, heterozigotun tercih edilmesi durumunda her iki alelin de bir arada bulunabileceğini göstermiştir. İki homozigottan biri tercih edilirse, diğer alel kaybolur. Temel sorun, bazı genlerin neden birden fazla alele sahip olabileceğini açıklamaktır.

Ronald Aylmer Fisher, altı kardeşin sonuncusu olarak 1890 yılında Londra'da doğdu. Babası bir müzayedeciydi, ancak daha sonra iflasını ilan etti. Fisher 1909-1913 yılları arasında Cambridge Üniversitesi *Gonville and Caius College*'de matematik ve fizik eğitimi aldı. O dönemde genetik bilimi hızla geliyordu. Fisher, 1911'den itibaren Galton tarafından kurulan Öjenik Derneği'nin toplantılarına katıldı. Galton ve Mendel'in çalışmalarıyla ilgili istatistiksel problemlere odaklanmaya başladı. Üniversite eğitimini tamamladıktan sonra bir yaz Kanada'da bir çiftlikte çalıştı ve ardından Londra'da Mercantile and General Investment Company için çalıştı. İleri düzeyde miyop olması nedeniyle, gönüllü olmasına rağmen Birinci Dünya Savaşı'na katılmadı. Bu yılları liselerde öğretmenlik yaparak geçirdi. Boş zamanlarında bir çiftlikle ilgilendi ve araştırmalarına devam etti. Mendel genetiği ile korelasyon katsayılarını ilişkilendiren önemli yeni sonuçlar elde etti. 1919 yılında tarım üzerine yoğunlaşan Rothamsted Deney İstasyonu'nda istatistikçi olarak çalışmaya başladı.

Fisher 1922 yılında *On the dominance ratio* başlıklı bir makale yayımlamıştır. Bu makale, diğer bazı önemli yeni fikirlerin yanı sıra, Mendel'in yasalarını ve Darwin'in evrim teorisi için vurguladığı doğal seçilim fikrini birleştiren matematiksel bir model gözönüne alınmıştır. Fisher, Hardy ile aynı durumu,  $A$  ve  $a$  alelleri ve rastgele çiftleşme hipotezini, ele almıştır. Ancak  $AA$ ,  $Aa$  ve  $aa$  genotiplerine sahip bireylerin yetişkinliğe ulaşmadan önce farklı ölüm oranlarına sahip olduğunu ve böylece doğal seçilimi taklit ettiğini varsaymıştır. Üç genotipin  $n$  neslindeki yetişkin bireylerin frekansları  $p_n$ ,  $2q_n$  ve  $r_n$  olmak üzere,  $n + 1$  neslinde bu genotiplere sahip sırasıyla  $(p_n + q_n)^2$ ,



Şekil 14.1:  
Fisher (1890–1962)

$2(p_n + q_n)(q_n + r_n)$  ve  $(q_n + r_n)^2$  yeni doğan vardır.  $u$ ,  $v$  ve  $w$  doğumdan yetişkinliğe kadar hayatta kalma olasılıkları olmak üzere,  $n + 1$  neslindeki yetişkin bireyler arasındaki genotiplerin frekansları:

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

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

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

dır. Burada

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

dır.  $p_n + 2q_n + r_n = 1$  olduğu hatırlanırsa,  $u = v = w$  olduğunda (yani doğal seçim olmadığı) (14.1)-(14.3) sisteminin Hardy tarafından ele alınan (11.1)-(11.3) sistemine indirgendiği görülür.

$x_n = p_n + q_n$ ,  $n$  neslindeki yetişkin bireyler arasında  $A$  alelinin frekansı olsun. O halde,  $q_n + r_n = 1 - x_n$ ,  $a$  alelinin frekansıdır. (14.1) ve (14.2) toplandığında

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

elde edilir. Bu denklem şu şekilde yeniden yazılabilir:

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



$x_n$  frekansının nesiller boyunca sabit kaldığı en az iki denge durumu vardır:  $x = 0$  (popülasyon tamamen homozigot  $aa$ 'dan oluşur) ve  $x = 1$  (popülasyon tamamen homozigot  $AA$ 'dan oluşur).

Denklem (14.4) kullanılarak, homozigot  $AA$ 'nın diğer iki genotipten ( $u > v$  ve  $u > w$ ) daha fazla hayatta kalma şansına sahip olması durumunda,  $a$  alelinin popülasyondan giderek kaybolacağı gösterilebilir. Her iki alelin bir arada var olduğu biliniyorsa, bu durum doğada çok yaygın olmamalıdır. Bununla birlikte, heterozigot  $Aa$ , homozigot  $AA$  ve  $aa$  üzerinde seçici bir avantaja sahipse ( $v > u$  ve  $v > w$ ), o zaman üç genotip popülasyonda bir arada bulunabilir. Bu en yaygın durumdur ve çiftçiler tarafından fark edilen hibritlerin "canlılığını" açıklayabilir.

Gerçekten de  $x = 1$  denge noktası,  $u > v$  olduğunda kararlıdır, çünkü  $x_n$  1'e yakın olduğunda  $x_{n+1} - x_n \approx (1 - x_n)(u - v)/u$  yazılabilir. Nüfus bu denge noktasına doğru eğilim gösterir.  $x = 1$  denge noktası,  $u < v$  olduğunda kararsızdır, bu durumda üçüncü bir denge noktası vardır:

$$x^* = \frac{v - w}{2v - u - w}, \quad 0 < x^* < 1.$$

Dahası, bu denge noktasının kararlılığı incelenebilir.  $x^*$  denge noktası üç genotipin de var olduğu bir karışıma karşılık gelir.

Dolayısıyla, basitçe Mendel yasaları ve doğal seçim hipotezi (burada, üç genotip için farklı hayatta kalma olasılıkları) birleştirilerek, genotiplerin bir arada bulunması veya yok olması durumları açıklanabilir. Fisher'dan sonra bu model Haldane (bkz. Bölüm 17) ve Wright (bkz. Bölüm 19) tarafından geliştirilmiştir.

Bölüm 20'yi öngörerek,  $A$  tamamen baskınsa ve homozigot  $aa$  diğer iki genotipe kıyasla dezavantajlıysa,  $u : v : w$  sayıları  $1 : 1 : 1 - \epsilon$  ile orantılı ise, denklem (14.4)

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

şeklinde yazılır. Eğer heterozigot  $Aa$ 'nın hayatta kalma süresi iki homozigotunkinin ortadaysa, o zaman  $u : v : w$  sayıları  $1 : 1 - \epsilon/2 : 1 - \epsilon$  ile orantılıdır ve

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

dır.

Fisher, Rothamsted’de mahsul verimi ve meteoroloji ile ilgili uzun vadeli verileri analiz eder. Bununla birlikte, istatistiksel metodolojiye de büyük katkılarda bulunur. 1925 yılında *Statistical Methods for Research Workers (Araştırma Çalışanları için İstatistiksel Yöntemler)* başlıklı bir kitap yayımlar. Bu kitap oldukça başarılı olur ve birçok kez yeniden basılır. Fisher, 1929’da *Royal Society*’nin üyesi olur. 1930 yılında, popülasyon genetiği tarihinde bir dönüm noktası olan *The Genetical Theory of Natural Selection (Doğal Seçilimin Genetik Teorisi)* isimli bir kitap yayımlar. 1933’te Londra’daki *University College*’de öjenik profesörü olur ve Galton Laboratuvarı’nda Karl Pearson’ın yerine geçer. 1943 yılında Cambridge Üniversitesi’nde genetik kürsüsüne geçiş yapar ve bu kez R. C. Punnett’in yerine geçer (bkz. Bölüm 11). Ayrıca pek çok kitap yayımlar: *The Design of Experiments* (1935), *The Theory of Inbreeding* (1949) ve *Statistical Methods and Scientific Inference* (1956). 1952’de şövalye unvanını alır. 1959’da emekli olduktan sonra Avustralya’ya yerleşir ve 1962’de Adelaide’de ölür. Çalışmalarının başka bir bölümüne Bölüm 20’de dönülecektir.

### Daha fazla okuma

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)

## Bölüm 15

### Yule ve evrim (1924)

İngiliz istatistikçi Yule, türlerin küçük mutasyonlarla yeni türler üretebildiği ve cinslerin büyük mutasyonlarla yeni cinsler üretebildiği bir evrim modeli üzerinde çalışmıştır. Amacı, cinsler içindeki tür sayısının dağılımını, çoğu cinsin yalnızca bir tür içerdiğini ve birkaç cinsin çok sayıda tür içerdiğini açıklamaktır. Yule'nin modelinde ortaya koyduğu stokastik "doğum süreci", filogenetik ağaçların ve diğer birçok alanın incelenmesinde hala temel bir araçtır.

George Udny Yule 1871 yılında İskoçya'da doğar, babası Hindistan'daki İngiliz yönetiminde üst düzey bir görevdir. Yule 16 yaşındayken mühendis olmak üzere Londra'daki *University College*'de okumaya başlar. 1892'de yönünü değiştirir ve birkaç yıl önce elektromanyetik dalgaların varlığını kanıtlamış olan fizikçi Heinrich Hertz'in gözetimi altında Bonn'da bir yıl araştırma yapar. Yule İngiltere'ye döndüğünde Karl Pearson ona *University College*'de uygulamalı matematik alanında yardımcı profesörlük teklif eder. Yule, Pearson'ı izleyerek istatistik üzerine yoğunlaşmaya başlar. 1911 yılında 14 kez yeniden basılan *An Introduction to the Theory of Statistics (İstatistik Teorisine Giriş)* kitabını yayımlar. Ertesi yıl Cambridge Üniversitesi'ne geçer. Araştırma çalışmalarında istatistiğin teorik yönlerinin yanı sıra tarım ve epidemiyoloji alanlarındaki uygulamalarla da ilgilenir. 1922'de *Royal Society*'nin üyesi olur.

Yule, 1924 yılında *Dr. J. C. Willis'in sonuçlarına dayanan matematiksel bir evrim teorisi* başlıklı bir makale yayımlar. Willis, 1922 yılında *Age and Area, A Study in Geographical Distribution and Origin of Species (Yaş ve Alan, Türlerin Coğrafi Dağılımı ve Kökeni Üzerine Bir Çalışma)* başlıklı bir kitap yayımlamış olan *Royal Society*'den bir meslektaşydı. Willis, bitki ve hayvanların sınıflandırılmasında türlerin farklı cinsler arasındaki dağılımını incelemiştir. Derlediği veriler, çoğu cinsin yalnızca bir tür içerdiğini, giderek daha az sayıda cinsin daha fazla sayıda tür içerdiğini ve hala çok sayıda tür içeren birkaç cins olduğunu göstermiştir. Tablo 15.1 yılanlar, kertenkeleler ve iki böcek familyasına (*Chrysomelidae* ve *Cerambycinae*) ilişkin verileri göstermektedir.

O dönemde bilinen 1.580 kertenkele türü 259 cins içinde sınıflandırıl-



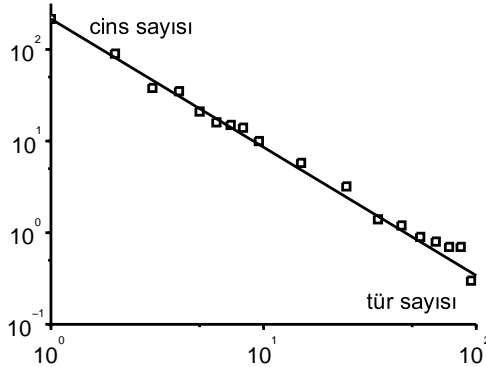
Şekil 15.1: Yule (1871–1951)

Tablo 15.1: Willis tarafından derlenen veriler.

Tür sayısı	Cins sayısı			
	<i>Chrysomelidae</i>	<i>Cerambycinae</i>	Yılanlar	Kertenkeleler
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
toplam	627	1.024	293	259

mıştı; 105 cins sadece bir tür, 44 cins sadece iki tür, 23 cins sadece üç tür vs. ve iki cins yüzden fazla tür içermekteydi. Diğer hayvan ve bitki familyaları için, cinslerin içerdikleri tür sayısına göre dağılımı çok benzer bir şekle sahiptir. Yule, Willis'e verilerini logaritmik ölçekli bir grafikte göstermeyi denemesini önermiştir. Bu çarpıcı bir sonuç verir (Şekil 15.2):  $n$  tür içeren cinslerin sayısı olan  $Q_n$  in logaritması ile  $\log(n)$  yaklaşık olarak, negatif bir orantı sabiti ile, doğrusal orantılıdır. Başka bir deyişle,  $\alpha > 0$  ve  $\beta > 0$  sabitleri vardır, öyle ki  $Q_n \approx \alpha n^{-\beta}$ : dağılım bir "güç yasası" izler. 1924 tarihli makalesinde Yule, böyle bir istatistiksel dağılımı açıklayabilecek matematiksel bir evrim modeli aramıştır.

Şekil 15.2: Ondalık logaritmik ölçeklerle, içerdikleri tür sayısının bir fonksiyonu olarak cins sayısı. *Chrysomelidae* için veriler.  $n$  (tür sayısı) büyük olduğunda dalgalanmaları yumuşatmak için, cinsler Tablo 15.1'de olduğu gibi  $n$  değerlerinin aralıkları için sayılmıştır. Böylece tek bir  $n$  değeri için ortalama cins sayısı 1'den az olabilir.



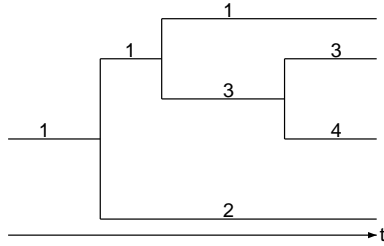
Bu amaçla ilk olarak bir cins içindeki türlerin sayısının büyümesi için sürekli zamanlı bir stokastik model<sup>1</sup> hayal eder (Şekil 15.3).  $t = 0$  anında sadece bir türle başlayarak, bir türün  $dt$  (evrimin zaman ölçeğinde) "küçük" bir zaman aralığında mutasyon yoluyla aynı cinsten yeni bir tür doğurma olasılığının  $r > 0$  olmak üzere  $r dt$  değerine eşit olduğunu varsaymıştır.

$p_n(t)$ ,  $t$  anında  $n$  türün bulunma olasılığı olsun ( $n$  bir tamsayı,  $t$  ise bir gerçel sayıdır). Yule,  $p_n(t + dt)$  değerini hesaplamak için çeşitli durumları dikkate almıştır:

- $t$  anında  $n - 1$  tür varsa, her türün  $t$  ile  $t + dt$  arasında bir yeni tür oluşturma olasılığı  $r dt$ 'dir;  $dt \rightarrow 0$  durumunda,  $t + dt$  anında  $(n - 1) r dt$

<sup>1</sup>McKendrick (bkz. Bölüm 16) 1914 yılında yayınlanan bir makalesinde nüfus dinamiklerinde bu tür modelleri incelemeye başlamıştı.

Şekil 15.3: Bir cins içindeki tür sayısının evrimine ilişkin bir simülasyon. Tür 1, tür 2 ve 3'ü oluşturur. Tür 3, tür 4'ü oluşturur.



olasılıkla  $n$  tür olacaktır;

- eğer  $t$  anında  $n$  tür varsa,  $t + dt$  anında  $nr dt$  olasılıkla  $n + 1$  tür olacaktır.

Böylece  $p_n(t)$  aşağıdaki diferansiyel denklem sistemi ile ifade edilir:

$$\frac{dp_1}{dt} = -rp_1, \quad (15.1)$$

$$\frac{dp_n}{dt} = (n-1)rp_{n-1} - nrp_n, \quad n \geq 2. \quad (15.2)$$

$p_1(0) = 1$  olduğundan, ilk denklemden  $p_1(t) = e^{-rt}$  elde edilir. İkinci denklemin  $p_n(0) = 0$  başlangıç koşulunu sağlayan çözümünün aşağıdaki gibi olduğunu göstermek mümkündür (Şekil 15.4):

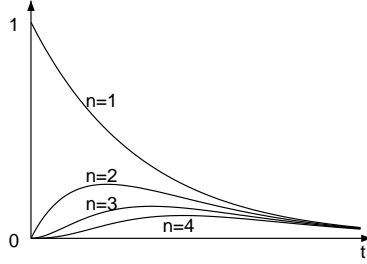
$$p_n(t) = e^{-rt} (1 - e^{-rt})^{n-1}, \quad n \geq 2. \quad (15.3)$$

Dolayısıyla,  $t$  sabit zamanında,  $(p_n(t))_{n \geq 1}$  olasılıklarının dağılımı, ardışık iki terim arasındaki oran  $1 - e^{-rt}$  ye eşit olacak şekilde geometriktir.

İlk olarak (15.2) denklemi

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

denkleminde eşdeğerdir. Buradan art arda  $p_2(t)$ ,  $p_3(t)$  hesaplandığında  $p_2(t) = e^{-rt} (1 - e^{-rt})$  ve  $p_3(t) = e^{-rt} (1 - e^{-rt})^2$  elde edilir, bu da genel çözüm için (15.3) formülünü önerir. Son olarak bu formülün (15.4) denkleminin bir çözümü olduğu kontrol edilebilir.



Şekil 15.4:  $1 \leq n \leq 4$  için  $t$  anında aynı cinsten  $n$  türün bulunma olasılığı  $p_n(t)$ .

Yule ayrıca (15.3) formülünden, beklenen tür sayısının zamanla üstel olarak arttığı sonucunu çıkarmıştır:  $\sum_{n=1}^{+\infty} n p_n(t) = e^{rt}$ .

Gerçekten de, ilk olarak  $|x| < 1$  için,

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

olduğundan

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

yazılabilir.

Özellikle  $T$ ,  $e^{rT} = 2$  ile tanımlanan iki katına çıkma süresi ise,  $t = T$  anındaki tür sayısının  $(p_n(t))_{n \geq 1}$  olasılık dağılımı  $1/2$  oranıyla geometriktir:  $\frac{1}{2}, \frac{1}{4}, \frac{1}{8}, \frac{1}{16} \dots$ ;  $t = kT$  anında,  $1 - 1/2^k$  oranıyla geometriktir ve  $p_1(kT) = 1/2^k$  dir.

Yule daha sonra, aynı cinsle ait türlerin sayısındaki artışa paralel olarak, yeni cinslerin oluşmasına yol açan daha büyük mutasyonlar nedeniyle benzer bir süreç düşünmüştür.  $s dt$  mevcut bir cinsin küçük bir  $dt$  zaman aralığında yeni bir cins oluşturma olasılığı olsun. Daha önce olduğu gibi,  $t = 0$  anında yalnızca bir cins olduğunu varsayılırsa,  $t$  anında beklenen cins sayısı  $e^{st}$  olur.  $t$  anında birim zamanda yaratılan ortalama cins sayısı  $s e^{st}$  türevidir.  $t \rightarrow +\infty$  için limit<sup>2</sup> halinde,  $t$  zamanının  $x$  ve  $x + dx$  değerleri arasında var olan cinsle-

<sup>2</sup>Yule,  $t$  değerinin  $e^{st}$  değerinin iki katına çıkma süresine kıyasla çok büyük kabul edilemeyeceği durumu da dikkate almıştır. Hesaplamalar biraz daha karmaşıktır ancak nihai sonuçlar çok farklı değildir.

rin ortalama sayısı  $s e^{s(t-x)} dx$  olur. Rastgele seçilen bir cinsin  $t$  zamanının  $x$  ve  $x + dx$  değerleri arasında var olma olasılığı  $s e^{-sx} dx$  dir.

Eğer  $t$  anında rastgele seçilen bir cins  $x$  ile  $x + dx$  zaman birimleri arasında var olmuşsa, bu cinsin  $n$  tür içerme olasılığı, (15.3) formülüne göre, her  $n \geq 1$  için  $e^{-rx} (1 - e^{-rx})^{n-1}$  değerine eşittir. Dolayısıyla  $t$  anında rastgele seçilen bir cinsin  $n$  tür içermesi için olasılığı,  $q_n$ ,

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

dır.  $u = r/s$  alınarak, kolay bir hesaplama ile  $q_1 = 1/(1 + u)$  ve

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

olduğu görülür.

Gerçekten de,  $(1 - e^{-rx})^{n-1} = (1 - e^{-rx})^{n-2} (1 - e^{-rx})$  olduğundan

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

dir. Burada kısmi integrasyon uygulanırsa

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

elde edilir.

Formül (15.5),  $(q_n)_{n \geq 1}$  olasılık dizisinin azaldığını göstermektedir. Bu nedenle dizi  $n = 1$  için maksimuma değerini alır, yani çoğu cins sadece bir tür içerir. Bu tam olarak verilerin gösterdiği durumdur. Dahası,  $n$  sonsuza gittiğinde  $q_n$  nin 0'a doğru azalması nispeten yavaştır çünkü  $q_n/q_{n-1} \rightarrow 1$  dir. Bu, bazı cinslerin neden çok sayıda tür içerdiğini açıklayabilir. Daha kesin olarak, Yule  $\log q_n$  değerinin  $\log(n)$  değeri ile doğrusal olarak azaldığını göstermiştir.

$\Gamma(z) = \int_0^{+\infty} t^{z-1} e^{-t} dt$  fonksiyonu Euler'in Gamma fonksiyonu olarak bilinir.  $n$  tamsayı olduğunda  $\Gamma(n+1) = n! = n \times (n-1) \times \cdots \times 2 \times 1$  ve  $\Gamma(z+1) = z\Gamma(z)$  dir. O halde (15.5)

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



biçimini alır. Bununla birlikte Stirling'in yaklaşımı kullanılarak  $\log \Gamma(n) \approx n \log n - n - \frac{1}{2} \log n + \text{sabit}$  ve  $\log \Gamma(n + 1 + 1/u) \approx n \log n - n + (\frac{1}{u} + \frac{1}{2}) \log n + \text{sabit}$  dir. Sonuç olarak  $\log q_n \approx -(1 + \frac{1}{u}) \log n + \text{sabit}$  elde edilir.

Kertenkeleler örneği ele alındığında  $u$  parametresi, sadece bir tür içeren cinslerin  $q_1 = 1/(1 + u)$  oranından tahmin edilebilir. Tablo 15.1'e göre,  $q_1 = 105/259$  yani  $u \approx 1,467$  dir. Böylece  $q_n$  teorik olasılığı ve  $n$  tür içeren cinslerin beklenen  $Q_n$  sayısı,  $q_n$  ile 259 olan toplam tür sayısı çarpılarak hesaplanabilir (Tablo 15.2).

Tablo 15.2: Kertenkeleler (259 cinstе sınıflandırılmış 1.580 tür) örneğinde veriler ve teori arasında karşılaştırma.

Cins başına tür sayısı	Gözlemlenen cins sayısı	Hesaplanan cins sayısı
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
toplam	259	259

Yule<sup>3</sup>, gözlemler ve hesaplamalar arasındaki uyumun, modelin basitliği

<sup>3</sup>100'den fazla tür içeren cinslerin sayısı için Yule,  $t$ 'nin  $e^{st}$ 'nin ikiye katlanma süresine kıyasla büyük olmadığını göz önünde bulundurarak Tablo 15.2'dekinden daha iyi bir uyum elde etmiştir.

(örneğin türlerin milyonlarca yıllık evrim boyunca geçtiği felaketleri hesaba katmaması) göz önüne alındığında nispeten iyi olduğunu fark etmiştir.

Yule 1931'den sonra Cambridge Üniversitesi'nden kademeli olarak emekli olmuştur. Kitapların yazarlarını belirlemek için cümlelerin uzunluğunun istatistiksel dağılımını incelemeye ilgilenmiştir. Bunu özellikle John Graunt tarafından yayımlanan kitaba uygulamıştır (bkz. Bölüm 2) ancak muhtemelen William Petty'den esinlenmiştir. 1944 yılında *The Statistical Study of Literary Vocabulary (Edebi Sözcük Dağarcığının İstatistiksel İncelemesi)* isimli bir kitap yayımlamıştır. 1951 yılında ölmüştür.

Günümüzde Yule'nin modeli hala “filogenetik ağaçları” (türlerin soy ağaçları) analiz etmek için kullanılmaktadır. Şekil 15.3'tekine benzer bu ağaçlar, moleküler biyolojiden gelen yeni veriler sayesinde daha bilinir olmuştur. Ancak (15.1)-(15.2) denklemleri ile tanımlanan stokastik sürecin uygulamaları evrim teorisi ile sınırlı değildir. Bu süreç, mikroskobik düzeyden (örneğin bakteri kolonilerini modellemek) makroskobik düzeye (bir salgının başlangıcını modellemek) kadar nüfus dinamiğindeki birçok modelin yapı taşıdır. Buna “saf doğum süreci” veya “Yule süreci” denir. Basit bir varyantı  $mdt$  herhangi bir küçük zaman aralığında  $dt$  ölme olasılığını içerir: bu “doğum ve ölüm süreci” için  $t$  anında beklenen nüfus büyüklüğü  $e^{(r-m)t}$  dir. (15.5) ile verilen olasılık dağılımı ise, bazen Yule dağılımı olarak adlandırılır. Güç yasalarını karşılayan kuyruklara sahip dağılımlar, bilimin çeşitli alanlarında çok ilgi çekmiştir. Güç yasası derece dağılımına sahip rastgele ağlardaki salgın hastalıkların incelenmesi buna sadece bir örnektir.

### Daha fazla okuma

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)

## Bölüm 16

### McKendrick ve Kermack salgın modellemesi üzerine (1926–1927)

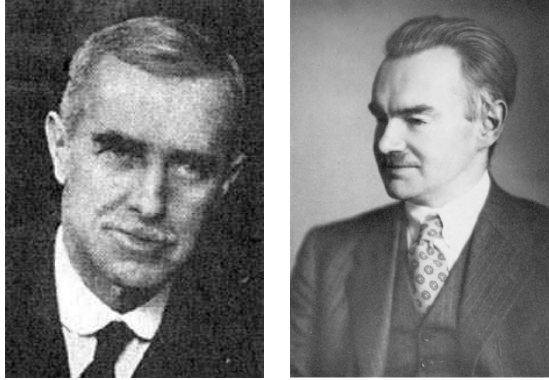
McKendrick 1926 yılında stokastik bir salgın modeli üzerinde çalışmış ve bir salgının belirli bir nihai boyuta ulaşma olasılığını hesaplamak için bir yöntem bulmuştur. Ayrıca, sürekli zaman çerçevesinde yaş yapılı popülasyonları yöneten kısmi diferansiyel denklemi ortaya koymuştur. 1927 yılında Kermack ve McKendrick deterministik bir salgın modeli üzerinde çalışmış ve nüfus yoğunluğu için belirli bir eşiği vurgulayan nihai salgın boyutu için bir denklem elde etmiştir. Büyük salgınlar bu eşiğin üzerinde meydana gelebilir ancak altında meydana gelemez. Bu çalışmalar çağdaş epidemiyolojide hala çok kullanılmaktadır.

Anderson Gray McKendrick 1876 yılında Edinburgh'da beş çocuğun sonuncusu olarak dünyaya gelmiştir. Babasının fizyoloji profesörü olduğu Glasgow Üniversitesi'nde tıp eğitimi almış, 1900 yılında Hindistan Tıbbi Hizmetler'e katılmıştır. Hindistan'a gitmeden önce Sierra Leone'de sıtma ile mücadele görevinde Ronald Ross'a eşlik etmiştir. Daha sonra 18 ay boyunca Sudan'da orduda görev yapmıştır. Hindistan'a vardığında Bengal'deki bir hapis-haneye tıp doktoru olarak atanmış ve burada dizanteriyi kontrol altına almaya çalışmıştır. 1905 yılında Kasauli'deki (Hindistan'ın kuzeyinde) yeni Merkezi Tıbbi Araştırma Enstitüsü'de çalışmaya başlamış, kuduz üzerinde çalışmalar yaparken matematik okumuştur. 1920'de tropikal bir hastalığa yakalandıktan sonra Edinburgh'a dönmüş ve *Royal College of Physicians* Laboratuvarı'nın yöneticisi olmuştur.

McKendrick 1926'da *Matematiğin tıbbi problemlere uygulanması* üzerine birkaç yeni fikir içeren bir makale yayımlamış, salgın hastalıklar için enfeksiyon ve iyileşmenin stokastik yönünü dikkate alan sürekli zamanlı bir matematiksel model ortaya koymuştur.

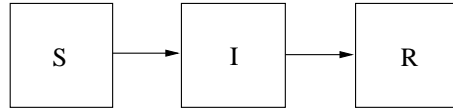
Başlangıçta yalnızca bir enfekte kişinin bulunduğu  $N$  büyüklüğünde bir popülasyon göz önüne alındığında, insanlar art arda üç durumdan geçebilir:  $S$  duyarlı durumu,  $I$  enfekte durumu ve  $R$  iyileşmiş durumu (Şekil 16.2)<sup>1</sup>.

<sup>1</sup>Daniel Bernoulli'nin modeli (bkz. Bölüm 4)  $S$  ve  $R$  durumlarını içeriyordu ancak  $I$  durumunu içermiyordu, enfeksiyon süresi ortalama yaşam süresinden çok daha kısaydı.



Şekil 16.1: McKendrick (1876–1943) ve Kermack (1898–1970)

Şekil 16.2: Olası durumlar: duyarlı (S), enfekte (I), iyileşmiş (R).



$p_{i,r}(t)$  popülasyonun  $t$  anında  $I$  durumunda tam olarak  $i$  kişi ve  $R$  durumunda  $r$  kişi içermeye olasılığı olsun; burada  $i$  ve  $r$  tam sayılardır ve  $1 \leq i + r \leq N$  dir. Bu durumda nüfusun  $(i, r)$  durumunda olduğu söylenir. Duyarlı insan sayısı  $s = N - i - r$  dir. Ross'un sıtma üzerine yaptığı çalışmayı (bkz. Bölüm 12) takip eden McKendrick, küçük bir  $dt$  zaman aralığında, yeni bir enfeksiyonun ortaya çıkma olasılığının  $asi dt$  ye eşit olduğunu varsayımıştır (yani hem duyarlı insan sayısı hem de enfekte insan sayısı ile orantılıdır). Yeni bir iyileşme olasılığı ise  $bi dt$  değerine eşittir. Burada,  $a$  ve  $b$  pozitif parametrelerdir.  $p_{i,r}(t + dt)$  değerini hesaplamak için birkaç durum ayırt edilmelidir:

- popülasyon  $t$  anında  $(i - 1, r)$  durumundadır ve bir yeni enfeksiyon, popülasyonu  $t$  ile  $t + dt$  arasında  $(i, r)$  durumuna taşır; bu olayın olasılığı  $s = N - (i - 1) - r$  olmak üzere  $as(i - 1) dt$  dir;
- popülasyon  $t$  anında  $(i, r)$  durumundadır ve bir yeni enfeksiyon, popülasyonu  $t$  ile  $t + dt$  arasında  $(i + 1, r)$  durumuna taşır; bu olayın olasılığı  $s = N - i - r$  olmak üzere  $as i dt$  dir;
- popülasyon  $t$  anında  $(i + 1, r - 1)$  durumundadır ve bir yeni iyileşme, popülasyonu  $t$  ile  $t + dt$  arasında  $(i, r)$  durumuna taşır; bu olayın olasılığı  $b(i + 1) dt$  dir;

- popülasyon  $t$  anında  $(i, r)$  durumundadır ve bir yeni iyileşme, popülasyonu  $t$  ile  $t + dt$  arasında  $(i - 1, r + 1)$  durumuna taşır; bu olayın olasılığı  $b i dt$  dir.

Dolayısıyla McKendrick,  $1 \leq i + r \leq N$  için şu denklemleri elde etmiştir:

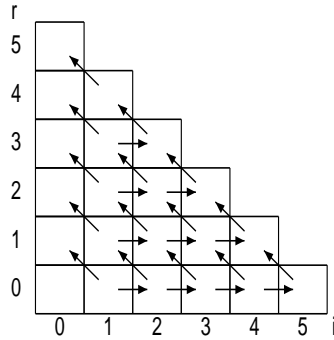
$$\begin{aligned} \frac{dp_{i,r}}{dt} = & a(N - i - r + 1)(i - 1)p_{i-1,r} - a(N - i - r)i p_{i,r} \\ & + b(i + 1)p_{i+1,r-1} - b i p_{i,r}. \end{aligned} \quad (16.1)$$

Sağ taraftaki ilk terim  $i = 0$  olduğunda, üçüncü terim ise  $r = 0$  olduğunda sıfırdır. Başlangıç koşulları,  $p_{1,0}(0) = 1$  hariç tüm  $(i, r)$  için  $p_{i,r}(0) = 0$  şeklindedir.

McKendrick bu modelle salgının  $n$  kişinin enfekte olmasıyla sona erme olasılığını hesaplamayı başarmıştır, bu da  $t \rightarrow +\infty$  için  $p_{0,n}(t)$  nin limitidir. Aslında (16.1) sistemini çözmeye gerek yoktur. Enfekte olmuş  $i$  kişi ve iyileşmiş  $r$  kişi olduğu sürece, küçük bir  $dt$  zaman aralığında yeni bir enfeksiyon olasılığının  $a(N - i - r) i dt$  ve yeni bir iyileşme olasılığının  $b i dt$  olduğunu fark etmek yeterlidir. Dolayısıyla,  $(i, r)$  durumundan  $(i + 1, r)$  durumuna veya  $(i - 1, r + 1)$  durumuna geçiş olasılıkları (Markov zincirleri teorisinde genellikle böyle adlandırılırlar), her  $i \geq 1$  için sırasıyla

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

dir (Şekil 16.3).



Şekil 16.3:  $N = 5$  olan bir popülasyonun olası durumlarını ( $i$  yatay eksen,  $r$  dikey eksen) ve enfeksiyona (yatay oklar) veya iyileşmeye (diğer oklar) bağlı olası geçişleri gösteren diyagram.

Salgın sırasında nüfusun  $(i, r)$  durumundan geçme olasılığı  $q_{i,r}$  olsun.  $t = 0$  olduğunda  $i = 1$  ve  $r = 0$  olduğundan,  $q_{1,0} = 1$  olur. Diğer durumlara ya bir enfeksiyondan sonra ya da bir iyileşmeden sonra ulaşılır:

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

Sağ tarafın ilk terimi  $i = 0$  veya  $i = 1$  olduğunda sıfırdır. İkinci terim ise  $r = 0$  olduğunda sıfırdır. Bu formülden, önce  $(q_{i,0})_{2 \leq i \leq N}$ , sonra  $(q_{i,1})_{0 \leq i \leq N-1}$ , sonra  $(q_{i,2})_{0 \leq i \leq N-2}$  vb. hesaplayabiliriz. Salgının sonunda  $n$  kişiye bulaşma olasılığı  $q_{0,n}$ 'dir. 1926 yılında bu tür hesaplamalar oldukça zaman almaktaydı, bu nedenle McKendrick kendini çok küçük popülasyonlarla, örneğin bir aile ile ilgili örneklerle sınırlamış ve  $N = 5$  kişi ve  $b/a = 2$  ile Tablo 16.1'i elde etmiştir. En büyük olasılıklar, ailede yalnızca bir kişinin enfekte olduğu duruma ve tüm ailenin enfekte olduğu duruma karşılık gelmektedir.

Tablo 16.1: Beş kişilik bir ailede salgın hastalığın  $b/a = 2$  olduğunda  $n$  kişiye bulaşma olasılığı.

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

1926'daki aynı makale, zaman, sürekli bir değişken olarak ele alındığında demografik problemlerin yeni bir formülasyonunu da içermektedir. Sonsuz küçük  $dx$  için,  $P(x,t) dx$   $t$  anında  $x$  ile  $x + dx$  arasında bir yaşa sahip nüfus olsun.  $m(x)$  ise  $x$  yaşındaki ölüm oranı olsun. Bu durumda,  $h$  sonsuz küçük olduğunda  $P(x+h, t+h) \approx P(x,t) - m(x)P(x,t)h$  dir.  $P(x,t)$  fonksiyonunun kısmi türevleri

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

olmak üzere

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

dir. McKendrick aşağıdaki kısmi diferansiyel denklemi elde etmiştir:

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

Böyle bir denklem, demografide yaş (bkz. Bölüm 25) veya epidemiyolojide enfeksiyondan bu yana geçen süre gibi sürekli bir değişken tarafından yapılandırılan nüfus problemlerinde doğal olarak ortaya çıkar.

William Ogilvy Kermack, 1921 yılında Edinburgh'daki *Royal College of Physicians* Laboratuvarı'nın kimya bölümünün başına getirilmiştir. Kermack 1898 yılında İskoçya'nın küçük bir kasabasında doğmuş, Aberdeen Üniversitesi'nde okumuş ve Oxford'daki bir endüstriyel laboratuvarda organik kimya alanında araştırmalar yapmaya başlamıştır. Edinburgh'daki laboratuvarında 1924 yılında meydana gelen bir patlamanın ardından tamamen kör olmasına rağmen, meslektaşlarının ve öğrencilerinin yardımıyla kimya çalışmalarına devam etmiştir. Kermack ayrıca McKendrick ile salgın hastalıkların matematiksel modellenmesi konusunda işbirliği yapmaya başlar. 1927'den başlayarak, birlikte deterministik salgın modellerini inceledikleri *Salgınların matematiksel teorisine katkılar* üzerine bir dizi yayın yaparlar.  $N$  nüfusu yeterince büyük olsun. 1926'daki makalede olduğu gibi insanların duyarlı, enfekte ya da iyileşmiş olabileceğini varsayalım. Eğer hastalık ölümcül ise, o zaman üçüncü durum aslında ölümdür.  $S(t)$ ,  $I(t)$  ve  $R(t)$  üç durumun her birindeki insan sayısını ifade etmek üzere, model (basitleştirilmiş bir biçimde) üç diferansiyel denklemden oluşan bir sistemdir:

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

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

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

Dolayısıyla, birim zaman başına yeni enfeksiyon sayısı, 1926 stokastik modelinde olduğu gibi, hem duyarlı insan sayısı hem de enfekte insan sayısı ile orantılıdır. Salgının başlangıcında,  $t = 0$  anında, belirli sayıda insan enfekte olur:  $S(0) = N - I_0$ ,  $I(0) = I_0$  ve  $R(0) = 0$ ,  $0 < I_0 < N$ .

(16.2)-(16.4) sisteminin kapalı bir çözümü olmamasına rağmen, bazı özellikleri kanıtlanabilir:

- toplam nüfus  $S(t) + I(t) + R(t)$  sabit ve  $N$  değerine eşit kalır;
- $S(t)$ ,  $I(t)$  ve  $R(t)$  negatif değildir;
- $t \rightarrow +\infty$  olduğunda,  $S(t)$  bir  $S_\infty > 0$  limitine doğru azalır,  $I(t)$  0'a yönelir ve  $R(t)$  bir  $R_\infty < N$  limitine doğru artar;
- dahası

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

formülü  $S_\infty$  u kapalı formda verir ve dolayısıyla nihai salgın boyutunu  $R_\infty = N - S_\infty$  olarak elde edilir.

Gerçekten, ilk olarak  $\frac{d}{dt}(S + I + R) = 0$  olduğu görülmektedir. Yani  $S(t) + I(t) + R(t) = S(0) + I(0) + R(0) = N$  dir. (16.2) ve (16.3) denklemleri aşağıdaki gibi yeniden yazılabilir:

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

Birinci denklemden

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

ve ikinci denklemden

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

elde edilir. (16.2) ve (16.4) denklemleri  $S(t)$  fonksiyonunun azaldığını ve  $R(t)$  fonksiyonunun arttığını gösterir.  $0 \leq S(t) \leq N$  ve  $0 \leq R(t) \leq N$  olduğundan,  $S(t)$  ve  $R(t)$  fonksiyonlarının  $t \rightarrow +\infty$  durumunda limitleri vardır.  $I(t) = N - S(t) - R(t)$  olduğundan,  $I(t)$  fonksiyonunun da  $t \rightarrow +\infty$  durumunda bir limiti vardır ve bu limit (16.4) ün integrallemesiyle görülebileceği gibi yalnızca sıfır olabilir. Ayrıca (16.2) denklemi  $-\frac{d}{dt} [\log S] = aI$  olduğunu gösterir.  $t = 0$  ve  $t = +\infty$  aralığında integral alarak,  $\log S(0) - \log S_\infty = a \int_0^{+\infty} I(t) dt$  elde edilir. (16.3) denklemi  $\frac{dI}{dt} = -\frac{dS}{dt} - bI$  şeklinde yeniden yazılabilir.  $t = 0$  ve  $t = +\infty$  arasında integral alarak,  $-I(0) = S(0) - S_\infty - b \int_0^{+\infty} I(t) dt$  elde edilir. İki sonuç birleştirilerek,  $S_\infty > 0$  olduğunu gösteren (16.5) formül elde edilir.

Başlangıçtaki enfekte kişi sayısı  $I_0$ , nüfus büyüklüğü  $N$  ye kıyasla küçük olduğunda, ki bu genellikle bir şehirde salgının başlangıcındaki durumdur, (16.5) formülü  $S_\infty = N - R_\infty$  ifadesi kullanılarak şu şekilde yeniden yazılabilir:

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

burada tanım gereği

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

(16.6) denklemi yalnızca  $\mathcal{R}_0 > 1$  ise pozitif bir çözüme sahiptir. Dolayısıyla Kermack ve McKendrick şu sonuca varmaktadır: salgın hastalık, ancak  $\mathcal{R}_0 > 1$  ise nüfusun ihmal edilemeyecek bir kısmını enfekte etmektedir.  $N^* = b/a$  nüfus yoğunluğu, altında salgınların meydana gelemeyeceği bir eşik değeridir.



Nüfus büyüklüğü  $N$  bu eşğin hemen üzerinde olduğunda ( $N = N^* + \varepsilon$ ), küçük genlikli bir salgın meydana gelir. (16.6)'den  $R_\infty \approx 2\varepsilon$  olduğu sonucu çıkar. Yani  $S_\infty \approx N^* - \varepsilon$ .

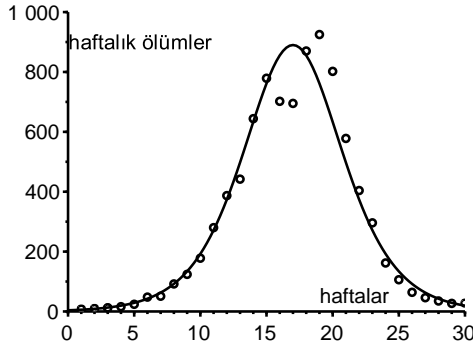
Gerçekten,  $-\log(1-x) \approx x + \frac{x^2}{2}$  yaklaşımı kullanıldığında, (16.6) denklemi

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

şeklini alır. O halde,  $R_\infty \approx 2(\mathcal{R}_0 - 1)N = 2 \frac{\varepsilon}{N^*} (N^* + \varepsilon) \approx 2\varepsilon$  dır.

Ross'un sıtma modelinde olduğu gibi (Bölüm 12),  $\mathcal{R}_0 > 1$  koşulunun basit bir yorumu vardır. Salgının başlangıcında bir enfekte kişinin birim zamanda enfekte ettiği kişi sayısı  $aN$  ve ortalama enfeksiyöz dönem  $1/b$  olduğuna göre,  $\mathcal{R}_0 = aN/b$  salgının başlangıcında bir enfekte kişinin neden olduğu ikincil vakaların ortalama sayısıdır.

Ölümcül hastalıklar için  $R(t)$ , salgının başlangıcından itibaren kümülatif ölüm sayısı,  $dR/dt$  ise birim zaman başına düşen ölüm sayısıdır. Kermack ve McKendrick, matematiksel modellerindeki  $dR/dt$  fonksiyonunun grafiğinin bir salgın eğrisinden beklenen çan şekline sahip olduğunu fark etmiştir (Şekil 16.4).



Şekil 16.4: Zamanın bir fonksiyonu olarak  $dR/dt$  eğrisi ve 1905-1906 yıllarında Bombay'da bir veba salgını sırasında haftalık ölüm sayısı verileri.

$dR/dt$  eğrisini çizmek için (16.2) ifadesini (16.4) ifadesine bölerek  $dS/dR = -aS/b$  ifadesini elde etmişlerdir. Yani  $S(t) = S(0) \exp(-\frac{a}{b} R(t))$  dir. Bunu (16.4) denkleminde yerine koyarak ve

$S(t) + I(t) + R(t) = N$  olduğunu kullanarak

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

denklemini elde etmişlerdir. Bu da hala açık bir şekilde çözülememektedir. Bununla birlikte, eğer  $\frac{a}{b}R(t)$  tüm salgın boyunca küçük kalırsa,  $\exp(-u) \approx 1 - u + u^2/2$  yaklaşımı yardımıyla

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

yazılabilir. Bu, (16.8) in sağ tarafındaki  $R$  cinsinden ikinci dereceden polinomun kökleri tarafından verilen, biri pozitif,  $R_+$ , ve diğeri negatif,  $R_-$ , olmak üzere iki sabit çözümü olan Riccati denklemi olarak adlandırılır. (16.8) in tam çözümü  $\tilde{R}(t)$  olsun ve  $Q(t) = \tilde{R}(t) - R_+$  olsun. O zaman  $Q(t)$  Daniel Bernoulli ve Verhulst tarafından karşılaşılanlara benzer bir Bernoulli diferansiyel denklemini sağlar (bkz. (4.5) ve (6.1)). Böylece (6.2) formülü doğrudan  $Q(t)$  yi elde etmek için uyarlanabilir. Kolay ama sıkıcı (hantal) bir hesaplama  $dQ/dt$  nin  $\alpha / \cosh^2(\beta t - \gamma)$  biçiminde olduğunu gösterir; burada  $\alpha$ ,  $\beta$  ve  $\gamma$  modelin parametrelerine karmaşık bir şekilde bağlı olan sabitlerdir.  $dR/dt \approx d\tilde{R}/dt = dQ/dt$  olduğundan, Kermack ve McKendrick verilerine uyacak şekilde  $(\alpha, \beta, \gamma)$  seçebilmişlerdir. Elbette modern bilgisayarlar ve yazılımlar bu yaklaşımlara gerek kalmadan (16.7) diferansiyel denklemini sayısal olarak kolayca çözebilir.

Bu şekilde elde edilen  $dR/dt$  eğrisi, Aralık 1905 ile Temmuz 1906 arasında Bombay'da yaşanan veba salgını sırasında haftalık ölüm sayısı verilerine iyi uyum sağlamıştır (Şekil 16.4).

Kermack ve McKendrick ayrıca bulaşıcılığın,  $a(x)$ , ve iyileşme oranının,  $b(x)$ , enfeksiyonun başlamasından bu yana geçen  $x$  süreye bağlı olduğu daha genel bir modeli de dikkate almıştır. Nihai salgın boyutunu veren denklem (başlangıçtaki enfekte vaka sayısı küçük olduğunda) hala (16.6) ile ifade edilebilir ancak burada

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

dir.  $\mathcal{R}_0$  parametresi önceki durumla benzer yoruma sahiptir: salgının başlangıcında enfekte olmuş bir kişiden kaynaklanan ikincil vakaların ortalama sayısıdır. (16.9) ile Lotka'nın demografideki  $\mathcal{R}_0$  formülü (10.2) arasındaki benzerliğe dikkat edilmelidir: yaşın yerini enfeksiyondan bu yana geçen süre,

hayatta kalmanın yerini  $e^{-\int_0^x b(y) dy}$  hala enfekte olma olasılığı, doğurganlığın yerini ise  $Na(x)$  temas oranı alır.

Kermack ve McKendrick 1930'larda başka birçok matematiksel salgın modeli geliştirmiştir. Bunlar günümüzde epidemiyolojide kullanılan daha karmaşık modellerin çoğunun yapı taşlarıdır.

McKendrick 1941 yılında emekli olur ve 1943 yılında ölür. 1930 ve 1933 yılları arasında Kermack, Edinburgh Üniversitesi Matematik Bölümü'nden William McCrea ve Edmund Whittaker ile birlikte matematiksel fizik üzerine birkaç makale yazmıştır. 1930'lar ve 1940'lar boyunca Kermack'ın kimyager ekibi antimalaryal aktiviteye sahip yeni moleküller sentezlemeye çalışmış, ancak sınırlı başarı elde etmiştir. Kermack 1938 yılında Philip Eggleton ile birlikte temel biyokimya üzerine *The Stuff We're Made Of* adlı popüler bir kitap yazmıştır. 1944'te *Royal Society* üyesi seçilir ve 1949'da Aberdeen Üniversitesi'nde biyokimya kürsüsüne geçer. Daha sonra Fen Fakültesi dekanı olarak görev yapar. 1968'de emekli olur ve 1970'te ölür.

### Daha fazla okuma

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. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 17, 399–429 (1971)
3. Gani, J.: A.G. McKendrick. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 323–327. Springer (2001)
4. Harvey, W.F.: A.G. McKendrick 1876–1943. *Edinb. Med. J.* 50, 500–506 (1943)
5. McKendrick, A.G.: Applications of mathematics to medical problems. *Proc. Edinb. Math. Soc.* 13, 98–130 (1926)
6. Kermack, W.O., McKendrick, A.G.: A contribution to the mathematical theory of epidemics. *Proc. R. Soc. Lond. A* 115, 700–721 (1927) [gallica.bnf.fr](http://gallica.bnf.fr)

## Bölüm 17

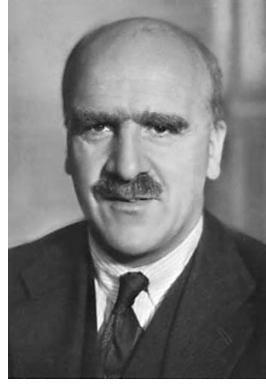
### Haldane ve mutasyonlar (1927)

Fisher, 1922 tarihli makalesinin bir başka bölümünde, belirli bir olasılık dağılımıyla rastgele sayıda yavruya aktarılabilen mutant bir gen sorunu ele almıştır. Problem biçimsel olarak aile isimlerinin yok olmasıyla aynıdır ancak genetik bir bağlamdadır. Fisher, olasılık dağılımının Poisson dağılımı olması ve mutant genin seçici bir avantaja sahip olmaması durumunda, mutant genin popülasyondan çok yavaş bir şekilde kaybolabileceğini göstermiştir. 1927'de İngiliz biyolog Haldane bu modelin çalışmasını daha da ileri götürür ve mutant avantajlı bir genin kendini koruma olasılığının seçici avantajının iki katı olduğunu gösterir. Ayrıca yok olma sorununa daha titiz bir yaklaşım getirmiştir.

John Burdon Sanderson Haldane 1892 yılında babasının üniversitede fizyoloji profesörü olduğu Oxford'da doğmuştur. Haldane, *Eton College*'de ve 1911'den sonra Oxford Üniversitesi *New College*'de okumuştur. İlk yılında matematiğe odaklandıktan sonra beşeri bilimlere yönelmiştir. Çalışmaları, Fransa ve Irak'ta görev yaptığı Birinci Dünya Savaşı nedeniyle kesintiye uğrar. Yaralandıktan sonra Hindistan'a askeri eğitmen olarak gönderilir. 1915 yılında, savaştan önce fareler üzerinde başlattığı genetik deneyleri tartışan ilk makalesini yayımlar. 1919'da *New College*'de fizyoloji dalında öğretim üyesi olur ve babası gibi solunum üzerine çalışmalar yapar. 1923'te Cambridge Üniversitesi'nde F. G. Hopkins'in biyokimya laboratuvarına<sup>1</sup> katılır ve burada enzimlerin kinetiği üzerine yoğunlaşır. Ayrıca *Daedalus or Science and the Future (Daedalus ya da Bilim ve Gelecek)* (1923) adlı bir bilim kurgu romanı ve *Callinicus, A Defense of Chemical Warfare (Callinicus, Kimyasal Savaş Savunması)* (1925) adlı bir deneme yayımlar. 1924 ve 1934 yılları arasında *A mathematical theory of natural and artificial selection (Doğal ve yapay seçilimin matematiksel teorisi)* başlıklı bir makale serisi yazar.

Serinin 1927'de yayımlanan beşinci makalesinde Haldane, Fisher'in 1922'de üzerinde çalıştığı mutasyonlara odaklanan bir başka genetik modeli yeniden ele almıştır. Fisher, mutant bir genin bir popülasyonu istila etme veya yok olma olasılığını incelemiştir. Bu problem, Bienaymé, Galton ve Wat-

<sup>1</sup>Frederick Gowland Hopkins, vitaminler üzerine yaptığı çalışmalar nedeniyle 1929 yılında Nobel Fizyoloji veya Tıp Ödülü'nü almıştır.



Şekil 17.1:  
Haldane (1892–1964)

son'un aile isimlerinin yok olmasıyla ilgili problemiyle biçimsel olarak aynıdır. Ancak Fisher, Galton'un 1889 tarihli *Natural Inheritance (Doğal Kalıtım)* kitabının ekinde yer alan Galton ve Watson'ın makalesini okumuş olabileceği halde bu çalışmalara atıfta bulunmamıştır. Bölüm 9'da olduğu gibi, bir genin ilk nesilde  $k$  yavruya aktarılma olasılığına  $p_k$  olsun ( $k \geq 0$ ). Fisher ayrıca

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

üreteç fonksiyonu da gözönüne almış, ancak  $k$  için herhangi bir üst sınır belirlememiştir: toplam sonsuz sayıda terim içerebilir. Mutant genin 0. nesildeki bir bireyden başlayarak, bu genin  $k$  bireyde bulunma olasılığının, 1. nesil için  $f_1(x) = f(x)$ , 2. nesil için  $f_2(x) = f(f(x))$ , 3. nesil için  $f_3(x) = f(f(f(x)))$  vs. ifadelerindeki  $x^k$  nın katsayısı olduğunu fark etmiştir. Bu şekilde, aşağıdaki denklemin geçerli olduğu açıktır:

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

Bu denklem, Watson tarafından türetilen  $f_n(x) = f_{n-1}(f(x))$  denkleminden çok daha pratiktir. Özellikle, (17.1)'dan  $x_n = f_n(0)$  neslindeki yok olma olasılığının, Bienaymé'nin daha önce fark ettiği gibi,  $x_n = f(x_{n-1})$  yineleme formülünü sağladığı sonucunu çıkarmıştır.

Örnek olarak Fisher, her tohumun yeni bir bitki üretmek için hayatta kalma olasılığı  $q$  olan  $N$  tohum üretebilen mutant bir gene sahip bir bitki durumunu ele alır. Mutant gene sahip  $k$  yavru elde etme olasılığı  $p_k$ ,  $0 \leq k \leq N$  için

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

ve  $k > N$  için  $p_k = 0$ 'dır. Bu durumda üreteç fonksiyonu  $f(x) = (1 - q + qx)^N$  olur. Yeni bir bitki üretmek için hayatta kalan ortalama tohum sayısı  $\mathcal{R}_0 = Nq$  olsun.  $N$  büyük ve  $q$  küçük olduğunda,

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

dır. Olasılık dağılımı  $(p_k)$ , Poisson dağılımı olarak adlandırılan  $e^{-\mathcal{R}_0} (\mathcal{R}_0)^k / k!$  değerine yaklaşır. Fisher daha sonra  $x_0 = 0$ ,  $x_n \approx e^{\mathcal{R}_0(x_{n-1}-1)}$  ve  $N = 80$  ve  $q = 1/80$  sayısal değerlerini kullanarak  $n$  nesil içinde yok olma olasılığını hesaplamıştır. Bu durumda,  $\mathcal{R}_0 = Nq = 1$  olur. Ardışık hesaplamalarla  $x_{100} \approx 0,98$  olduğunu, yani seçici avantajı olmayan bir mutant genin ( $\mathcal{R}_0 = 1$ ) çok yavaş kaybolduğunu göstermiştir. Genin 100 nesil sonra popülasyonda bulunması için hala %2 şans vardır. 1922 yılından sonra Fisher bu model üzerinde daha fazla çalışmamıştır. Fisher'in çalışmalarına devam eden Haldane, ilk olarak 1927 tarihli makalesinde,  $p_0 > 0$  olacak şekilde herhangi bir  $(p_k)$  olasılık dağılımı için, mutant geni taşıyan ortalama yavru sayısı,  $\mathcal{R}_0$ , kesinlikle 1'den büyük olduğunda, yani mutant gen seçici bir avantaja sahip olduğunda,  $x = f(x)$  denkleminin  $(0, 1]$  aralığında tam olarak iki kökü olduğunu fark etmiştir. Dahası,  $x_\infty$  yok olma olasılığı,  $x_n$ 'nin  $n \rightarrow +\infty$  halinde limitidir ve  $x = f(x)$ 'in iki kökünden en küçüğüdür yani genin popülasyona yerleşme olasılığı sıfır değildir. Bienaymé ve Cournot'nun aksine, Haldane bu sonuç için bir kanıt sunmuştur.

Gerçekten de  $[0, 1]$  aralığında  $f'(x) \geq 0$  ve  $f''(x) \geq 0$ 'dır. Başka bir deyişle,  $f(x)$  fonksiyonu azalmayan ve dışbükeydir.  $f(0) = p_0 > 0$  ve  $f'(1) = \mathcal{R}_0 = p_1 + 2p_2 + 3p_3 + \dots > 1$  varsayımları,  $f(x) = x$  denkleminin  $(0, 1]$  aralığında tam olarak iki çözümü olduğu anlamına gelir. Bu kökler  $x = 1$  ve  $0 < x^* < 1$  olmak üzere  $x^*$  dir. Haldane daha sonra Gabriel Koenigs'in 1883 tarihli bir makalesine atıfta bulunarak,  $x_n = f(x_{n-1})$  ve  $x_n \rightarrow x_\infty$  ise,  $x_\infty = f(x_\infty)$  ve  $|f'(x_\infty)| \leq 1$  olduğunu göstermiştir.  $f'(1) > 1$  olduğunda, tek olasılık  $x_\infty = x^*$  olmasıdır.

$f(x) = e^{\mathcal{R}_0(x-1)}$  ve  $\mathcal{R}_0$  değerlerinin 1'den biraz büyük olduğu bir Poisson dağılımı için, yok olma olasılığı,  $x_\infty$ , 1'e çok yakındır. Bu durumda  $f(x_\infty) = x_\infty$  denklemi şu anlama gelir:

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

Buradan  $1 - x_\infty \approx 2(\mathcal{R}_0 - 1)$  sonucu çıkar. Haldane, mutant genin soyunun tükenme olasılığının  $\mathcal{R}_0 - 1$  seçici avantajının iki katı olduğu sonucuna

varmıştır. Fisher, Haldane'den alıntı yapmadan 1930 tarihli kitabında  $\mathcal{N}_0 = 1,01$  olduğu durumu örnek olarak göstermiştir, bu da mutant genin soyunun tükenmemesi için %2 şans vermektedir.

Haldane 1932'de *Royal Society*'nin üyesi olmuştur. *University College in London*'da genetik ve daha sonra biyometri profesörü olmak için Cambridge'den ayrılmıştır. Daha sonra özellikle insan genetiğinde mutasyon oranlarının tahmini, kromozomların genetik haritaları vb. konularla ilgilenmiştir. 1927'de Julian Huxley ile birlikte *Animal Biology (Hayvan Biyolojisi)*, 1930'da *Enzymes (Enzimler)*, 1932'de *The Causes of Evolution (Evrimin Nedenleri)* ve 1954'te *The Biochemistry of Genetics (Genetiğin Biyokimyası)* isimli bilimsel kitapların yanı sıra, çok sayıda bilimsel makale ve deneme de yayımlamıştır (1932'de *The Inequality of Man (İnsanın Eşitsizliği)*, 1935'te *The Philosophy of a Biologist (Bir Biyoloğun Felsefesi)*, 1938'de *The Marxist Philosophy and the Sciences (Marksist Felsefe ve Bilimler)*, 1938'de *Heredity and Politics (Hayat ve Politika)* ve 1947'de *Science Advances (Bilimde İlerlemeler)*). İç savaş sırasında İspanya'ya yaptığı birkaç ziyaretin ardından, ülkesini hava bombardımanına karşı sığınaklar kurması konusunda ikna etmeye çalışır. İkinci Dünya Savaşı sırasında denizaltılardaki solunum sorunları üzerinde çalışmıştır. 1942'den itibaren üyesi olduğu komünist partiden Lysenko'nun etkisi ile SSCB'de Mendel genetiğinin resmi olarak reddedilmesi üzerine 1950' istifa etmiştir. 1957'de Hindistan'a yerleşti ve önce Kalküta'daki Hindistan İstatistik Enstitüsü'nde, daha sonra da Bhubaneswar'da araştırmalarına devam etmiştir. Hindistan vatandaşı olduktan sonra 1964 yılında hayatını kaybetmiştir.

### Daha fazla okuma

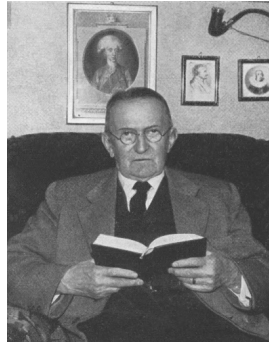
1. Clark, R.: *J.B.S., The Life and Work of J.B.S. Haldane*. Hodder and Stoughton, London (1968)
2. Haldane, J.B.S.: A mathematical theory of natural and artificial selection, Part V, Selection and mutation. *Proc. Camb. Philos. Soc.* 23, 838–844 (1927)
3. Haldane, J.B.S.: *The Causes of Evolution*. Longmans (1932) archive.org
4. Pirie, N.W.: John Burdon Sanderson Haldane 1892-1964. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 12, 218–249 (1966)

## Bölüm 18

### Erlang ve Steffensen yok olma problemi üzerine (1929–1933)

1929 yılında Danimarkalı telefon mühendisi Erlang, aile isimlerinin yok olması sorununu bir kez daha ele almıştır. Yurттаşı istatistikçi Steffensen bu problem için bir çözüm önermiştir. Özellikle her nesildeki yavru sayısı beklentisinin üstel olarak büyüdüğünü göstermiş ve böylece stokastik ve deterministik nüfus modelleri arasında bir köprü kurmuştur.

Agner Krarup Erlang 1878 yılında Danimarka'nın Lønborg kentinde doğar. Babası bir okul müdürü olan Erlang 1896 ile 1901 yılları arasında Kopenhag Üniversitesi'nde matematik, fizik ve kimya eğitimi alır. Daha sonra birkaç yıl liselerde öğretmenlik yapmış ve bir yandan da matematiğe, özellikle de olasılık teorisine ilgi duymaya devam etmiştir. Kopenhag Telefon Şirketi'nin baş mühendisi ve amatör bir matematikçi olan Jensen ile tanışır ve Jensen onu 1908 yılında şirketin yeni araştırma laboratuvarına katılmaya ikna eder. Erlang, olasılık teorisinin telefon görüşmelerinin yönetimine uygulanması üzerine makaleler yayınlamaya başlar. 1917 yılında bekleme süreleri için bir formül keşfeder ve bu formül kısa sürede tüm dünyadaki telefon şirketleri tarafından kullanılmaya başlanır. İlk olarak Danca yayımlanan makaleleri daha sonra birçok başka dile çevrilmiştir.



Şekil 18.1: Erlang (1878–1929) ve Steffensen (1873–1961)



1929'da Erlang, kendisinden önce Bienaymé, Galton ve Watson'ın ele aldığı aile isimlerinin, Fisher ve Haldane'in ele aldığı mutant genlerin yok olması problemleri ile ilgilenmeye başlar. Kendinden öncekiler gibi o da yayımlanmış olan tüm çalışmalardan haberdar değildir. Bir bireyin  $k$  yavruya sahip olma olasılığını  $p_k$  olarak adlandırarak,  $n$  nesil içinde yok olma olasılığı olan  $x_n$  in,  $x_0 = 0$  olmak üzere,

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

denklemini sağladığını fark etmiştir. Ayrıca,  $x_n$  nin  $n \rightarrow +\infty$  için limiti olan  $x_\infty$  genel yok olma olasılığının  $x_\infty = f(x_\infty)$  denkleminin bir çözümü olduğunu görmüştür.  $x = 1$  in her zaman bir çözüm olduğunu ve ortalama yavru sayısı olan  $\mathcal{B}_0 = f'(1)$  in 1'den büyük olması halinde 0 ile 1 arasında başka bir çözümün var olduğunu fark etmiştir. Ancak bu iki çözümden hangisinin doğru olduğunu bulamamış gibi görünüyor. Galton gibi o da problemi 1929'da Danimarka'da yayımlanan bir matematik dergisi olan *Matematisk Tidsskrifte* sundu:

“Soru 15. Bir bireyin  $k$  çocuğa sahip olma olasılığı  $p_k$  olduğunda, burada  $p_0 + p_1 + p_2 + \dots = 1$  ise, ailesinin yok olma olasılığını bulunuz.”

Ne yazık ki Erlang aynı yıl 1929'da 51 yaşında ölür<sup>1</sup>.

Kopenhag Üniversitesi'nde aktüerya matematiği profesörü olan Johan Frederik Steffensen, Erlang'ın problemini gözönüne alır. Çözümünü 1930 yılında aynı Danimarka dergisinde yayımlar:  $x_\infty$  yok olma olasılığı, Bienaymé ve Haldane'nin daha önce fark ettiği gibi, her zaman  $[0, 1]$  kapalı aralığında  $x = f(x)$  denkleminin en küçük köküdür. Steffensen'in kanıtı modern ders kitaplarında bulunan kanıttır.

Gerçekten de,  $x_\infty$  yok olma olasılığının  $[0, 1]$  kapalı aralığında  $x = f(x)$  in bir çözümü olduğu görülmüştür. Denklem bu aralıktaki en küçük çözümü  $x^*$  olsun. Tanım gereği,  $x^* \leq x_\infty$ . Steffensen ilk olarak  $x^* = f(x^*) \geq p_0 = x_1$  olduğunu fark etmiştir.  $x^* \geq x_n$  olduğunu varsayıldığında,  $f(x)$  artan olduğundan  $x^* = f(x^*) \geq f(x_n) = x_{n+1}$  dir. Yani tümevarım yoluyla, tüm  $n$  değerleri için  $x^* \geq x_n$  dir. Limit alındığında,  $x^* \geq x_\infty$  olur. Yani  $x_\infty = x^*$  dir.

<sup>1</sup>Onun anısına, Uluslararası Telefon Danışma Komitesi 1946 yılında telefon trafiğinin yoğunluğunun ölçü birimine “erlang” denmesine karar verdi. “Erlang” aynı zamanda Ericsson şirketi tarafından bir programlama diline verilen isimdir.

Steffensen ayrıca ortalama yavru sayısı olan  $\mathcal{R}_0 = f'(1)$ , 1 den küçük veya eşit olduğunda  $x = f(x)$  fonksiyonunun tek kökünün neden  $x = 1$  olduğuna (şekil 18.2a) ve  $\mathcal{R}_0 > 1$  olduğunda neden  $x = 1$  den farklı tek bir kök olduğuna (şekil 18.2b) dair daha teknik bir açıklama getirmiştir. Dikkat edilirse  $\mathcal{R}_0 = f'(1)$ ,  $f(x)$  fonksiyonunun  $x = 1$  deki eğimidir.

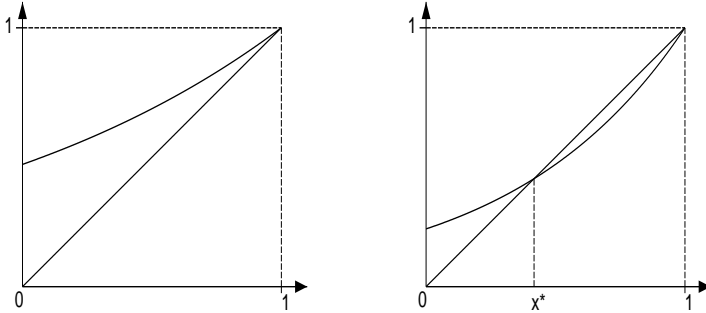
Herhangi bir  $x = f(x)$  kökü için,

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

dır.  $x \neq 1$  olduğunu varsayımıyla bu ifade  $1 - x$  ile bölünürse,

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

elde edilir.  $x$ , 0 dan 1 e arttığında, (18.1) denkleminin sağ tarafı  $1 - p_0$  dan  $\mathcal{R}_0 = f'(1)$  e artar. Eğer  $\mathcal{R}_0 < 1$  ise, (18.1) denkleminin çözümü yoktur. Eğer  $\mathcal{R}_0 \geq 1$  ise ve  $p_1 = 1$  olduğu aşikar durumu hariç tutulursa, o zaman (18.1) denkleminin sağ tarafı  $x$  in kesin artan bir fonksiyonudur. Aksi takdirde  $p_k \neq 0$  olacak şekilde  $k \geq 2$  olmaz ve  $\mathcal{R}_0, p_1 < 1$ 'e eşit olur. Sonuç olarak, (18.1)'in  $\mathcal{R}_0 \geq 1$  olduğunda  $[0, 1]$  aralığında bir ve yalnızca bir çözümü vardır.



Şekil 18.2: Bölüm 17'deki örnek için  $y = x$  ve  $y = f(x)$  fonksiyonlarının grafiği,  $f(x) = e^{\mathcal{R}_0(x-1)}$ ,  $\mathcal{R}_0 = 0,75 < 1$  (sol) veya  $\mathcal{R}_0 = 1,5 > 1$  (sağ).

Derneği'nin de başkanı olan Steffensen, 1930 yılında Londra Üniversitesi'ne davet edilir. İngiliz meslektaşı W. P. Elderton ona Galton ve Watson'ın çalışmalarından bahseder. Steffensen 1933 yılında, 1931 yılında bir konferans verdiği Institut Henri Poincaré'nin yıllıklarında yeni bir makale yayımlar. Makalesinin sonuçlarını Danca olarak özetler ve Watson'ınkilerle karşılaştırır. Ayrıca  $n$  neslindeki yavru sayısının beklenen değerinin  $(\mathcal{R}_0)^n$  e eşit olduğunu gösterir.

Gerçekten de,  $p_{k,n}$ , 0. nesildeki bir bireyden başlayarak  $n$  nesilde  $k$  yavru olma olasılığı olsun. 1930 tarihli makalesinde Steffensen, kendinden öncekiler gibi,  $n$  nesline göre üreteç fonksiyonun

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

üreteç fonksiyonun  $f_1(x) = f(x)$  ve

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

denklemlerini dağladığını farkeder.  $M_n$ ,  $n$  neslindeki yavru sayısının beklenen değeri olmak üzere,

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

dir. (18.2) formülünün türevi alınırsa

$$f'_n(x) = f'(f_{n-1}(x)) \times f'_{n-1}(x)$$

elde edilir. Bu nedenle

$$M_n = f'_n(1) = f'(f_{n-1}(1)) \times f'_{n-1}(1) = f'(1) \times M_{n-1} = \mathcal{R}_0 \times M_{n-1}$$

dir.  $M_1 = f'_1(1) = f'(1) = \mathcal{R}_0$  olduğundan, tüm  $n$  değerleri için  $M_n = (\mathcal{R}_0)^n$  olur.

Dolayısıyla yavru sayısının beklenen değeri,  $\mathcal{R}_0$  in 1 den büyük ya da küçük olmasına bağlı, geometrik olarak artar ya da azalır. Yavru sayısının beklenen değeri Euler, Malthus vb. tarafından ele alınan nüfus artışının deterministik modellerindeki gibi davranır. Ancak,  $\mathcal{R}_0 > 1$  olduğunda bile, ailenin soyunun tükenmesi için sıfır olmayan bir  $x_\infty$  olasılığı vardır. Bu olasılık deterministik modellerde ortaya çıkmaz.

Steffensen ve selefleri tarafından incelenen stokastik süreç, halen daha gerçekçi birçok nüfus dinamiği modelinin temel unsurudur. Bu problemde Bölüm 20’de son bir kez bahsedeceğiz. Steffensen’e gelince, 1943 yılına kadar Kopenhag Üniversitesi’nde profesör olarak çalışır ve 1961 yılında ölür.

### Daha fazla okuma

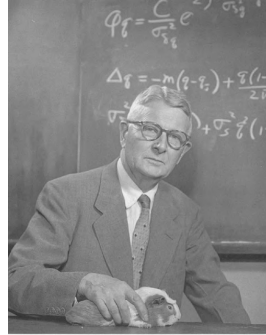
1. Brockmeyer, E., Halstrøm, H.L., Jensen, A.: The life and works of A.K. Erlang. *Trans. Dan. Acad. Techn. Sci.* 2 (1948)
2. Erlang, A.K.: Opgave Nr. 15. *Mat. Tidsskr. B*, 36 (1929) → Guttorp (1995)
3. Guttorp, P.: Three papers on the history of branching processes. *Int. Stat. Rev.* 63, 233–245 (1995) [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*, págs. 328–330. Springer (2001)
5. Nørdlund, N.E.: Johan Frederik Steffensen in memoriam. *Nordisk Mat. Tidsskr.* 10, 105–107 (1962)
6. Ogborn, M.E.: Johan Frederik Steffensen, 1873–1961. *J. R. Stat. Soc. Ser. A* 125, 672–673 (1962)
7. Steffensen, J.F.: Om Sandssynligheden for at Afkommet uddør. *Mat. Tidsskr. B*, 19–23 (1930) → Guttorp (1995)
8. Steffensen, J.F.: Deux problèmes du calcul des probabilités. *Ann. Inst. Henri Poincaré* 3, 319–344 (1933) [archive.numdam.org](http://archive.numdam.org)

## Bölüm 19

### Wright ve rastgele genetik sürüklenme (1931)

1931 yılında Amerikalı biyolog Sewall Wright, popülasyon genetiğinde Hardy-Weinberg yasasında var olan varsayımlara dayanan, ancak popülasyonun sonsuz büyüklükte varsayılmadığı bir stokastik model çalışması yapmıştır. Genotiplerin frekansları artık sabit değildir. İki alelden biri aslında yok olacaktır, ancak belki de çok uzun bir süre sonra. Bu modelin yorumlanması Wright ve Fisher arasında bir tartışma konusu olmaya devam etmiş, ikincisi doğal seçilimin evrimde stokastiklikten daha önemli bir rol oynadığını tahmin etmiştir.

Sewall Wright 1889 yılında Massachusetts'te doğar. Lisans eğitimini babasının ekonomi öğretmenliği yaptığı Illinois'deki küçük bir kolejde tamamlar. Urbana'daki Illinois Üniversitesi'nde biyoloji alanında yüksek lisans yaptıktan ve *Cold Spring Harbor* Laboratuvarı'nda bir yaz okuluna katıldıktan sonra Wright, Harvard Üniversitesi'nde Guinea piglerde kürk renginin kalıtımı üzerine doktora yapar. 1915 ve 1925 yılları arasında Washington'daki Birleşik Devletler Tarım Bakanlığı'nın Hayvancılık Bölümü'nde kobaylarla akrabalı yetiştirme deneyleri üzerinde çalışmaya devam eder. Bu deneyleri analiz etmek için "yol katsayıları metodunu" geliştirir. Daha sonra Chicago Üniversitesi'nde zooloji bölümüne katılır.



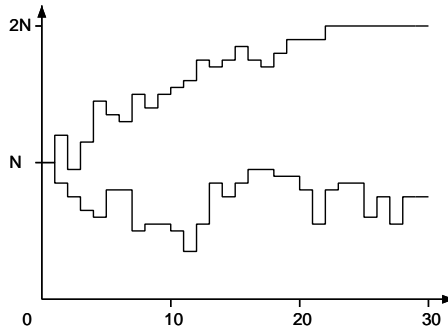
Şekil 19.1:  
Wright (1889–1988)

Fisher'in 1922 tarihli popülasyon genetiği makalesinden (bkz. Bölüm 14) etkilenen Wright, 1925 yılında *Evolution in Mendelian populations* (Men-

*del popülasyonlarında evrim*) başlıklı uzun bir makale yazmış ve bu makale 1931 yılında yayımlanmıştır. Özellikle, Fisher'in 1930 tarihli *The Genetical Theory of Natural Selection (Doğal Seçilimin Genetik Teorisi)* kitabında da dolaylı olarak yer alan matematiksel bir model üzerinde çalışmıştır. Hardy-Weinberg yasasında olduğu gibi, bu model de bir lokus için sadece iki olası alelin  $A$  ve  $a$  olduğu durumu dikkate alır, ancak popülasyonun sonsuz büyüklükte olduğu varsayılmaz. Buradaki amaç, bu varsayımın kaldırılmasının popülasyonun genetik bileşimi üzerinde bir etkisi olup olmadığını görmektir. O halde  $N$  tüm nesillerde aynı olduğu varsayılan toplam birey sayısı olsun. Her bireyin iki aleli olduğundan her nesilde, popülasyonda toplam  $2N$  alel vardır. Model ayrıca çiftleşmenin rastgele gerçekleştiğini varsayar. Eğer  $n$  neslinde  $i$  alel  $A$  ve  $2N - i$  alel  $a$  varsa,  $n + 1$  neslindeki bireyler arasından rastgele seçilen bir alel  $\frac{i}{2N}$  olasılıkla  $A$  ve  $1 - \frac{i}{2N}$  olasılıkla  $a$  olacaktır. Dolayısıyla  $n + 1$  neslindeki  $A$  alellerinin sayısı

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

olasılıkla  $j$  ye eşit olacaktır<sup>1</sup> Burada  $\binom{2N}{j} = \frac{(2N)!}{j!(2N-j)!}$  dir.  $n$  neslindeki  $A$  alellerinin sayısı,  $X_n$ , bir rastgele değişkendir (Şekil 19.2).



Şekil 19.2:  $N = 20$  ve  $X_0 = 10$  ise 30 nesil boyunca  $A$  alellerinin  $X_n$  sayısının değişimini gösteren iki simülasyon.

$X_n = i$  olduğu bilindiğinde  $X_{n+1}$  in beklenen değerinin  $i$  ye eşit olduğu gösterilebilir. Bu da  $A$  alelinin frekansının nesiller boyunca sabit kaldığı Hardy-Weinberg yasasını anımsatır.

<sup>1</sup>Markov zincirlerini kullanan bu formülasyon Malécot'ya (1944) aittir.

Gerçekten de,

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

üreteç fonksiyonu göz önünde bulundurulduğunda  $X_n = i$  olması halinde  $X_{n+1}$  in beklenen değeri

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

dir.

Ancak bu modelde  $0 < i < 2N$  için  $X_0 = i$  başlangıç koşulundan başlayarak  $X_n = 0$  olayının belirli sayıda nesilden sonra şans eseri meydana gelmesi mümkündür. Böyle bir durumda, tüm aleller  $a$  tipinde olacak ve gelecekteki tüm nesillerde  $X_n$  0 a eşit kalacaktır. Benzer durum belirli sayıda nesilden sonra  $X_n = 2N$  ise  $A$  aleli için de gerçekleşecektir. Özetle, Hardy-Weinberg modelinde olduğu gibi popülasyonun sonsuz büyüklükte olduğu varsayıldığında, iki alel de kaybolamaz çünkü frekansları sabit kalır. Fisher-Wright modelinde olduğu gibi popülasyonların sonlu büyüklükte olduğu kabul edilirse, iki alelin frekansları dalgalanır ve alellerden biri kaybolabilir (ve kaybolacaktır).

$X_0 = i$  durumundan başlayarak, popülasyonun  $X = 0$  durumunda sabitlenmesi için  $Q_i$  olasılığı kolayca hesaplanabilir. Gerçekten,  $Q_i$

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

'sınır koşullarını' sağlamalıdır. Üstelik  $p_{i,j} Q_j, X_0 = i$ 'den başlayıp  $X_1 = j$ 'den geçerek  $X = 0$  durumunda sabitlenme olasılığı olduğundan

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

dir.  $\sum_j p_{i,j} = 1$  olduğundan, (19.2) kullanılarak

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

nin (19.3)-(19.4) sisteminin çözümü olduğu görülür. Dolayısıyla,  $N$  büyüklüğündeki bir popülasyonda  $A$  tipindeki  $i$  alelden başlayarak, sistemin yalnızca  $a$  alelini içeren bir popülasyona doğru evrilme olasılığı  $1 - \frac{i}{2N}$  değerine eşittir. Benzer şekilde, yalnızca  $A$  alelini içeren bir popülasyona doğru evrilme olasılığı da  $\frac{i}{2N}$  ye eşittir.

Wright, iki uç durumdan birinde sabitlenmeden önce geçen nesil sayısının  $2N$  nesil mertebesinde olduğunu göstermeyi başarmıştır (Şekil 19.3). Birkaç milyon bireyden oluşan popülasyonlar için bu süre o kadar uzun olacaktır ki, Hardy-Weinberg yasasında olduğu gibi alellerin frekansları neredeyse sabit olarak kabul edilebilir.

Gerçekten de,  $0$  neslindeki popülasyonda  $A$  tipinde  $i_0$  alel olduğunu varsayalım.  $u_i^{(n)}$ ,  $n$  neslindeki popülasyonda  $A$  tipinde  $i$  alel bulunma olasılığı olsun. Bu durumda,  $j = 0, \dots, 2N$  için

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

dir. Daha önce tüm  $0 < i < 2N$  için,  $n \rightarrow +\infty$  durumunda,

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

olduğu görülmüştür. Wright,  $p_{0,j} = p_{2N,j} = 0$  olduğundan, tüm  $i = 1, \dots, 2N - 1$  için  $u_i^{(n)} = v$  ise,  $1 < j < 2N$  için

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

olduğunu fark etmiştir.  $N$  yeterince büyük olduğunda, ardışık olarak kısmi integrasyon uygulanmasıyla

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

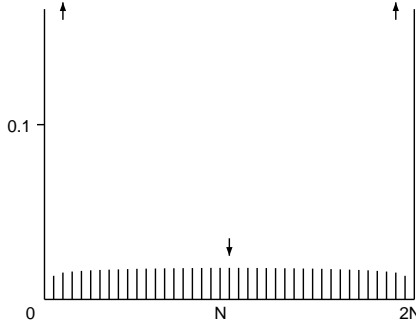
elde edilir. (19.5) ve (19.6) birleştirildiğinde,  $0 < j < 2N$  için

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

dir. Dolayısıyla, tüm  $0 < j < 2N$  için  $u_j^{(n)}$  olasılıkları nesil başına yaklaşık  $1/2N$  oranında azalır. Eğer  $N$  büyükse bu oran çok küçüktür. Örneğin  $N$  milyonlar mertebesindeyse neredeyse hiç azalma olmaz.



Şekil 19.3:  $N = 20$  ve  $X_0 = 10$  ise 30 nesil sonra popülasyonda  $i$  alel  $A$  bulunma olasılığı (yatay ekseninde  $i = 0, \dots, 2N$ ).



Fisher 1922 yılında bu sabitleme oranını  $(1/2N)$  tahmin etmeye çalışmış ancak 2 faktörünü gözden kaçırmıştı. Her halükarda, iki bilim insanı üreyen popülasyonların tipik  $N$  büyüklüğü konusunda anlaşmazlığa düşmüştür. Wright'ın çalışması, evrim teorisi açısından, küçük bir popülasyondaki rastgele genetik sürüklenmenin türlerin kökeni için bir mekanizma olabileceğini öne sürmüştür. Türlerin sınıflandırılması üzerinde çalışan biyologlar, türler veya alt türler arasındaki farklılıkların doğal seçim açısından genellikle belirgin bir açıklaması olmadığını fark etmişlerdir. Bu fikre 1940'lı ve 1950'li yıllarda Fisher ve meslektaşısı E. B. Ford şiddetle karşı çıkmış, her ikisi de rastgele genetik sürüklenmenin doğal seçilime kıyasla ihmal edilebilir olduğunu düşünmüşlerdir. Özellikle Oxford yakınlarındaki küçük bir izole güve popülasyonunda (*Panaxia dominula*) gen frekanslarındaki dalgalanmalar üzerine yaptıkları çalışmaya atıfta bulunmuşlardır. Bu çalışmada incelenen türde belirli bir gen için üç genotip (yaygın homozigot, heterozigot ve nadir homozigot) gözle ayırt edilebilmektedir. Doğal seçim ve rastgele sürüklenmenin etkileri konusundaki bir başka ünlü tartışma da *Cepaea* cinsi salyangozlar üzerinde odaklanmıştır. Daha gerçekçi evrim modelleri artık rastgele sürüklenme, seçim, mutasyon, göç, rastgele olmayan çiftleşme vb. unsurları bir araya getirmektedir. Rastgele sürüklenmenin rolü daha sonra Japon bilim adamı Motoo Kimura tarafından "moleküler evrimin nötr teorisi" ile yeniden vurgulanmıştır. Bir başka gelişme de, genlerin soyunu zaman içinde geriye doğru, tek bir ortak ataya sahip oldukları noktaya kadar izleyen birleşme teorisinin (John Kingman tarafından 1982'de ortaya atılmıştır) geliştirilmesidir.

Wright 1934 yılında Ulusal Bilimler Akademisi üyesi olur. Uzun yıllar Theodosius Dobzhansky ile birlikte Death Valley bölgesindeki doğal sinek popülasyonlarının (*Drosophila pseudoobscura*) genetiği üzerinde çalışır. Chi-

çago Üniversitesi'nden 1955 yılında emekli olur ancak Wisconsin-Madison Üniversitesi'nde profesör olarak beş yıl çalışır. 1968 ve 1978 yılları arasında, çalışmalarını özetleyen *Evolution and the Genetics of Populations (Evrım ve Popülasyonların Genetiği)* isimyle dört cilt halinde yayımlar. 1984'te Balzan Ödülü'nü alır ve 1988'de 98 yaşında ölür.

### Daha fazla okuma

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

## Bölüm 20

### Genlerin yayılımı (1937)

1937 yılında Fisher'ın çalışmasından bağımsız bi şekilde, üç Rus matematikçi, Kolmogorov, Petrovsky ve Piskunov, avantajlı bir genin coğrafi yayılımı için bir kısmi diferansiyel denklem üzerinde çalışırlar ve gen frekansının, genin avantajına ve difüzyon katsayısına bağlı olarak iyi tanımlanmış bir hızda hareket eden bir dalga gibi davrandığını gösterirler. Çalışmaları, reaksiyon-difüzyon denklemleri teorisi için başlangıç noktası olmuştur.

1937 yılında, nüfus dinamiklerindeki mekânsal heterojenlik çalışmalarına yeni bir yaklaşım getiren iki makale yayımlanır. Fisher, *Annals of Eugenics* dergisinde yayımlanan *The wave of advance of advantageous genes (Avantajlı genlerin ilerleme dalgası)* başlıklı ilk makalenin yazarıdır. Bu makalede bir popülasyonda avantajlı bir genin uzamsal yayılımı incelenmiştir. Bu çalışmada, Fisher bir boyuta indirgenmiş bir uzayı gözönüne alır ve  $u(x,t)$  yi  $t$  anında  $x$  noktasında bulunan ve avantajlı gene sahip olan nüfusun oranı olarak adlandırır. Yani  $0 \leq u(x,t) \leq 1$  dir. Doğal seçilimi dahil etmek için, sürekli bir zaman değişkeni ile (14.6) denklemini kullanır:

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

burada  $a$  pozitif bir parametredir. Verilen bir  $x$  değeri için, Verhulst'un lojistik denkleminin (bkz. Bölüm 6)  $u(x,t)$  çözümü,  $t \rightarrow +\infty$  için 1 e yakınsar. Ayrıca Fisher,  $x$  noktasında bulunan ve elverişli gene sahip bir bireyin yavrularının aynı noktada kalmayıp  $x$  komşuluğunda rastgele dağıldığını varsaymış ve fizik ile benzerlik kurarak,  $u(x,t)$  denklemine bir difüzyon terimi eklenmesi gerektiğini ve bunun da

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

kısmi diferansiyel denklemine yol açacağını ileri sürmüştür.  $a$  seçim katsayısı sıfır olduğunda, bu denklem, Fourier tarafından ısı teorisinde tanıtılan ve daha sonra Fick tarafından fiziksel parçacıkların difüzyonu için kullanılan difüzyon denklemine indirgenir. 1904 yılında Ronald Ross, nüfus dinamiklerinde rastgele dağılmayı dikkate almaya başlamıştır. Ross, O zamanlar bir

üreme bölgesinden uzaklık arttıkça sivrisineklerin yoğunluğunun nasıl azaldığını merak ediyordu. Bu sorun Karl Pearson ve Lord Rayleigh'in de dikkatini çekmiştir. 1937 yılına gelindiğinde, difüzyon denklemleri üzerine bilimsel literatür, özellikle de Einstein'in Brown hareketi üzerine yaptığı çalışmalarından sonra önemli ölçüde artmıştır.

Fisher,

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

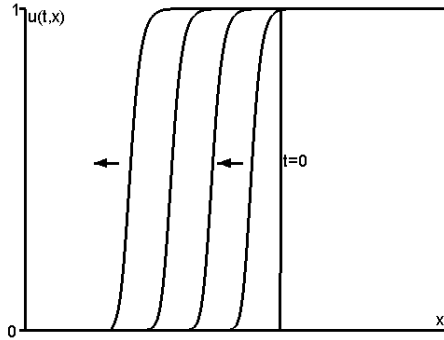
burada  $v \geq v^*$  olması koşuluyla

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

koşullarını sağlayan (20.1) denkleminin  $u(x,t) = U(x+vt)$  biçiminde çözümlerinin var olduğunu göstermiştir. Burada  $v \geq v^*$  olması koşuluyla

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

dir. Bu çözümler, elverişli genin bulunduğu  $u = 1$  denge durumunu, böyle bir genin bulunmadığı  $u = 0$  denge durumuna bağlar ve azalan  $x$  değerleri yönünde  $v$  hızında yayılan dalgaları temsil ederler. Aslında,  $u(x-vT, t+T) = u(x,t)$  dir yani  $t$  anında  $x$  konumunda olan dalganın bir kısmı  $t+T$  anında  $x-vT$  konumuna hareket eder.



Şekil 20.1: Uygun bir genin  $v^*$  hızında sağdan sola doğru yayılması.  $t = 0$  daki gen frekansı  $u(t,x)$  bir adım fonksiyonudur.

Gerçekten de,  $z = x + vt$  dönüşümü yapıldığında  $u(x,t) = U(z)$  ise, bu durumda

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

dır. Eğer  $u$ , (20.1) denklem'inin bir çözümü ise, o halde

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

dır.  $u$  0 a yakın olduğunda, yani  $z \rightarrow -\infty$  olduğunda, Fisher  $U(z) \rightarrow 0$  ve  $U'(z) \rightarrow 0$  olmasını bekler.  $z \rightarrow -\infty$  halinde  $U'(z)/U(z)$  değerinin limiti  $k$  ise, L'Hôpital'in kuralından  $U''(z)/U'(z)$  değeri de  $k$  ya yakınsayacaktır. Dolayısıyla,  $z \rightarrow -\infty$  için

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

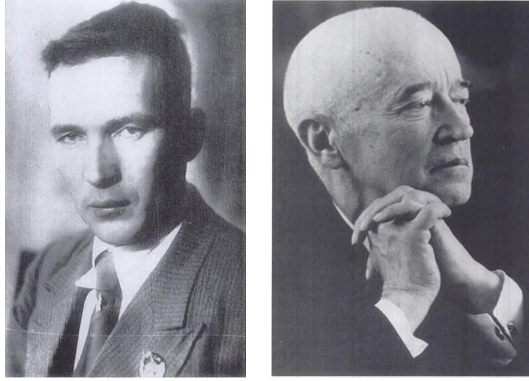
ifadesi de  $k^2$  değerine yakınsar. (20.2) denklemi  $U(z)$  ye bölünüp  $z \rightarrow -\infty$  için limit alınırsa, ikinci dereceden bir  $Dk^2 - vk + a = 0$  denkleminde ulaşılır. Burada  $k$  reel bir sayı alacağından bu denklemin diskriminantı negatif olmamalıdır:  $v^2 - 4aD \geq 0$  veya  $v \geq 2\sqrt{aD} = v^*$ . Dolayısıyla,  $v \geq v^*$ ,  $v$  hızında yayılan bir dalganın varlığı için gerek koşuldur. Aşağıda açıklandığı gibi, aynı zamanda yeter koşuldur.

Fisher, sadece tam olarak  $v^*$  hızında yayılan dalganın geniş bir başlangıç koşulları sınıfı için seçildiğini fark etmiştir (örneğin  $x < 0$  için  $u(x,0) = 0$ ,  $x \geq 0$  için  $u(x,0) = 1$  adım fonksiyonu için). Şekil 20.1'de, bu süreksiz başlangıç koşulunun,  $x$  in azalması yönünde  $v^*$  hızıyla ilerleyen düzgün bir dalgaya nasıl dönüştüğünü gösterilmektedir.

Aynı yıl, 1937'de, Fisher'in çalışmasından bağımsız olarak Andrey Nikolaevich Kolmogorov, Ivan Georgievich Petrovsky ve Nikolay Semenovich Piskunov aynı baskın gen yayılımı problemi üzerinde çalışırlar.

Kolmogorov 1903 yılında Rusya'nın Tambov kentinde doğmuştur. Moskova Devlet Üniversitesi'ndeki matematik eğitimi sırasında trigonometrik seriler üzerine önemli çalışmalar yapar. 1929'da Matematik ve Mekanik Enstitüsü'nde araştırmacı, 1931'de ise profesör olur. Stokastik süreçler ve bunların diferansiyel ve kısmi diferansiyel denklemlerle bağlantısı üzerine çalışır. 1933 yılında olasılık teorisinin modern temellerini atan bir tez yayımlar. Araştırma alanları arasında topoloji, yaklaşım teorisi, Markov zincirleri, Brownian hareketi ve ayrıca biyolojik problemlere uygulamalar vardır. 1935 yılında Hardy, Fisher ve Wright'ın sonuçlarını tartışan genetik üzerine bir ma-

kale ve 1936'da Lotka-Volterra sisteminin genelleştirilmesi üzerine bir makale yayımlar.



Şekil 20.2: Kolmogorov (1903–1987) ve Petrovsky (1901–1973)

Petrovsky 1901 yılında Sevs'k'te doğar. Moskova Devlet Üniversitesi'nde matematik eğitimi alır ve 1933 yılında profesör olur. Ağırlıklı olarak kısmi diferansiyel denklemler teorisi ve reel cebirsel eğrilerin topolojisi üzerine çalışmış, ayrıca adi diferansiyel denklemler ve olasılık teorisi üzerine de bazı makaleler yazmıştır. 1908'de doğan Piskunov, Moskova Devlet Üniversitesi'nin bir başka eski matematik öğrencisidir.

Kolmogorov 1930'larda Moskova'da popülasyon genetiğinin öncülerinden A. S. Serebrovsky ile temaslarda bulunur. O dönemde SSCB'de Mendel genetiğini savunmak, Stalin'i Mendel genetiğinin sadece "burjuva sahte bilimi" olduğuna ikna etmeyi başarmış bir tarım uzmanı olan Lysenko'nun yükselişi nedeniyle giderek tehlikeli hale gelmekteydi. Başlangıçta 1937'de Moskova'da yapılması planlanan Yedinci Uluslararası Genetik Kongresi iptal edilir ve birçok Sovyet genetikçi idam edilir ya da çalışma kamplarına gönderilir.

Kolmogorov, Petrovsky ve Piskunov, 1937 yılında Bulletin of Moscow State University'de yayımlanan *A study of the diffusion equation with increase in the amount of substance and its application to a biological problem (Madde miktarındaki artışla difüzyon denkleminin incelenmesi ve biyolojik bir probleme uygulanması)* başlıklı makalelerinde yine de Mendel genetiğine dayanan matematiksel bir model kullanırlar. Kullandıkları model, aşağıdaki formda bir kısmi diferansiyel denklem ile verilir:

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

burada  $u(x, t)$  yine  $x$  noktasında ve  $t$  anında elverişli genin frekansıdır.  $f(u)$  fonksiyonunun  $f(0) = f(1) = 0$ ;  $0 < u < 1$  ise  $f(u) > 0$ ;  $0 < u \leq 1$  ise  $f'(0) > 0$  ve  $f'(u) < f'(0)$  koşullarını sağladığı varsayılmıştır. Yazarlar, Fisher'inkine benzer bir sonucu daha titiz bir kanıtla gösterirler:  $0 \leq u(x, 0) \leq 1$  koşulunu sağlayan başlangıç koşulu tüm  $x < x_1$  için,  $u(x, 0) = 0$  ve tüm  $x > x_2 \geq x_1$  için  $u(x, 0) = 1$  olacak şekildeyse, gen  $v^* = 2\sqrt{f'(0)D}$  hızında yayılır.

$z = x + vt$  için  $u(x, t) = U(z)$  çözümünü aranarak, (20.2) denkleminin  $vU'(z) = f(U(z)) + DU''(z)$  genellemesi elde edilir. Bu ikinci basamaktan diferansiyel denklem, birinci basamaktan bir diferansiyel denklem sistemi olarak yeniden yazılabilir:

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

$z \rightarrow -\infty$  için  $U(z) \rightarrow 0$  ve  $z \rightarrow +\infty$  için  $U(z) \rightarrow 1$  olduğu hatırlanırsa, (20.4) sisteminin  $(U = 0, p = 0)$  denge noktası yakınında,  $f(U) \approx f'(0)U$  dır. Dolayısıyla (20.4) sisteminin lineer yaklaşımı

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

sistemidir.  $U(z) = U_0 e^{kz}$  ve  $p(z) = p_0 e^{kz}$  biçimindeki üstel çözümleri aramak, Fisher'in makalesinde olduğu gibi

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

karakteristik denklemini verir. Yine  $k$  reel olmalıdır (aksi takdirde  $u$  sınırlı ve negatif değerler alır). Böylece  $v \geq 2\sqrt{f'(0)D} = v^*$  olur. Bu durumda  $k$  için iki kök reel ve pozitifdir. Eğer  $v > v^*$  ise, iki kök farklıdır ve  $(U = 0, p = 0)$  denge noktası kararsız bir düğümdür. Eğer  $v = v^*$  ise, iki kök aynıdır ve  $(U = 0, p = 0)$  Şek. 20.3'de gösterildiği gibi kararsız bir dejenere düğümdür. Benzer şekilde, (20.4) sisteminin  $(U = 1, p = 0)$  denge noktası yakınındaki lineer yaklaşımı

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

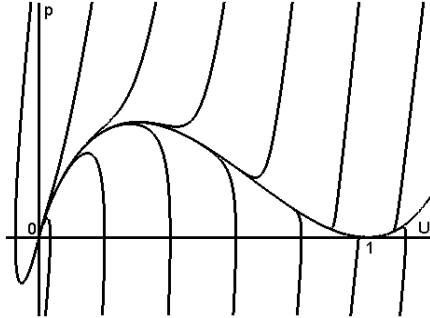
ve karakteristik denklemi  $Dk^2 - vk + f'(1) = 0$  dır.  $f'(1) \leq 0$  olduğundan karakteristik denklemin diskriminantı,  $v^2 - 4Df'(1) \geq 0$  dir. Eğer  $f'(1) < 0$  ise, zıt işaretli iki reel kök vardır ve  $(U = 1, p = 0)$  bir

eyer noktasıdır. Eğer  $f'(1) = 0$  ise, köklerden biri sıfır diğeri pozitifdir (bkz. Şekil 20.3). Detaylı bir analiz aslında tüm  $v \geq 2\sqrt{f'(0)D}$  için (Şekil. 20.3'de verilen özel durumda olduğu gibi)  $(U = 0, p = 0)$  ve  $(U = 1, p = 0)$  denge noktalarını birleştiren tek bir integral eğrisi olduğunu göstermektedir.

Kolmogorov, Petrovsky ve Piskunov (20.3) kısmi diferansiyel denkleminin tüm  $x$  ve  $t > 0$  değerleri için  $0 < u(x,t) \leq 1$ ;  $u(x,t)$ ,  $t = 0$  da  $x$  e göre artan ise her yerde öyledir ve son olarak  $u(x,t)$ ,  $v^*$  hızında ilerleyen bir dalga profiline yakınsar koşullarını sağlayan tek bir  $u(x,t)$  çözümünün olduğunu gösterirler. Kanıtlar burada özetlenemeyecek kadar uzundur.

Fisher tarafından kullanılan  $f(u) = au(1-u)$  fonksiyonu  $f'(0) = a$  ile tüm bu koşulları sağlar. Kolmogorov, Petrovsky ve Piskunov, (14.5) denkleminin esinlenerek, aynı koşulları sağlayan ve aynı yayılma hızını veren  $f(u) = au(1-u)^2$  fonksiyonunu ele alırlar.

Şekil 20.3: (20.5) sisteminin bazı integral eğrilerini ve özellikle yayılan dalganın şeklini veren  $(U = 1, p = 0)$  ile  $(U = 0, p = 0)$  ı birleştiren tek eğriyi gösteren  $(U, p)$  diyagramı. Burada,  $f(u) = au(1-u)^2$ ,  $a = 1$ ,  $D = 1$  ve  $v = v^* = 2$  dir.



Fisher ve Kolmogorov, Petrovsky ve Piskunov'un makaleleri genetik, ekoloji ve epidemiyolojide coğrafi yayımlı birçok matematiksel modelin oluşturulmasında başlangıç noktası olmuştur. Bu modeller "reaksiyon-difüzyon sistemleri" olarak bilinir.

Kolmogorov ise 1938'den itibaren Bienaymé, Galton, Watson, Fisher, Haldane, Erlang ve Steffensen tarafından ele alınan aile isimlerinin yok olması problemi üzerinde çalışmıştır ve tüm bu çalışmalarda ortak olan stokastik süreci "dallanma süreci" olarak adlandırmıştır. 1939 yılında SSCB Bilimler Akademisi üyesi olur. Daha sonra akışkanlar mekaniğinde türbülans sorununa (1941), gök mekaniği ile bağlantılı dinamik sistemler teorisine (1953)



ve bilgi teorisine (1956'dan itibaren) önemli katkılarda bulunur. Ayrıca bir ansiklopedi ile lise ve üniversite ders kitaplarının yazılmasına katkıda bulunmuş, deneysel bir lisenin kurulmasına yardımcı olmuş ve popüler bir bilim dergisinin editörlüğünü yapmıştır. Birçok uluslararası ödül (1962'te Balzan ve 1980'de Wolf ödülleri dahil) alır ve 1987'de Moskova'da ölür.

Petrovsky 1940 yılında Moskova Devlet Üniversitesi Mekanik ve Matematik Fakültesi'nin dekanı olur. 1951'den 1973'teki ölümüne kadar üniversitenin rektörlüğünü yapar. 1946'dan itibaren SSCB Bilimler Akademisi'nin tam üyesidir ve 1966'da Moskova'da düzenlenen Uluslararası Matematikçiler Kongresi'nin başkanlığını yapmıştır. Ayrıca adi diferansiyel denklemler, kısmi diferansiyel denklemler ve integral denklemler üzerine ders kitapları yazmıştır. Piskunov bir askeri akademide profesör olur. Diferansiyel ve integral hesap üzerine yazdığı ders kitabı birçok teknik üniversite tarafından kullanılır. 1977 yılında hayatını kaybetmiştir.

### Daha fazla okuma

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., Petrovsky, 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.* 1:6, 1–26 (1937) → V.M. Tikhomirov (ed.) *Selected Works of A. N. Kolmogorov*, vol. 1, 242–270. Kluwer, Dordrecht (1991). → *I. G. Petrowsky Selected Works*, Part II, 106–132. Gordon and Breach, Amsterdam (1996)
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. American Mathematical Society (2007)
6. Shiryayev, A.N. (ed.): *Selected Works of A. N. Kolmogorov*, vol. 2. Kluwer (1992)
7. Shiryayev, A.N.: Andrei Nikolaevich Kolmogorov (April 25, 1903 to October 20, 1987). In: *Kolmogorov in Perspective*, 1–88. Am. Math. Soc. (2000)

## Bölüm 21

### Leslie matrisi (1945)

1945 yılında İngiliz ekolojist P. H. Leslie, yaş yapısına sahip bir kemirgen popülasyonu için bir matris modeli analiz etmiş ve böylece Lotka'nın çalışmasını ayrıık zamanlı bir çerçeveye uyarlamıştır. Büyüme oranının bir özdeğere ve kararlı yaş yapısının da bir özvektöre karşılık geldiğini vurgulamıştır. Ayrıca kahverengi sıçan için net üreme oranını  $R_0$  sayısal olarak tahmin etmiştir.

Patrick Holt Leslie 1900 yılında İskoçya'da Edinburgh yakınlarında doğar. Oxford Üniversitesi *Christ Church College*'de okur ve 1921'de fizyoloji alanında lisans derecesi alır. Ancak sağlık sorunları nedeniyle tıp eğitimini tamamlayamaz. Birkaç yıl patoloji bölümünde bakteriyoloji asistanı olarak çalıştıktan sonra istatistik alanına yönelir ve 1935 yılında Charles Elton tarafından kurulan yeni bir araştırma merkezi olan Hayvan Nüfusu Bürosu'na katılır. Bu merkezin amacı, saha çalışmaları ve laboratuvar deneyleri yoluyla hayvan popülasyonlarındaki dalgalanmaları incelemektir. Araştırmaların çoğu kemirgenler üzerinde yapılmıştır: Kanada'daki *Hudson's Bay Company* arşivleri kullanılarak tavşan ve avcısı olan vaşağın döngülerinin analizi, İngiltere'de kızıl sincap ve gri sincabın bölgesel genişlemesinin takibi, Oxford civarındaki tarla fareleri üzerine veri toplama vb. Leslie, Lotka tarafından insan demografisi için geliştirilen yöntemleri tarla fareleri verilerine uygulamıştır. İkinci Dünya Savaşı sırasında merkezin araştırmaları silolardaki fare ve sıçanlarla mücadele yöntemleri üzerine yoğunlaşmıştır.

1945 yılında Leslie en ünlü makalesini Galton, Pearson ve Weldon tarafından 1901 yılında kurulmuş olan *Biometrika* dergisinde yayımladı. Makalenin başlığı *On the use of matrices in certain population mathematics* idi. Leslie, bir hayvan popülasyonundaki, örneğin bir sıçan popülasyonundaki (ama insanlar da olabilir), dişi sayısının büyümesine ilişkin bir modeli ele almıştır. Bu modelde, popülasyon  $K + 1$  yaş grubuna bölünmüştür ve  $P_{k,n}$ ,  $n$  anında  $k$  yaşında olan dişilerin sayısını ifade etmektedir ( $k = 0, 1, \dots, K; n = 0, 1, \dots$ ).  $f_k$  değeri ise  $k$  yaşındaki doğurganlık ya da daha açık bir ifadeyle  $n$  ile  $n + 1$  anları arasında dişi başına doğan kız çocuk sayısı olsun. Bu durumda,  $K$  doğurganlığın sıfır olmadığı ( $f_K > 0$ ) maksimum yaştır.  $k$  yaşındaki bir hayvanın en azından  $k + 1$  yaşına kadar hayatta kalma olasılığı  $s_k$  ile gösterildiğinde,



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

popülasyonun yaş yapısı aşağıdaki denklem sistemi ile verilir:

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

Tüm  $f_k$  sayıları negatif olmayandır,  $s_k$  ise  $0 < s_k < 1$  koşulunu sağlamaktadır. On dokuzuncu yüzyılın sonunda ve yirminci yüzyılın başında, matematikçiler bu tür denklem sistemlerini kısaltılmış biçimde yazmayı alışkanlık haline getirmişlerdir:<sup>1</sup>

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

Burada  $P_n$  sütun vektörü,  $(P_{0,n}, \dots, P_{K,n})$ , ve  $M$ ,  $(K+1) \times (K+1)$  tipinde bir kare matristir:

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

Leslie, (21.1) sisteminin zamanın bir fonksiyonu olarak davranışını anlamak için, geometrik olarak artan veya azalan,  $P_n = r^n V$  tipinde bir çözüm arar.  $r$  sayısı ve  $V$  vektörü

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

<sup>1</sup>Yani  $P_{k,n+1} = M_{k,0} P_{0,n} + M_{k,1} P_{1,n} + \dots + M_{k,K} P_{K,n}$  tüm  $k$  için.

eşitliğini sağlamalıdır. Bu durumda  $r$ ,  $M$  matrisinin bir özdeğeri,  $V$  ise bir özvektördür. Başka bir deyişle, problem her zaman adımında  $r$  sabitiyle çarpılan  $V$  yaş dağılımını bulma problemidir. Lotka'nın terminolojisini izlenerek, bu tür dağılımlara kararlıdır denir. Daha alışılmış gösterimlere dönülecek olursa, (21.2) denklemi

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

şeklinde yeniden yazılabilir. Sistemin son  $K$  denkleminde

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

elde edilir. Bu eşitlikleri ilk denkleme yerine koyarak, gerekli sadeleştirmelerden sonra Leslie

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

karakteristik denklemini elde eder. Bu  $r$  değişkenine bağlı, derecesi  $K + 1$  olan bir polinom denklemdir. Dolayısıyla  $K + 1$  tane reel veya karmaşık,  $r_1, \dots, r_{K+1}$ , kökleri vardır. Dahası Leslie, bu polinomun (Descartes'in polinomlar için işaret kuralını kullanarak) sadece bir tane reel pozitif kökü olduğunu fark eder. Bu kök  $r_1$  ile gösterilsin.

Leslie ayrıca, biyolojik olarak gerçekçi koşulların çoğunda (negatif olmayan matrisler için Perron ve Frobenius teorisi kullanılarak kesinleştirilebilir),  $r_1$  özdeğerinin diğer tüm gerçek veya karmaşık özdeğerlerin (bunlara  $r_2, \dots, r_{K+1}$  diyelim) modülünden kesinlikle daha büyük olduğunu öne sürer. Ayrıca, (21.3)'ün tüm kökleri genellikle farklıdır. Her bir  $r_i$  özdeğeri için ona karşılık gelen bir özvektör bulunabilir.  $Q$ , sütunları sırasıyla  $r_1, \dots, r_{K+1}$  özdeğerlerine karşılık gelen özvektörleri içeren,  $K + 1$  boyutlu kare matris olsun, bu durumda,  $D, [r_1, \dots, r_{K+1}]$  köşegen matris olmak üzere  $M = QDQ^{-1}$  ve

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

dir.  $D^n$  nin  $[(r_1)^n, \dots, (r_{K+1})^n]$  köşegen matrisi olduğuna ve  $n \rightarrow +\infty$  durumunda  $i \neq 1$  için  $r_1 > |r_i|$  sağlandığından

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

olduđuna dikkat edilmelidir. Bu nedenle,  $P_n/(r_1)^n$ ,  $Q \mathcal{D} Q^{-1} P_0$  deęerlerine yakınsar.

Yaş yapısı vektörünün her bir bileşeni  $P_n$ ,  $(r_1)^n$  gibi artar veya azalır. Eđer  $r_1 > 1$  ise, nüfus üstel olarak artar. Eđer  $r_1 < 1$  ise üssel olarak azalır. (21.3) denkleminde,  $r_1 > 1$  koşulunun ancak ve ancak

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

olarak tanımlanan  $\mathcal{R}_0$  parametresinin 1 den kesin olarak büyük olması durumunda sağlandığı görülür. Burada  $s_0 s_1 \cdots s_{k-1}$ , en az  $k$  yaşına kadar hayatta kalma olasılığıdır. Dolayısıyla  $\mathcal{R}_0$  parametresi, bir dişinin hayatı boyunca doğan ortalama kız çocuk sayısıdır ve (10.2), (12.2) ve (16.9) formüllerine benzerdir. Mevcut model Lotka'nın çalışmasının (bkz. Bölüm 10) bir tür ayrık zamanlı analogu ve Euler'in çalışmasının (bkz. Bölüm 3) yaşa bađlı doğurganlıkları içeren bir genellemesidir.

Leslie, yöntemini Amerikalı bir meslektaşının kahverengi sıçan için doğurganlık ve hayatta kalma katsayıları  $f_k$  ve  $s_k$  ile ilgili yayımladığı verileri kullanarak göstermiştir. Verileri makul bir şekilde tamamlamak için birkaç istatistiksel işlemden sonra  $\mathcal{R}_0 \approx 26$  sonucunu elde etmiştir.

Leslie'nin popülasyon dinamiđi problemlerinin matris formülasyonu günümüzde birçok biyolog tarafından kullanılmaktadır. Hesaplamalar, herhangi bir matrisin özdeęerlerini ve özvektörlerini hesaplayabilen modern bilgisayarlar ve bilimsel yazılımlar sayesinde büyük ölçüde basitleştirilmiştir. Hem  $\mathcal{R}_0$  parametresi hem de  $r_1$  büyüme oranı kolayca hesaplanabilir.

İkinci Dünya Savaşı'ndan sonra Leslie, yöntemini kuşlar, böcekler vb. diđer hayvan türlerinin büyüme oranını hesaplamak için kullanmıştır. Ayrıca stokastik modeller, türler arası rekabet modelleri ve yakalama-tekrar yakalama verilerinin analizi üzerinde çalışmıştır. 1967 yılında emekli olur. Aynı yıl Charles Elton da emekli olunca Hayvan Nüfusu Bürosu bađımsız bir araştırma merkezi olmaktan çıkar ve Oxford Üniversitesi Zooloji Bölümü'nün bir parçası haline gelir. Leslie 1972 yılında hayatını kaybeder.

## Daha fazla okuma

1. Crowcroft, P.: *Elton's Ecologists, A History of the Bureau of Animal Population*. University of Chicago Press (1991)
2. İsimli: Dr P. H. Leslie. *Nature* 239, 477–478 (1972)
3. Leslie, P.H.: On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33, 213–245 (1945)

## Bölüm 22

### Perkolasyon ve salgın hastalıklar (1957)

1957’de Hammersley ve Broadbent, iki komşu düğümün belirli bir olasılıkla birbirine bağlandığı sonsuz bir düzenli kare ağda bir “akışkanın” yayılmasını ele aldı. Olası örnekler arasında, bir meyve bahçesinde bir salgının yayılmasından bahsettiler. Altında hiçbir büyük salgının meydana gelemeyeceği ve üstünde büyük salgınların pozitif bir olasılıkla meydana geldiği kritik bir olasılık olduğunu gösterdiler. Makaleleri perkolasyon teorisinin başlangıç noktası olmuştur.

John Michael Hammersley 1920 yılında babasının çelik ihraç eden bir Amerikan şirketinde çalıştığı İskoçya’da doğdu. Cambridge Üniversitesi Emmanuel Koleji’nde okumaya başladı, ancak 1940 yılında orduya katılmak zorunda kaldı. Topçuluk için hesaplamaların geliştirilmesinde çalıştı. Eğitimi 1948’de bitirdikten sonra Oxford Üniversitesi’nde deneylerin tasarımı ve analizi üzerine çalışan grupta asistan oldu. 1955 yılında Oxford yakınlarındaki Harwell’de bulunan Atom Enerjisi Araştırma Kuruluşuna katıldı.



Şekil 22.1:  
Hammersley (1920–2004)

Simon Ralph Broadbent 1928 yılında doğdu. Cambridge’de mühendislik, Oxford’daki *Magdalen College*’de matematik okudu (aynı zamanda şiir yazıyordu) ve Londra’daki *Imperial College*’de “Tekdüze dağılımdan ayrılmanın bazı testleri” üzerine istatistik doktorasına başladı. Doktorası sırasında kömür üretimiyle ilgili olabilecek istatistiksel sorunları araştırmak için İngiliz Kömür Kullanımı Araştırma Derneği’nden destek aldı.

1954 yılında Londra'daki *Royal Statistical Society*'de Atom Enerjisi Araştırma Kuruluşu'nun desteğinde Monte Carlo yöntemleri üzerine bir sempozyum düzenlendi. 1940'larda John von Neumann, Stanislaw Ulam ve Nicholas Metropolis tarafından Los Alamos Laboratuvarı'nda başlatılan bu yöntemler, bilinmeyen matematiksel büyüklükleri tahmin etmek için stokastik bilgisayar simülasyonlarını kullanır. Hammersley Londra'daki sempozyumda Harwell'den meslektaşı Morton ile birlikte hazırladığı bir bildiri sundu. Bildiri aynı zamanda *Journal of the Royal Statistical Society* dergisinde de yayınlandı. Sempozyumdaki sunumu izleyen tartışma sırasında Broadbent, bir Monte Carlo yöntemi kullanılarak çalışılabilecek ilginç bir problemden bahsetti: iki veya üç boyutlu düzenli bir gözenek ağı göz önüne alındığında, iki komşu gözenek  $p$  olasılığı ile birbirine bağlıysa, bu gözeneklerden birinden bir gaz verildiğinde ağın ne kadarı gaz ile dolacaktır? Broadbent aslında kömür madencileri için gaz maskelerinin tasarımı ve özellikle de bunların çalışması için gerekli olan gözeneklerin boyutu hakkında düşünüyordu.

Hammersley daha sonra Broadbent ile birlikte bu gaz maskesi problemi üzerinde çalışmaya başladı. Bunun henüz üzerinde çalışılmamış bir problem ailesinin prototipi olduğunu fark ettiler: rastgele bir ortamda (anlamı bağlama göre değişen) bir "akışkanın" deterministik yayılımı. Hammersley, bir cezvede olanlara benzeterek buna "perkolasyon" adını verdi. Hammersley, Atom Enerjisi Araştırma Kurumu'nda, Monte Carlo yöntemlerini perkolasyon problemleri üzerinde test etmek için zamanının en güçlü bilgisayarlarından bazılarını da erişebiliyordu.

Broadbent ve Hammersley nihayet 1957 yılında perkolasyonun matematiksel kuramı üzerine ilk makaleyi yayınladılar. Ele aldıkları örneklerden biri, bir meyve bahçesinde bir salgının yayılması gibi bir nüfus dinamiği modeliydi. Çok büyük bir meyve bahçesindeki ağaçların kare bir ağın düğüm noktalarına yerleştirildiği varsayılır. Belirli bir enfekte ağacın en yakın dört ağacından her birinin de enfekte olma olasılığı  $p$ 'dir. Buradaki soru, çok sayıda ağacın enfekte olup olmayacağı ya da salgının lokalize kalıp kalmayacağıdır. Bu elbette  $p$  olasılığına bağlıdır ve bu da ağaçları ayıran mesafeye, yani ağ örgüsünün genişliğiyle bağlantılıdır.

Broadbent ve Hammersley, meyve bahçesinin sonsuz olduğu ve tüm düzlemi kapsadığı, başlangıçta sadece bir enfekte ağacın bulunduğu limit durumunu incelemiştir. Bu kaynaktan sonsuz sayıda ağacın enfekte olma olasılığı  $f(p)$  olsun.  $f(p)$ 'nin  $p$ 'nin artan bir fonksiyonu olması ve  $f(0) = 0$  ve  $f(1) = 1$  olması beklenir. Elde ettikleri temel sonuç,  $0 < p^* < 1$  aralığında kritik bir  $p^*$  olasılığı olduğudur, öyle ki

- eğer  $p < p^*$  ise,  $f(p) = 0$  olduğundan sadece sonlu sayıda ağaç enfekte olur;

- eğer  $p > p^*$  ise,  $f(p) > 0$  olur ve sonsuz sayıda ağaç enfekte olabilir.

Kanıt, enfeksiyon kaynağından başlayarak düzlemde “kendisiyle kesişmeyen gezintilerin” sayısı ile bir karşılaştırmayı içerir. Bu gezintiler, herhangi bir ağacı birden fazla ziyaret etmeden belirli sayıda komşu ağaçtan geçer (her ağacın dört komşusu olduğunu hatırlayalım). Kendisiyle kesişmeyen  $n$  adımlı bir gezinti  $p^n$  olasılıklı bir enfeksiyon yoludur, çünkü enfeksiyon ziyaret edilen her ağaçtan bir sonrakine  $p$  olasılıkla bulaşabilir. Şimdi  $q(j, n)$ ,  $n$  adımlı kendisiyle kesişmeyen gezintiler arasında, tam olarak  $j$  tane enfeksiyon yolu olan gezinti bulunma olasılığı olsun. Eğer sonsuz sayıda enfekte ağaç varsa, o zaman her  $n$  tamsayısı için, enfeksiyon yolu olan  $n$  adımlı en az bir gezinti vardır. Öyleyse her  $n$  için

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

olur. Ancak  $\sum_{j=1}^{+\infty} j q(j, n)$ , enfeksiyon yolları olan  $n$  adımlı kendisiyle kesişmeyen gezintilerin beklenen sayısıdır. Bu sayı  $p^n s(n)$  değerine eşittir; burada  $s(n)$ ,  $n$  adımlı kendisiyle kesişmeyen gezintilerin toplam sayısıdır. Hammersley, ayrı bir makalede,  $n \rightarrow +\infty$  durumunda  $s(n)$ 'nin  $e^{\kappa n}$  şeklinde büyüdüğünü gösterdi; burada  $\kappa$  bağlayıcı sabit olarak adlandırılır. Eğer  $p < e^{-\kappa}$  ise,  $n \rightarrow +\infty$  durumunda  $p^n s(n) \rightarrow 0$ 'a yakınsar ve  $f(p) = 0$  olur. Dolayısıyla  $p^* \geq e^{-\kappa} > 0$  olur.

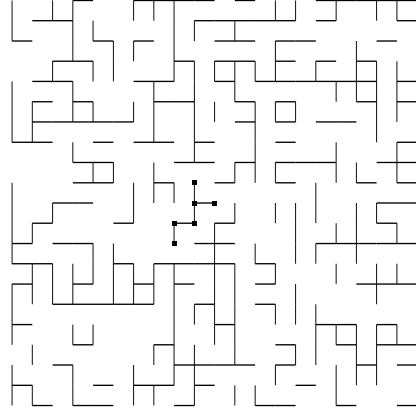
Bu nedenle pratikte, bir salgın durumunda  $p$  değerini  $p^*$  değerinin altında tutmak için ağaçların birbirine çok yakın olmaması daha iyidir. Ancak ağaçlar ne kadar yakın olursa hektar başına üretim de o kadar yüksek olur. Bir uzlaşma yolu bulunmalıdır.

Broadbent ve Hammersley'in fark ettiği gibi, perkolasyon süreçlerinde kritik bir olasılığın varlığı ile dallanma süreçlerinde bir eşliğin varlığı arasında belirli bir benzerlik vardır (bkz. bölüm 7).

Kritik olasılık  $p^*$  sayısal olarak hesaplanmaya çalışılabilir. Bu amaçla,  $p$  için bir değer belirlenip, sonsuz ağ yerine ( $N$  yeterince büyük olacak şekilde)  $N \times N$  boyutunda sonlu bir kare ağ ile yaklaşık hesap yapılabilir. Örneğin ağın ortasındaki ağacın enfekte olduğunu varsayalım. Bilgisayarda hangi ağaçların diğer ağaçları enfekte edebileceği rastgele seçilebilir. Şekil 22.2 ve şekil 22.3, bir ağda olduğu gibi kenarlar üzerinden rastgele seçilen enfeksiyon yollarını göstermektedir. Şekil 22.2'de  $p < p^*$ , şekil 22.3'de ise  $p > p^*$ 'dir. Hangi ağaçların enfekte olabileceği, merkezdeki enfekte ağaçtan başlayan bir



kenarlar dizisi ile ulaşılabilecek ağaçlar şeklinde kolayca belirlenebilir. Bunlar şekillerde küçük siyah karelerle işaretlenmiştir.

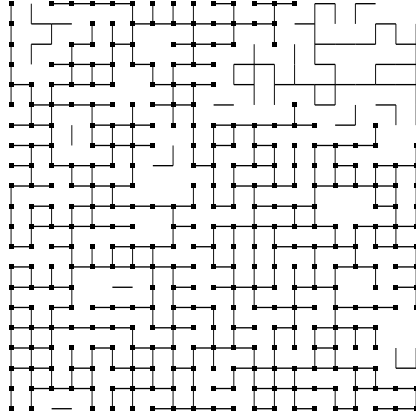


Şekil 22.2:  $p = 0,4$  durumunda perkolasyon.

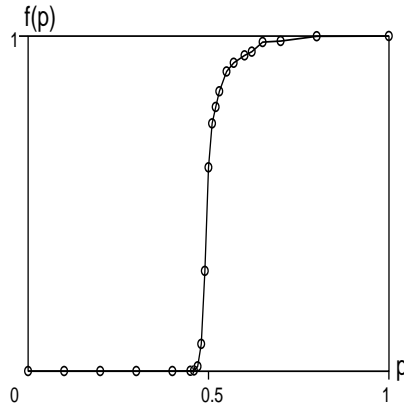
Daha sonra salgının en azından  $N \times N$  ağının sınırına ulaşip ulaşmadığı kontrol edilebilir. Eğer durum böyleyse ve  $N$  yeterince büyükse, enfekte ağaç sayısının “neredeysse sonsuz” olduğu düşünülebilir. Bu tür bir simülasyonu birçok kez tekrarlayarak, enfekte ağaç sayısının sonsuz olduğuna dair  $f(p)$  olasılığının yaklaşık bir değeri bulunabilir (bu Monte Carlo yöntemidir). Son olarak,  $p$  değerinin 0 ile 1 arasında değişmesine izin vererek,  $p > p^*$  ise  $f(p) > 0$  olacak şekilde en küçük değer olan  $p^*$  eşliğinin yaklaşık bir değeri elde edilebilir.

Broadbent ve Hammersley’in makalesi sadece  $p^*$  eşliğinin varlığının ispatını içeriyordu. Sonraki yıllarda Hammersley perkolasyonun matematiksel kuramını geliştirmeye devam ederken Broadbent başka konulara yöneldi. 1970’lerde bilgisayarların gelişmesiyle yukarıda anlatılan simülasyonları çalıştırmak daha kolay hale geldi (şekil 22.4). Daha sonra  $p^* = 1/2$  olduğu öne sürüldü; bu sonuç nihayet 1980 yılında Cornell Üniversitesi’nden Harry Kesten tarafından kanıtlandı.

Hammersley 1959 ve 1969 yılları arasında Oxford Üniversitesi Ekonomi ve İstatistik Enstitüsü’nde çalıştı. *Trinity College*’da öğretim üyesi oldu. 1964 yılında David Handscomb ile birlikte *Monte Carlo Yöntemleri* başlıklı bir kitap yayınladı. 1976’da *Royal Society*’ye seçildi. 1987’de emekli oldu ancak



Şekil 22.3:  $p = 0,55$  durumunda perkolasyon.



Şekil 22.4: Sonsuz sayıda ağacın  $p$ 'nin bir fonksiyonu olarak enfekte olma olasılığı  $f(p)$ . Eğri,  $200 \times 200$  ağ üzerinde 1.000 simülasyon çalıştırılarak elde edilmiştir.

Oxford Endüstriyel ve Uygulamalı Matematik Merkezi'ni ziyaret etmeye devam etti. 2004 yılında vefat etti.

Broadbent doktorasını 1957 yılında *Imperial College*'da tamamladı. Bir sanayi şirketi olan Birleşik Cam Şişe Üreticileri'nde iş buldu. Sanayide on yıl çalıştıktan sonra bilimsel okur araştırmaları yapan *London Press Exchange* adlı bir haber ajansında çalışmaya başladı. Ajans 1969 yılında bir Amerikan reklam şirketi olan *Leo Burnett* tarafından satın alındı. Broadbent, reklamın etkinliğinin nasıl ölçüleceği üzerine çalıştı ve bu konuda birkaç kitap yayınladı: Bunlar *Reklam Parası Harcamak* (1975), *Reklam Bütçesi* (1989), *Hesap Verebilir Reklamcılık* (1997) ve *Ne Zaman Reklam Yapmalı* (1999). 1980 yılında Reklam Etkinliği Ödülleri'nin başlatılmasına yardımcı oldu. *Leo Burnett*'in Chicago'daki merkez ofisinde marka ekonomisi direktörü olarak birkaç yıl geçirdi. Ayrıca *BrandCon Limited* adlı kendi danışmanlık şirketini yönetti. 2002 yılında vefat etti.

### Daha fazla okuma

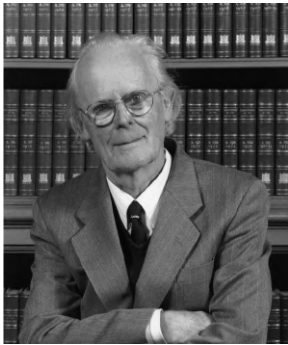
1. Grimmett, G., Welsh, D.: John Michael Hammersley. *Biogr. Mem. Fellows R. Soc.* 53, 163–183 (2007)
2. Broadbent, S.R.: Discussion on symposium on Monte Carlo methods. *J. R. Stat. Soc. B* 16, 68 (1954)
3. Broadbent, S.R., Hammersley, J.M.: Percolation processes I: Crystals and mazes. *Proc. Camb.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

## Bölüm 23

### Oyun teorisi ve evrim (1973)

1973 yılında Maynard Smith ve Price, hayvanların tür içi çatışmalarda neden en tehlikeli silahlarını kullanmaktan kaçındıklarını analiz eden bir makale yayınladı. Onların modeli oyun teorisini kullanıyordu ve bu matematiksel teorinin evrimsel problemlere uygulanmasını başlatanlardan biriydi.

John Maynard Smith 1920 yılında Londra’da doğdu. Cerrah olan babası o sekiz yaşındayken öldü. Maynard Smith Eton Koleji’nde okudu ve Cambridge Üniversitesi Trinity Koleji’nde mühendislik çalışmalarına yöneldi. Daha sonra Büyük Britanya Komünist Partisi’ne üye oldu. 1939 yılında savaş patlak verdiğinde gönüllü olarak orduya katılmaya çalıştı ancak gözlerinin iyi görmemesi nedeniyle reddedildi. Mühendislik eğitimini tamamladı ve birkaç yıl askeri uçak tasarımı üzerine çalıştı. Sonunda biyolojiye yönelmeye karar verdi ve Londra’daki *University College*’da Haldane’in danışmanlığında genetik okudu. 1952’de zooloji alanında öğretim görevlisi oldu. Macaristan’daki 1956 olaylarından sonra Komünist Parti’den ayrıldı. İlk kitabı olan *Evrin Teorisi* 1958 yılında yayımlandı. 1965 yılında yeni kurulan Sussex Üniversitesi’nde biyoloji profesörü oldu. Daha sonra iki kitap daha yayınladı: *Biyolojide Matematiksel Fikirler* (1968) ve *Evrin Üzerine* (1972).



Şekil 23.1: Maynard Smith (1920–2004) ve Price (1922–1975)

George R. Price 1922 yılında ABD’de doğdu. Chicago Üniversitesi’nde kimya okudu ve atom bombasının yapımında Manhattan Projesi’nde çalıştıktan sonra 1946’da doktora derecesini aldı. 1950 yılında Minnesota Üniversitesi’nde tıp alanında yardımcı araştırmacı oldu. Daha sonra IBM’de araştırmaya dönmeden önce çeşitli dergilerde bağımsız gazeteci olarak çalıştı. 1967 yılında tiroid kanseri tedavisi gördükten sonra İngiltere’ye yerleşti ve tamamen farklı bir konu üzerinde çalışmaya başladı: evrimsel biyoloji. 1968’den itibaren Londra’da *University College Galton Laboratuvarı*’nda çalıştı. Bu yeni alandaki ilk makalesi olan *Seçilim ve kovaryans*, W.D. Hamilton’ın yardımıyla *Nature* dergisinin 1970 tarihli bir sayısında yayımlandı ve günümüzde Price denklemi olarak adlandırılan denklemi içeriyordu.

Price ayrıca *Nature* dergisine bu kez hayvan çatışmaları üzerine bir makale daha gönderdi. Ancak bu dergi için doğru formata sahip değildi. Makalenin hakemliğini yapan Maynard Smith daha kısa bir versiyon hazırlamayı önerdi. Price başka bir şey üzerinde çalışmaya başlarken Maynard Smith de Price’ın fikrini kendi başına geliştirmeye başladı. Sonunda Maynard Smith ve Price, 1973 yılında *Nature* dergisinde yayınlanan *Hayvan Çatışmasının Mantığı* başlıklı ortak bir makale yayınladılar. Makale, oyun kuramının evrimsel biyolojide kullanılmasına ilginç bir katkı sağladı. Bundan önce oyun kuramı, özellikle John von Neumann ve Oskar Morgenstern’in 1944 tarihli *Oyun Kuramı ve Ekonomik Davranış* adlı kitabından sonra, esas olarak ekonomi ve politika için geliştirilmişti. Maynard Smith ve Price’ın çıkış noktası şu soruydu: Nasıl oluyor da aynı türden hayvanlar arasındaki çatışmalarda, ellerindeki “silahlar” (boynuzlar, pençeler, zehir vb.) nadiren öldürmek için kullanılıyor? Darwin’in yaşam mücadelesi hakkındaki fikirlerini takiben, daha saldırgan hayvanlar daha fazla mücadele kazanmalı ve daha fazla sayıda yavruya sahip olmalı, bu da “silahların” kullanımında bir artışa yol açmalıdır. O dönemin Soğuk Savaş dönemi olduğuna dikkat edelim, dolayısıyla konunun siyasi bir yönü de vardı.

Maynard Smith ve Price, iki hayvanın bir kaynak için, örneğin elverişli bir doğal ortamdaki bir bölge için rekabete girebileceği bir dizi oyun hayal ettiler. Maynard Smith’in 1982 tarihli *Evrimsel ve Oyunlar Kuramı* kitabında kullanacağı basitleştirilmiş sunumda, her hayvan ya “şahin stratejisi” ya da “güvercin stratejisi” benimser. Aşağıda basitleştirmek için şahinler ve güvercinlerden bahsediyoruz, ancak aynı türden hayvanlar tarafından benimsenen stratejileri kastediyoruz.  $V > 0$  kaynağın değeri olsun: yani  $R_0$  bir hayvanın normal ortalama yavru sayısı ise, rekabeti kazananın ortalama  $R_0 + V$  yavruya sahip olduğunu düşünelim.

Eğer bir şahin başka bir şahinle karşılaşır, kaynak için savaşır: kazanan  $V$  değerindeki kaynağı alır, kaybeden ise  $C > 0$  değerinde bir “maliyete”

katlanır. İki şahinin her birinin rekabeti kazanma olasılığı  $1/2$ 'ye eşittir ve kaybetme olasılığı da aynıdır. Dolayısıyla iki şahin arasındaki mücadeleden beklenen kazanç iki rakip için  $\frac{1}{2}(V - C)$ 'dir. Bununla birlikte, bir şahin bir güvercinle karşılaşarsa, şahin  $V$  kaynağını alır, güvercin savaşımadan kaçır ve maliyet 0 olur. Son olarak, iki güvercin karşılaşarsa, biri  $V$  kaynağını alır, diğeri savaşımadan ve hiçbir maliyet olmadan kaçır. Her iki güvercinin de kazanma olasılığı  $1/2$  olduğundan, iki güvercin karşılaştığında beklenen kazanç  $V/2$  olur. Kazançlar Tablo 23.1'deki gibi özetlenebilir.

Tablo 23.1: Şahin-güvercin oyununun beklenen getirileri.

	bir şahine karşı	bir güvercine karşı
bir şahinin kazancı	$\frac{1}{2}(V - C)$	$V$
bir güvercinin kazancı	$0$	$V/2$

Daha genel olarak, 1 ve 2 olarak adlandırılan iki stratejiden birini benimseyebilen bireyler arasında, beklenen kazançlar matrisi  $(G_{i,j})_{1 \leq i,j \leq 2}$  olan kavgalar düşünülebilir. Yukarıdaki örnekte şahinler strateji 1'i, güvercinler ise strateji 2'yi takip etmektedir, ve  $G_{1,1} = \frac{1}{2}(V - C)$ ,  $G_{1,2} = V$ ,  $G_{2,1} = 0$  ve  $G_{2,2} = V/2$ 'dir. Aslında Maynard Smith ve Price, 1973 tarihli orijinal makalelerinde ikiden fazla olası stratejiyi test etmek için bilgisayar simülasyonları kullanmışlardı (bunlara “şahin”, “fare”, “zorba”, “öç alıcı” ve “prober-öç alıcı” adı verilmişti).

Şimdi,  $n$  neslinde  $x_n$  oranında şahin ve  $1 - x_n$  oranında güvercin bulunan aynı türden büyük bir hayvan popülasyonu hayal edin. Şahinlerin  $n$  neslinde ortalama yavru sayısı şu kadardır:

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

Benzer şekilde, güvercinlerin ortalama yavru sayısı:

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

Dolayısıyla tüm popülasyondaki ortalama yavru sayısı şöyledir:

$$R(n) = x_n R_1(n) + (1 - x_n) R_2(n).$$

Eşeyli üremeye bağlı olası incelikleri bir kenara bırakırsak, bir sonraki nesildeki şahin oranının şu şekilde olduğunu görürüz:

$$x_{n+1} = x_n R_1(n) / R(n). \quad (23.3)$$

Dolayısıyla,  $R_1(n) > R(n)$  ise  $x_{n+1} > x_n$ , ve  $R_1(n) < R(n)$  ise  $x_{n+1} < x_n$  olur. Üç olası denge durumu vardır:  $x = 0$ ,  $x = 1$  ve

$$x^* = \frac{G_{1,2} - G_{2,2}}{G_{2,1} - G_{1,1} + G_{1,2} - G_{2,2}},$$

$0 < x^* < 1$  olması koşuluyla. Şahin-güvercin oyununda,  $V < C$  olması koşuluyla  $x^* = V/C < 1$ 'dir.

Aslında,  $x = 0$  (23.3)'ün bariz bir denge durumudur. Eğer  $x \neq 0$  başka bir denge durumu ise, o zaman  $R_1 = R = xR_1 + (1-x)R_2$ 'dir. Yani ya  $x = 1$  ya da  $R_1 = R_2$  olmalıdır. İkinci olasılık  $xG_{1,1} + (1-x)G_{1,2} = xG_{2,1} + (1-x)G_{2,2}$  ile eşdeğerdir ve bu da  $x^*$  denge durumunu verir.

$x = 1$  denge durumu, bireylerin %100'ünün strateji 1'i izlediği bir popülasyona karşılık gelir. Bu durum, strateji 2'yi izleyen birkaç birey tarafından işgal edilemiyorsa karardır. (23.3) denkleminde, bu koşulun 1'e yeterince yakın tüm  $x_n$  değerleri için  $R_1(n) > R(n)$  olmasına eşdeğer olduğunu görüyoruz.  $R(n) = x_n R_1(n) + (1-x_n) R_2(n)$  olduğundan, 1'e yeterince yakın her  $x_n$  için  $R_1(n) > R_2(n)$  olması koşulu elde edilir.  $R_1$  ve  $R_2$ 'nin (23.1)–(23.2) ifadelerine baktığımızda,  $x = 1$ 'in ancak ve ancak aşağıdaki iki koşuldan biri sağlandığında kararlı olduğu sonucuna varırız:

- $G_{1,1} > G_{2,1}$ ;
- $G_{1,1} = G_{2,1}$  ve  $G_{1,2} > G_{2,2}$ .

Bu durumda strateji 1'e *evrimsel olarak kararlı bir strateji* denir. Şahin-güvercin oyununda,  $G_{1,2} > G_{2,2}$  koşulu her zaman doğrudur. Dolayısıyla şahin stratejisi ancak ve ancak  $G_{1,1} \geq G_{2,1}$  ise, yani  $V \geq C$  ise evrimsel olarak karardır.

$x = 0$  denge noktası, tüm bireylerin strateji 2'yi izlediği bir popülasyona karşılık gelir. 1 ve 2 indekslerini değiştirirsek bu durum bir öncekiyle simetrik. Şahin-güvercin oyununda  $G_{1,2} = V > G_{2,2} = V/2$  olduğundan  $x = 0$  denge durumu her zaman kararsızdır. Güvercin popülasyonuna az sayıda şahin eklenmesi, şahinlerin giderek artan bir istilasına yol açacaktır.

Benzer şekilde,  $0 < x^* < 1$  olması koşuluyla, üçüncü denge durumu  $x^*$ 'in her zaman kararlı olduğu gösterilebilir. Şahin-güvercin oyununda,  $x^* = V/C$  hem şahinler hem de güvercinlerden oluşan karma bir popülasyona karşılık gelir.

Sonuç olarak, şahin-güvercin oyununda iki durum vardır. Eğer  $V \geq C$  ise, yani kaynağın değeri olası maliyetten büyükse,  $0 < x(0) < 1$  olmak üzere  $x(0)$

başlangıç koşulu ne olursa olsun, popülasyon şahinlerin olduğu ancak güvercinlerin olmadığı bir denge durumuna yakınsar. Bu durumda şahin stratejisi evrimsel olarak istikrarlı bir stratejidir. Buna karşılık,  $V < C$  ise, popülasyon  $x^*$  oranında şahin ve  $1 - x^*$  oranında güvercin içeren karma bir denge durumuna yakınsar. Dolayısıyla model,  $V < C$  olduğunda daha az saldırgan davranışlara sahip bireylerin nasıl olup da hayatta kalabildiğine dair bir açıklama getirmektedir. Ayrıca  $x^* = V/C$  formülü, kaybedenler için  $C$  maliyeti ne kadar yüksekse, popülasyondaki şahin oranı  $x^*$ 'in o kadar küçük olduğunu göstermektedir. Bu nedenle en tehlikeli “silahlara” sahip türler bunları nadiren tür içi kavgalarda kullanırlar: rakip hayvanların birbirlerini etkilemeye çalıştıkları ancak yaralanmalara neden olabilecek gerçek kavgalardan kaçındıkları zararsız törensel kavgaları tercih ederler.

Maynard Smith ve Price'ın 1973 tarihli orijinal makalesi, evrimsel olarak istikrarlı strateji kavramını tartışmış ve farklı stratejilerin getirilerini kaydederek hayvan yarışmalarının bilgisayar simülasyonlarını kullanmıştır. (23.3) gibi dinamik denklemlerin kullanıldığı yaklaşım daha sonra, özellikle Taylor ve Jonker tarafından geliştirilmiştir. O zamandan beri birçok yazar oyun kuramındaki fikirleri evrimsel biyolojideki sorulara uygulamış ya da tersine dinamik evrimsel yaklaşımları oyun kuramındaki daha klasik sorunlara uygulamıştır. Hayvan çatışmaları ile ilgili soruların yanı sıra, ebeveyn yatırımı veya cinsiyet oranı (doğumdaki erkek ve dişi sayısı arasındaki oran) sorunları örnek olarak verilebilir; bu sonuncusu 1884'te Carl Düsing ve 1930'da Ronald Fisher tarafından *Doğal Seçilimin Genetik Kuramı* adlı kitabında incelenmiştir. Diğer bazı modeller ise “mahkumun ikilemi” ya da “taş-kağıt-makas” oyununun dinamik yönlerine odaklanmaktadır. Evrimsel olarak istikrarlı strateji kavramının oyun kuramındaki Nash dengesi kavramıyla yakından ilişkili olduğu da fark edilmiştir.

İkna olmuş bir ateist olan Price, 1970 yılında mistik bir deneyim yaşadı ve Hıristiyan inancına geçti. Araştırmalarını 1974'te bıraktı çünkü “yaptığı kuramsal matematiksel genetiğin insan sorunlarıyla çok ilgili olmadığını” düşünüyordu. Tüm eşyalarını evsiz insanlara verdi ve birkaç ay sonra intihar etti.

Maynard Smith ise bu düşünce çizgisini sürdürdü ve 1977'de *Royal Society*'ye seçildi. Birçok kitap yayınladı: *Ekolojide Modeller* (1974), *Cinsiyetin Evrimi* (1978), *Evrimsel ve Oyunlar Kuramı* (1982), *Biyolojinin Sorunları* (1986), *Darwin Doğru mu Anladı?* (1988) ve *Evrimsel Genetik* (1989). Ayrıca E. Szathmáry ile birlikte *Evrimde Başlıca Geçişler* (1995) ve *Yaşamın Kökenleri: Yaşamın Doğuşundan Dillerin Kökenine* (1999) adlı kitapları yayınladı. 1985 yılında emekli oldu. 1999 yılında “evrimsel biyolojinin kuramsal gelişimine yaptığı temel katkılar” nedeniyle İsveç Kraliyet Bilimler



Akademisi'nden biyolojik bilimler alanında Crafoord ödülünü aldı. 2003 yılında D. Harper ile birlikte *Hayvan Sinyalleri* kitabını yayınladı. 2004'te Sussex'te öldü.

### **Daha fazla okuma**

1. Charlesworth, B., Harvey, P.: John Maynard Smith, 6 January 1920–19 April 2004. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 51, 253–265 (2005)
2. Edwards, A.W.F.: Carl Düsing (1884) on the regulation of the sex-ratio. *Theor. Pop. Biol.* 58, 255–257 (2000)
3. Frank, S.A.: George Price's contributions to evolutionary genetics. *J. Theor. Biol.* 175, 373–388 (1995)
4. Harman, O.: *The Price of Altruism*. W. W. Norton, London (2010)
5. Maynard Smith, J., Price, G.R.: The logic of animal conflict. *Nature* 246, 15–18 (1973)
6. Maynard Smith, J.: *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press (1982)
7. Schwartz, J.: Death of an altruist: Was the man who found the selfless gene too good for this world? *Lingua Franca* 10, 51–61 (2000) [bio.kuleuven.be/ento/pdfs/schwartz2000.pdf](http://bio.kuleuven.be/ento/pdfs/schwartz2000.pdf)
8. Sigmund, K.: John Maynard Smith and evolutionary game theory. *Theor. Pop. Biol.* 68, 7–10 (2005)
9. Taylor, P.D., Jonker, L.B.: Evolutionary stable strategies and game dynamics. *Math. Biosci.* 40, 145–156 (1978)
10. Von Neumann, J., Morgenstern, O.: *Theory of Games and Economic Behavior*. Princeton University Press (1944) [archive.org](http://archive.org)

## Bölüm 24

### Kaotik popülasyonlar (1974)

1974 yılında ekolojist olan Avustralyalı fizikçi Robert May, nüfus dinamikleri için bir model olarak ayrık zamanlı lojistik denklem üzerinde çalıştı. Beklenmedik çatalanmaların meydana geldiğini ve asimptotik davranışın kaotik bile olabileceğini fark etti. Yani uzun vadeli tahminler basit bir deterministik modelle bile imkansız olabilir. May'ın makalesi “kaos teorisi”ni başlatan makalelerden biriydi.

Robert McCredie May 1936 yılında Avustralya’da doğdu. Teorik fizik eğitimi aldıktan ve 1959’da Sydney Üniversitesi’nden doktora derecesini aldıktan sonra iki yılını Harvard Üniversitesi’nde uygulamalı matematik bölümünde geçirdi. Avustralya’ya döndüğünde teorik fizik profesörü oldu. 1971’de Princeton’daki *Institute for Advanced Study*’yi ziyaret ederken araştırma konusunu değiştirdi ve hayvan popülasyonu dinamikleri üzerine yoğunlaşmaya başladı. 1973 yılında Princeton’da zooloji profesörü oldu. Aynı yıl *Model Ekosistemlerde Kararlılık ve Karmaşıklık* başlıklı bir kitap yayınladı.



Şekil 24.1: Robert M. May (1936–2020)

1974 yılında May, *Science* dergisinde *Üst üste binmeyen nesillere sahip biyolojik popülasyonlar: kararlı noktalar, kararlı döngüler ve kaos* başlıklı bir makale yayınlarak popülasyon dinamiğindeki çok basit matematiksel modellerin kaotik bir şekilde davranabileceğini göstermiştir.

Bu sorunun kökenini anlamak için yaklaşık on yıl geriye gitmek gerekir. 1963 yılında Massachusetts Teknoloji Enstitüsü’nde (MIT) çalışan Amerikalı

meteorolog Edward Lorenz, bilgisayarında sayısal simülasyonlar yaparken, sadece üç diferansiyel denklem içeren basitleştirilmiş bir atmosfer modelinin çok şaşırtıcı bir şekilde davranabileceğini fark etmişti: başlangıç koşullarındaki küçük bir değişiklik, simülasyonun nihai sonucunu ve dolayısıyla meteorolojik tahminleri tamamen değiştirebiliyordu. Matematikçi Henri Poincaré aslında bu olasılığı bilgisayar çağından çok önce, yirminci yüzyılın başında güneş sistemindeki gezegenlerin hareketi üzerinde çalışırken düşünmüştü. Ancak 1970'lerin başında sadece birkaç araştırmacı bu garip özelliğe daha yakından bakmaya başlamıştı. Maryland Üniversitesi'nde James Yorke, Lorenz'in çalışmaları üzerine düşünüyordu ve bu bağlamda "kaos" terimini ortaya attı. Öğrencisi Tien-Yien Li ile birlikte yazdığı *Periyot üç kaos anlamına gelir* başlıklı makale 1975 yılında yayınlandı<sup>1</sup>.

May ise kendi tarafında şu modele odaklanıyordu:

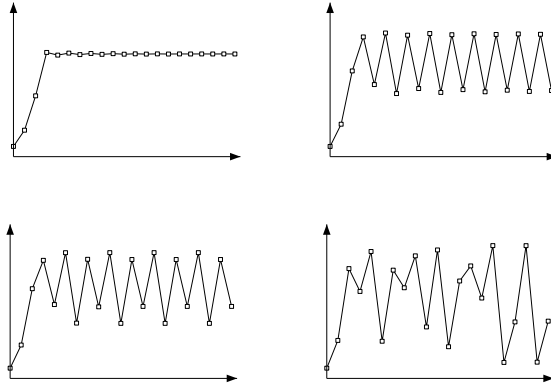
$$p_{n+1} = p_n + a p_n(1 - p_n/K). \quad (24.1)$$

Burada  $a$  ve  $K$  pozitif parametrelerdir;  $p_n$  ise  $n$  yılındaki hayvan popülasyonunun büyüklüğünü temsil eder. Taşıma kapasitesi  $K$  ile karşılaştırıldığında  $p_n$  küçük olduğunda, dinamikler  $p_{n+1} \approx (1+a)p_n$  geometrik büyümesine yakındır. Tam denklem, Verhulst tarafından tanıtılan lojistik denklemin bir tür ayrık zamanlı benzeridir (bkz. Bölüm 6). Ancak bu denklemden farklı olarak May, ayrık zamanlı denklemin çok daha şaşırtıcı bir davranışa sahip olabileceğini göstermiştir; bu davranış toplama ve çarpma işlemi yapan basit bir cep hesap makinesiyle gözlemlenmek kolaydır (şekil 24.2). Maynard Smith 1968 tarihli *Biyolojide Matematiksel Fikirler* kitabında (24.1) denklemini zaten ele almıştı. Ancak  $a$  için birkaç sayısal değer denemesine rağmen, özel bir şey olduğunu fark etmemişti.

May'ın 1974 tarihli makalesindeki benzer olan Şekil 24.2,  $p_n$  popülasyonunun  $0 < a < 2$  olduğunda sabit bir duruma yakınsadığını göstermektedir.  $2 < a \leq 2,449$  olduğunda (üst sınır 2,449 yaklaşık bir büyüklüktür),  $p_n$  popülasyonu 2 periyotlu bir döngüye yakınsar.  $2,450 \leq a \leq 2,544$  aralığında  $p_n$  popülasyonu 4 periyotlu bir döngüye yakınsar.  $2,545 \leq a \leq 2,564$  aralığında  $p_n$  8 periyotluk bir döngüye yakınsar, vb.  $p_n$ 'nin  $2^n$  periyotlu bir döngüye yakınsadığı  $a$  parametresinin aralıkları  $n$  arttıkça küçülür ve 2,570'i aşmaz.  $a \geq 2,570$  olduğunda,  $p_n$  "kaotik" bir şekilde davranabilir.

May 1976'da *Nature* dergisinde yayınlanan *Çok karmaşık dinamiklere sahip basit matematiksel modeller* başlıklı bir inceleme yazdı. Orada sadece kendi sonuçlarını değil, diğer araştırmacıların sonuçlarını da topladı. İlk olarak,  $x_n = \frac{a p_n}{K(1+a)}$  ve  $r = 1 + a$  (dolayısıyla  $r > 1$ ) olarak ayarlandığında, (24.1)

<sup>1</sup>Dikkat çekici bir şekilde daha genel bir sonuç 1964 yılında O. M. Sharkovsky tarafından kanıtlandı, ancak Ukrayna'da bir matematik dergisinde yayınlanan makalesi pek bilinmiyordu.



Şekil 24.2: Tüm şekillerde:  $n$  yatay eksen,  $p_n$  dikey eksen ve  $p_0 = K/10$ 'dur. Doğrular  $(n, p_n)$  koordinatlı noktaların birleştirilmesiyle elde edilmiştir. Sol üst:  $0 < a < 2$  (kararlı durum). Sağ üst:  $2 < a \leq 2,449$  (periyot 2 döngüsü). Sol alt:  $2,450 \leq a \leq 2,544$  (periyot 4 döngüsü). Sağ alt:  $2,570 \leq a \leq 3$  (muhtemelen kaos).

denkleminin daha basit bir biçimde yeniden yazılabileceğini görüyoruz:

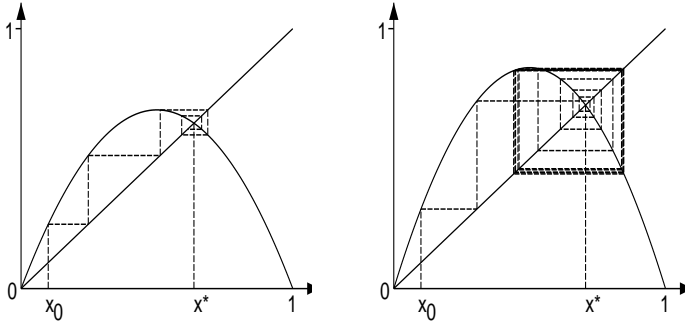
$$x_{n+1} = rx_n(1 - x_n). \quad (24.2)$$

Bu denklemin nüfus dinamiğinde bir anlam ifade edebilmesi için  $x_n$  hiçbir  $n$  için negatif olmamalıdır. Bu yüzden  $x_0$  başlangıç koşulunun  $0 \leq x_0 \leq 1$  ve  $r \leq 4$  değerlerini sağladığımızı varsayıyoruz. İkinci koşul (24.2)'in sağ tarafının 0 ile 1 arasında kalmasını sağlar. Dikkat çekici bir şekilde  $r = 4$  kaotik durumu Stanisław Ulam ve John von Neumann tarafından 1947 gibi erken bir tarihte rastgele sayı üretici olarak kullanılmıştı. Eğer  $f$  fonksiyonunu şu şekilde tanımlarsak

$$f(x) = rx(1 - x),$$

o zaman denklem (24.2)  $x_{n+1} = f(x_n)$  olarak yeniden yazılabilir ve denge durumları da  $x = f(x)$  denkleminin çözümleri olur. Grafik olarak bunlar  $y = f(x)$  ve  $y = x$  eğrilerinin kesişim noktalarıdır (şekil 24.3).  $x = 0$  değerinin her zaman denge noktası olduğuna dikkat edin.  $r > 1$  olduğundan,  $x^* > 0$  şeklinde başka bir denge noktası da vardır, öyle ki  $x^* = rx^*(1 - x^*)$ , yani  $x^* = 1 - 1/r$ .

$r > 1$  olduğu için  $x = 0$  denge noktası kararsızdır. Gerçekten de,  $x_n$  sifıra yakın olduğunda, yaklaşık olarak  $x_{n+1} \approx rx_n$  elde ederiz. Yani  $x_n$  sifırdan uzaklaşma eğilimindedir.  $x^*$  denge noktası ise sadece  $1 < r < 3$  için yerel olarak kararlıdır.



Şekil 24.3:  $y = f(x)$  fonksiyonu,  $y = x$  düz çizgisi,  $x^*$  denge noktası ve  $x_{n+1} = f(x_n)$  ile tanımlanan dizi. Sol:  $r = 2,75$ , dizi  $x^*$  değerine yakınsar. Sağ:  $r = 3,4$ ,  $x^*$  denge noktası kararsızdır ve dizi 2 periyotlu bir döngüye yakınsar.

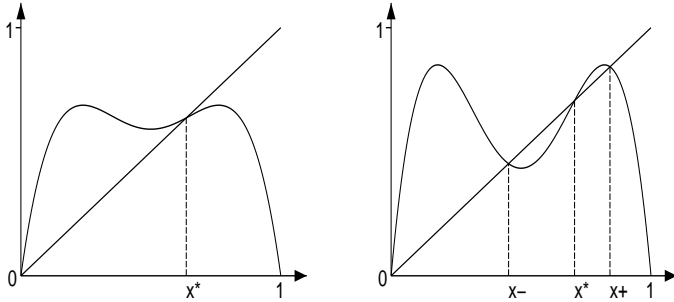
Gerçekten de,  $y_n = x_n - x^*$  olarak ayarladığımızda, (24.2) denklemi  $y_{n+1} = (2 - r - ry_n)y_n$ 'e eşdeğerdir. Eğer  $x_n, x^*$ 'e yakınsa,  $y_n$  de sıfıra yakındır ve  $y_{n+1} \approx (2 - r)y_n$  olur. Öte yandan  $y_{n+1} = ky_n$  denkleminin çözümü  $y_n = k^n y_0$ 'dir, dolayısıyla  $n \rightarrow +\infty$  durumunda ancak ve ancak  $-1 < k < 1$  ise  $y_n \rightarrow 0$  olur. Özetle  $x^*$  denge durumu ancak ve ancak  $-1 < 2 - r < 1$ , yani  $1 < r < 3$  olduğunda yerel olarak kararlıdır.

$1 < r < 3$  olduğunda,  $0 < x_0 < 1$  şeklindeki tüm başlangıç koşulları için  $x_n$  dizisinin gerçekten  $x^*$ 'e yakınsadığı gösterilebilir (şekil 24.3a). Fakat  $3 < r \leq 4$  olduğunda ne olur? Bu soruyu yanıtlamak için öncelikle  $x_{n+2} = f(x_{n+1}) = f(f(x_n))$  olduğuna dikkat edin. Şu fonksiyonu tanımlayalım:

$$f_2(x) = f(f(x)) = r^2 x(1-x)(1-rx(1-x))$$

ve  $f_2(x)$  fonksiyonunun sabit noktaları olarak adlandırılan  $x = f_2(x)$  denkleminin çözümlerini göz önüne alalım. Grafik olarak bunlar  $y = f_2(x)$  ve  $y = x$  eğrilerinin kesişim noktalarıdır (şekil 24.4).

Eğer  $x = f(x)$  ise, o zaman  $x = f(f(x)) = f_2(x)$  olur. Yani  $x = 0$  ve  $x = x^*$  aynı zamanda  $f_2(x)$  fonksiyonunun sabit noktalarıdır. Ancak  $r > 3$  olduğunda,  $f_2(x)$  fonksiyonunun  $x_-$  ve  $x_+$  olmak üzere iki sabit noktası daha vardır, öyle ki  $f(x_-) = x_+$  ve  $f(x_+) = x_-$ .



Şekil 24.4:  $y = f_2(x) = f(f(x))$  ve  $y = x$  eğrileri ve  $x^*$  denge noktası. Sol:  $r = 2,75$ . Sağ:  $r = 3,4$  ve  $x = f_2(x)$  denkleminin diğer iki çözümü  $x_-$  ve  $x_+$ .

Gerçekten de,  $f_2'(x) = f'(f(x))f'(x)$  olduğunu fark ederiz, böylece  $f_2'(x^*) = [f'(x^*)]^2$  olur. Öte yandan  $f'(x) = r(1 - 2x)$  ve  $x^* = 1 - 1/r$ . Yani  $f'(x^*) = 2 - r$  ve  $f_2'(x^*) = (2 - r)^2$ . Dolayısıyla  $f_2(x)$  fonksiyonunun  $x = x^*$  noktasındaki eğimi,  $r > 3$  ise  $f_2'(x^*) > 1$  olacak şeklindedir. Ancak  $f_2(0) = 0$ ,  $f_2'(0) = r^2 > 1$  ve  $f_2(1) = 0$  olduğundan, şekil 24.4b'de  $x = f_2(x)$  denkleminin  $0 < x_- < x^*$  ve  $x^* < x_+ < 1$  olmak üzere  $x_-$  ve  $x_+$  olmak üzere iki çözümü daha olduğunu görüyoruz. Aynı sonuca ulaşmanın bir başka yolu da  $x = f_2(x)$  denklemini çözmektir; bu denklem, bilinen iki kökü olan 4. dereceden bir polinom denklemdir:  $x = 0$  ve  $x = x^*$ . Diğer iki çözüm  $x_-$  ve  $x_+$  ise

$$x^2 - \frac{1+r}{r}x + \frac{1+r}{r^2} = 0 \quad (24.3)$$

polinomunun kökleridir. Eğer diskriminant pozitif ise, yani  $r > 3$  ise gerçeldirler. Ayrıca

$$f_2(f(x_-)) = f(f(f(x_-))) = f(f_2(x_-)) = f(x_-)$$

olduğundan,  $f(x_-)$  noktası aynı zamanda  $f_2(x)$ 'in sabit noktasıdır. Fakat  $f(x_-) \neq x_-$  çünkü  $x_-$ ,  $f(x)$ 'in sabit noktası değildir. Ve  $f(x_-) \neq x^*$  olmalıdır, aksi takdirde  $x_- = f(f(x_-)) = f(x^*) = x^*$  olurdu.  $f(x_-) \neq 0$  olduğundan,  $f(x_-) = x_+$  sonucuna varırız. Benzer şekilde,  $f(x_+) = x_-$ .

Dolayısıyla  $r > 3$  olduğu durumda, örneğin  $x_0 = x_-$  ise,  $x_1 = x_+$ ,  $x_2 = x_-$ ,

$x_3 = x_+$  vb sağlanır. Neredeyse her  $0 < x_0 < 1$  başlangıç koşulu için,  $x_n$  dizisinin  $n \rightarrow +\infty$ 'ye giderken  $x_-, x_+, x_-, x_+, \dots$ , periyot 2 döngüsüne yakınsadığı da gösterilebilir (şekil 24.3b ve 24.4b). Bu döngü  $r$  kritik  $r_1 = 1 + \sqrt{6} \approx 3,449$  değerinin altında olduğu sürece kararlı kalır, burada  $f_2'(x_-) = -1$ 'dir.

Gerçekten de, (24.3) kullanarak şunu görebiliriz

$$\begin{aligned} f_2'(x_-) &= f'(f(x_-))f'(x_-) = f'(x_+)f'(x_-) \\ &= r^2(1 - 2x_+)(1 - 2x_-) = r^2(1 - 2(x_+ + x_-) + 4x_+x_-) \\ &= r^2\left(1 - 2\frac{1+r}{r} + 4\frac{1+r}{r^2}\right) = -r^2 + 2r + 4. \end{aligned}$$

Yani  $-r^2 + 2r + 5 = 0$  ise ve özellikle  $r = 1 + \sqrt{6}$  ise  $f_2'(x_-) = -1$ .

$r_1 < r < r_2$  için, 4 periyotlu bir döngü kararlı hale gelir: fonksiyonun dört yeni sabit noktası

$$f_4(x) = f_2(f_2(x)) = f(f(f(f(x))))$$

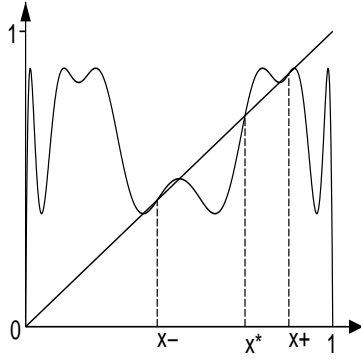
ortaya çıkar (şekil 24.5).  $r_2 < r < r_3$  için bu 8 uzunluğunda bir döngüdür, vb.  $r_n$  sayıları  $n \rightarrow +\infty$  olduğunda  $r_\infty \approx 3,570$  limitine yakınsar.  $r_\infty < r \leq 4$  olduğunda, sistem kaotik bile olabilir! Şekil 24.6, dinamiklerin karmaşıklığı hakkında bir fikir veren çatalanma diyagramını göstermektedir<sup>2</sup>.

R. M. May, çok basit dinamik sistemlerin bile çok karmaşık bir davranışa sahip olabileceğini vurgulayarak sözlerini tamamladı. Bu durum  $x_{n+1} = rx_n(1 - x_n)$  denkleminde özgü değildir. Kaosa yol açan aynı "periyodun ikiye katlanma şelalesi", "tümsek" şeklinde bir  $f(x)$  fonksiyonuna sahip diğer denklemler için de ortaya çıkar. Örneğin popülasyon biyolojisinde kullanılan başka bir denklemde durum böyledir:  $x_{n+1} = x_n \exp(r(1 - x_n))$ .

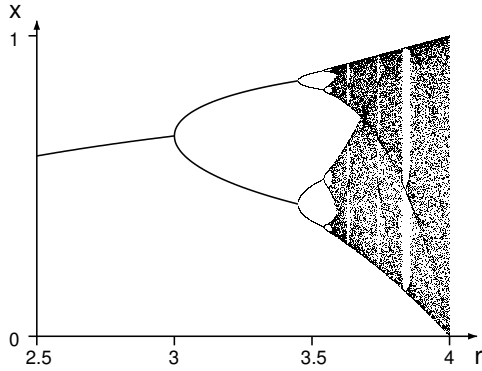
Bu çalışma, nüfus dinamikleri ile ilgili birçok veri setinin analiz edilmesinin zor olmasına şaşırılmamak gerektiğini göstermektedir. Model ayrıca deterministik ve stokastik modeller arasındaki ayrımın daha önce düşünüldüğü kadar net olmadığını göstermektedir: parametreler kaotik bölgedeyse basit bir deterministik modelde bile uzun vadeli tahminler yapmak imkansız olabilir.

May 1979 yılında *Royal Society*'ye seçilmiştir. 1988'den 1995'e kadar Oxford Üniversitesi'nde ve Londra'daki *Imperial College*'de profesörlük

<sup>2</sup>Bu diyagram,  $x_{n+1} = f(x_n)$  ve  $x_0 = 0,1$  olmak üzere,  $(r, x_{200}), (r, x_{201}), \dots, (r, x_{220})$  koordinatlarına sahip noktaların  $r$ 'nin verilen her değeri için çizilmesiyle elde edilmiştir. Eğer  $x_n$  bir denge noktasına yakınsarsa diyagramda sadece bir nokta görürüz. Eğer  $x_n$  2 periyotlu bir döngüye yakınsarsa iki nokta görürüz, v.s.



Şekil 24.5:  $r = 3,5$  olduğunda  $y = f_4(x)$  eğrisi ve  $y = x$  doğrusu.  $x^*$ ,  $x_+$  ve  $x_-$  dışında ayırt edilmesi kolay olmayan dört sabit nokta daha vardır.



Şekil 24.6: (24.2) denkleminin çatallanma şeması.



yaptı. 1995'ten 2000'e kadar İngiliz hükümetinin baş bilimsel danışmanlığını yaptı. 1996 yılında "popülasyonların, toplulukların ve ekosistemlerin dinamiklerinin kuramsal analizine ilişkin öncü ekolojik araştırmaları nedeniyle" Crafoord ödülünü aldı. Ekolojiden epidemiyoloji ve immünolojiye yöneldi ve iki kitap yayınladı: Bunlar: *İnsanların Bulaşıcı Hastalıkları* (1991, Roy Anderson ile birlikte) ve *Virüs Dinamikleri, İmmünoloji ve Virolojinin Matematiksel Temelleri* (2000, Martin Nowak ile birlikte). Son kitap, bağışıklık sistemi hücreleri ile HIV (AIDS'e neden olan virüs) arasındaki etkileşimi bir tür av-avcı sistemi olarak analiz etmektedir (bkz. Bölüm 13). May, 2000-2005 yılları arasında *Royal Society*'nin başkanlığını yapmıştır. Kendisine 1996 yılında şövalye unvanı verilmiş ve 2001 yılında ömür boyu akran olmuştur. 2020 yılında öldü.

### Daha fazla okuma

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.: Coexistence of cycles of a continuous mapping of the line into itself (Rusça). *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

## Bölüm 25

### Çin'in tek çocuk politikası (1980)

1980 yılında, kontrol teorisinin havacılık mühendisliği uygulamaları konusunda uzman olan Song Jian ve çalışma arkadaşları, Çin'deki doğum hızının mevcut seviyede kalması halinde, ülke nüfusunun yirmi birinci yüzyılda iki milyardan fazla olacağını hesapladılar. Yaşa göre yapılandırılmış bir matematiksel modele dayanan bu sonuçlar, hükümetin tek çocuk politikasına dönme kararına katkıda bulunmuştur.

Song Jian<sup>1</sup> 1931 yılında Çin'in Shandong eyaletinin Rongcheng şehrinde doğdu. 1950'lerde Sovyetler Birliği'nde Bauman Moskova Devlet Teknik Üniversitesi'nde ve Moskova Devlet Üniversitesi Matematik ve Mekanik Bölümü'nde eğitim gördü. Daha sonra Çin'e döndü ve Çin Bilimler Akademisi Matematik Enstitüsü'nde Sibernetik Araştırma Ofisi'nin başına geçti. Kontrol teorisinin füzelerin yönlendirilmesine uygulanması konusunda uzmanlaşmıştı. Daha sonra adı Havacılık ve Uzay Bakanlığı olarak değiştirilen Yedinci Makine Yapım Bakanlığı'nda da çalıştı. 1978 yılında kontrol teorisi ve demografi arasındaki bağlantılara odaklanmaya başladı.



Şekil 25.1: Song Jian

Song Jian'ın nüfus dinamikleri üzerine yaptığı çalışmanın bağlamını anlamak için öncelikle “kontrol teorisi”nin ne olduğu hakkında bir fikir sunmak gerekir. Teorinin başlangıç fikri, belirli bir kriteri optimize etmek için zamana

<sup>1</sup>Song soyadıdır. Çince'de her zaman önce yazılır.

göre deęişebilen bazı parametrelere baęlı dinamik sistemlerin incelenmesidir. Kontrol teorisi özellikle ABD ve SSCB’deki uzay programları ile baęlantılı olarak geliştirilmiştir. Gerçekten mühendisler, uyduları Dünya etrafındaki yörüngelerine yerleştirebilmek için uzay mekiklerinin yörüngelerini “kontrol etmek” zorundadırlar. Ancak uygulamalar fiziksel ya da mühendislik sorunlarıyla sınırlı deęildi. Doğum kontrol politikaları da matematiksel anlamda bir tür optimal kontrol problemi olarak düşünülebilir.

*Büyümenin Sınırları* başlıklı makaleden de bahsetmek gerekir: Massachusetts Teknoloji Enstitüsü’den bir grup tarafından yazılan ve 1972 yılında yayımlanan *Büyümenin Sınırları: Roma Kulübü’nün insanlığın çıkmazı projesi için bir rapor* başlıklı makaleden de bahsetmek gerekir. Bu çalışma, dünyanın ekonomik büyümesinin doğal kaynakları, nüfus büyüklüğünü ve çevre kirliliğini dikkate alan bir matematiksel modeline dayanıyordu. Rapor, dünya ekonomisinin yenilenemeyen kaynakların tükenmesi, nüfus için gıda yetersizliği veya aşırı çevre kirliliği nedeniyle bir felakete doğru gittiğini öne sürüyordu. Doğumların gönüllü olarak sınırlandırılması önerilen çözümlerden biriydi. Özetle bu rapor Malthus’un tezlerinin bir tür modern versiyonuydu ve 1970’lerde Batı’da büyük yankı uyandırdı.

Halk Cumhuriyeti’nin kurulduğu 1949 yılından bu yana Çin’de doğum oranı, felakete sonuçlanan “Büyük İleri Atılım” dönemi dışında çok yüksekti. 1970’lerin ortalarında Çin, Kültür Devrimi’nden yavaş yavaş kurtuluyordu. Aile planlaması kadınları çocuk sahibi olmayı ertelemeye, iki ardışık doğum arasındaki süreyi artırmaya ve daha az çocuk yapmaya teşvik ediyordu. Mao Zedong’un 1976’da ölümünden sonra yeni lider olarak ortaya çıkan Deng Şiaoping, 1978’de “Dört Modernizasyon” politikasını başlattı: tarım, sanayi, bilim ve teknoloji ve ulusal savunma. Çin nüfusunun büyüklüğü ve artışı o dönemde bu modernizasyonların önündeki önemli engeller olarak algılanıyordu. O zamana kadar askeri uygulamalar üzerinde çalışan bilim adamları bu zor soruna çözüm bulmaları için teşvik edildi.

Bu teşvik üzerine Song Jian 1978 yılında Uluslararası Otomatik Kontrol Federasyonu’nun bir kongresi için Helsinki’ye gitti. Orada Avrupa’daki bazı araştırmacıların kontrol teorisini nüfus sorunlarına uygulamaya çalıştıklarını ve sıkı bir doğum kontrolünün sonunda *Büyümenin Sınırları* raporuyla ilan edilen felaketleri önleyebileceği fikrini fark etti. Çin’e döndüğünde, meslektaşları Yu Jingyuan ve bilgisayar uzmanı Li Guangyuan’ın da dahil olduğu küçük bir ekip kurarak bu tür matematiksel modellemeleri Çin nüfusuna ilişkin verilere uyguladı. O dönemde Çin ile dünyanın geri kalanı arasında bilimsel iletişim çok azdı. Ekip, Lotka ve McKendrick’in yaptığı gibi (bkz. Bölüm 10 ve 16) bir nüfusun yaş yapısının evrimini açıklayan denklemleri yeniden geliştirdi.

- $P(x, t)$ ,  $t$  zamanında  $x$  yaşında olan nüfus;
- $m(x)$   $x$  yaşındaki ölüm oranı;
- $P_0(x)$  nüfusun  $t = 0$  zamanındaki yaş yapısı;
- $b(t)$  kadınların  $t$  zamanındaki toplam doğurganlığı, yani yaşa özgü doğurganlığın  $t$  zamanındaki gibi kalması durumunda bir kadının hayatı boyunca sahip olacağı ortalama çocuk sayısı;
- $f$  kadın doğumlarının oranı;
- $h(x)$  bir çocuk doğduğunda annenin yaşının olasılık dağılımı ( $\int_0^{+\infty} h(x) dx = 1$ ).

olmak üzere sürekli zamanlı bir model kullanmışlardır. Bu notasyonlar ve hipotezlerle, yaş yapısının evrimi kısmi diferansiyel denklem ile modellenebilir

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

başlangıç koşulu  $P(x, 0) = P_0(x)$  ve sınır koşulu ile

$$P(0, t) = b(t) f \int_0^{+\infty} h(x) P(x, t) dx.$$

Burada  $b(t)$  kontrol parametresidir. Kadınların toplam doğurganlığı sabitse ve kritik eşiğin üzerindeyse

$$b^* = 1 / \left[ f \int_0^{+\infty} h(x) e^{-\int_0^x m(y) dy} dx \right],$$

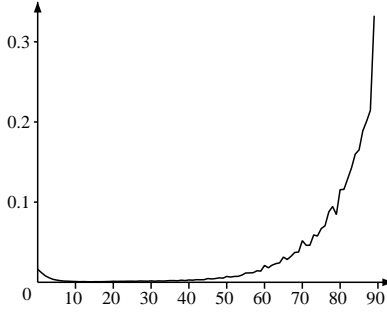
o zaman nüfus üstel olarak artar. Bu ölçüt Lotka tarafından (10.2) formülüyle elde edilene benzemektedir. Song Jian'ın ekibi, Leslie'nin modeline benzeyen modelin ayırık zamanlı versiyonunu da dikkate almıştır (bkz. Bölüm 21).  $P_{k,n}$ ,  $n$  yılında  $k$  yaşında olan nüfus olsun. Benzer şekilde  $m_k$ ,  $b_n$  ve  $h_k$  değerleri ele alalım. O zaman

$$P_{k+1,n+1} = (1 - m_k) P_{k,n}, \quad P_{0,n+1} = b_n f \sum_{k \geq 0} h_k P_{k,n}.$$

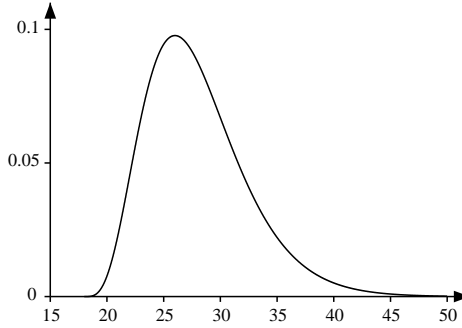
elde edilir. Örnek verilerden ölüm oranını  $m_k$  (şekil 25.2) tespit ederek, doğum oranını  $f \approx 0,487$ , annelerin yaş dağılımı  $h_k$  (şekil 25.3), nüfusun 1978'deki yaş yapısı olan  $P_{k,0}$  başlangıç koşulu (şekil 25.4) ve toplam doğurganlık  $b$  (her simülasyon boyunca sabit varsayılmıştır) değişkenlerini belirleyen Song Jian'ın ekibi, 1980'den 2080'e kadar yüz yıllık bir zaman ufkuyla

ülkeleri için demografik projeksiyonlar yapabilmektedir (şekil 25.5). Gerekli binlerce toplama ve çarpma işlemi göz önüne alındığında (yıl  $n$  0 ile 100 yıl arasında, yaş  $k$  0 ile 90 yıl arasında değişmektedir), bu işlemler için bir bilgisayar gerekmekteydi. O dönemde Çin'de ordu için çalışanlar dışında çok az kişinin bu tür ekipmanlara erişimi vardı. Füze güdümünde önde gelen bir uzman olan Song Jian da bunlardan biriydi.

Şekil 25.2:  
1978'de yaşın bir fonksiyonu olarak ölüm oranı (yıl başına).

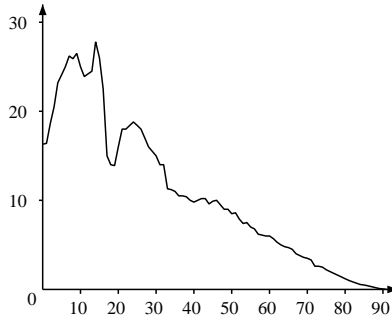


Şekil 25.3:  
1978'de yaşın bir fonksiyonu olarak doğurganlığın (yıl başına) düzgünleştirilmiş şekli.



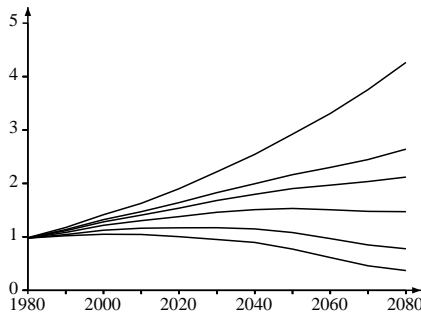
Projeksiyonlar, Çin'in 1978'deki kadın başına  $b = 2,3$  çocuk doğurganlığı oranını korusa bile, ki bu oran  $b^* = 2,19$  olarak tahmin edilen kritik eşik hemen üzerindeydi, 1980'de 980 milyon olan nüfusun 2080'de 2,12 milyara çıkacağını gösteriyordu. Ancak Çin zaten tarıma hizmet edebilecek arazinin

Şekil 25.4: 1978 yılında yaş piramidi. Yatay eksen: yaş. Dikey eksen: nüfus (milyon olarak).



neredeysi tamamını kullanıyordu. Hatta çölleşme ve kentleşme nedeniyle bu toprakların bir kısmını kaybetme eğilimindeydi. Tarımsal verimdeki ilerleme yeterli değilse böyle bir nüfus nasıl beslenecekti? Bu soru, Malthus'un iki yüz-yıl önce düşündüğü sorunun aynıydı. 1975 yılındaki  $b = 3,0$  doğurganlık ile nüfus 2080 yılında 4,26 milyara bile ulaşabilirdi.  $b = 2,0$  için nüfus, hafifçe azalmaya başlamadan önce 2050 yılı civarında maksimum 1,53 milyara ulaşacaktır.  $b = 1,5$  için ise 2030 yılı civarında maksimum 1,17 milyara ulaşacaktır.  $b = 1,0$  için maksimum 1,05 milyar olacak ve 2000 yılı civarında ulaşacaktır. Bu varsayım altında, nüfus 1978 seviyesine ancak 2025 yılında dönecektir.

Şekil 25.5: Kadın başına ortalama çocuk sayısına ilişkin farklı hipotezleri takip eden demografik projeksiyonlar (milyar olarak). Aşağıdan yukarıya:  $b = 1,0$ ; 1,5; 2,0; 2,3; 2,5; 3,0.



Bu çalışmanın en şaşırtıcı yanı, aslında matematiksel nüfus dinamikleri tarihinde eşi benzeri olmayan bir öneme sahip olan pratik sonuçlarıydı. Nitekim Li Guangyuan, ekibin simülasyonlarının sonuçlarını Aralık 1979'da Sichuan eyaletinin Chengdu kentinde nüfus üzerine düzenlenen bir sempozyumda gösterdi. Ocak 1980'de Song Jian, Yu Jingyuan ve Li Guangyuan bu sonuçları bir Çin ekonomi dergisinde yayınladılar ve bu arada tek çocuk politikasını savundular. Ayrıca makalelerini – “Çin'in nüfus gelişimi sorunu üzerine nicel araştırma raporu” – Çin'in en üst düzey bilim adamı Qian Xuesen'e gönderdiler ve o da makaleyi doğum planlama idaresi başkanına tavsiye olarak ilettiler. Song Jian'ın ekibinin sonuçları çoğu siyasi lider üzerinde derin bir etki yarattı. Bunlar, Marx'ın yazdıklarına rağmen (bkz. Bölüm 5) doğum kontrolünün artırılmasının gerekliliğine zaten ikna olmuşlardı ama yine de kontrolün düzeyi konusunda tereddüt ediyorlardı. Şubat 1980'de Devlet Konseyi ve Parti Merkez Komitesi Çin nüfusu için 2000 yılı hedefini 1,2 milyar olarak belirledi. Mart 1980'de Song Jian'ın ekibinin sonuçları *Halkın Günü* gazetesinde yayımlandı. Nisan ayında, siyasi liderler ve nüfus uzmanlarından oluşan bir komisyon nüfus artışının çevresel ve ekonomik sonuçlarını inceledi ve Deng Xiaoping tarafından 2000 yılında kişi başına düşen gelir için belirlenen hedefe ulaşmak için tek çocuk politikasının gerekli olduğu sonucuna vardı. Politika aynı yılın Eylül ayında resmîyet kazandı ve bunu halka açıklayan bir açık mektup *Halkın Günü* gazetesinin ilk sayfasında yayımlandı.

1983 yılına gelindiğinde hala çok sayıda kural dışı doğum gerçekleşmekteydi. Halihazırda iki çocuğu olan her çiftin bir üyesinin kısırlaştırılmasına ve her yasak gebeliğin durdurulmasına karar verildi. Ancak 1984'ten itibaren, sadece bir kız çocuğu olan kırsal kesimdeki çiftlerin ikinci bir çocuk sahibi olmalarına izin verildi. Tek çocuk politikası 2015 yılına kadar devam etmiştir. Son yıllarda bazı uyarlamalar yapıldı: eğer bir çiftten, hem erkek hem de kadın tek çocuklu bir aileden geliyorsa, o zaman iki çocuk sahibi olabiliyorlardı. Birden fazla çocuk sahibi olan çiftlere karşı uygulanan baskıcı önlemler oldukça sertti: devlet memurları işlerini kaybedebiliyor, ikinci bir çocuğun eğitimi için gerekli idari belgeleri almak için yüksek miktarda para cezası ödenmesi gerekiyordu vs. Özetle, matematiksel modelleme tarihinde bu kadar güçlü bir sosyal etkiye sahip başka bir örnek bulmak zordur. Elbette Song Jian ve işbirlikçilerinin çalışmaları, tek çocuk politikasının seçilmesine yol açan unsurlardan yalnızca biriydi. Ancak bugün bu çalışmaların önemli bir rol oynadığı görülmektedir.

Önceki bölümlerde olduğu gibi, matematiksel modellemenin rolü endişe verici bir konu olabilir. Gerçek hayattaki bir durumdan yola çıkılarak bir model oluşturulur. Bu model matematiksel olarak analiz edilebilir ya da bir bilgi-

sayar ile simüle edilebilir. Daha sonra bazı parametreler değiştiğinde modelin nasıl davrandığı anlaşılabilir. Ancak matematik, modelin gerçek hayatın sadık bir resmi olup olmadığını söylemez. Bazı çok önemli hususlar ihmal edilmiş olabilir. Bazı modeller, örneğin Çin nüfusunu 1,2 milyarın altında tutmak gibi bir amaç fonksiyonu da içerir. Matematik bu hedefin uygun olup olmadığını söylemez<sup>2</sup>.

1980 yılında Song Jian, Çin uzay programının “babası” Qian Xuesen’in *Mühendislik Sibernetiği* adlı kitabının yeni baskısının yazarlarından biriydi. Daha sonra çeşitli üst düzey siyasi görevlerde bulundu: Havacılık ve Uzay Bakanlığı’nda bakan yardımcılığı ve baş bilim adamı-mühendislik (1981-1984), Çin Komünist Partisi Merkez Komitesi üyeliği (1982-2002), Devlet Bilim ve Teknoloji Komisyonu başkanlığı (1985-1998), Devlet Konseyi üyeliği (1986-1998) vb. Kendisinin İngilizceye çevrilmiş iki kitabı daha vardır: *Çin’de Nüfus Kontrolü* (1985, Tuan Chi-Hsien ve Yu Jingyuan ile birlikte) ve *Nüfus Sistemi Kontrolü* (1988, Yu Jingyuan ile birlikte). Bu kitaplar nüfus dinamiklerine uygulanan optimal kontrol teorisini geliştirmektedir. Song Jian 1991 yılında Çin Bilimler Akademisi’ne, 1994 yılında ise 1998-2002 yılları arasında başkanlığını yaptığı Mühendisler Akademisi’ne seçilmiştir.

### Daha fazla okuma

1. Greenhalgh, S.: Missile science, population science: The origins of China’s one-child policy. *China Q.* 182, 253–276 (2005)
2. Greenhalgh, S.: *Just One Child, Science and Policy in Deng’s China*. University of California Press (2008)
3. Meadows, D.H., Meadows, D.L., Randers, J., Behrens, W.W.: *The Limits to Growth, A Report for the Club of Rome’s Project on the Predicament of Mankind*, 2nd edn. Universe Books, New York (1974)
4. Song, J.: Selected Works of J. Song. *Science Press*, Beijing (1999)
5. Song, J.: Some developments in mathematical demography and their application to the People’s Republic of China. *Theor. Popul. Biol.* 22, 382–391 (1982)
6. Song, J., Yu, J.: *Population System Control*. Springer, Berlin (1988)

---

<sup>2</sup>2000 yılındaki nüfusun 1,264 milyar olduğu tahmin edilmektedir. Kişi başına düşen gelir 1980 ve 2000 yılları arasında yaklaşık olarak \$200’dan \$1.000’e yükselmiştir. Aynı zamanda, cinsiyet oranı, esas olarak cinsiyet seçici kürtaj nedeniyle, erkek çocuklara karşı aşırı derecede önyargılı hale gelmiştir



## Bölüm 26

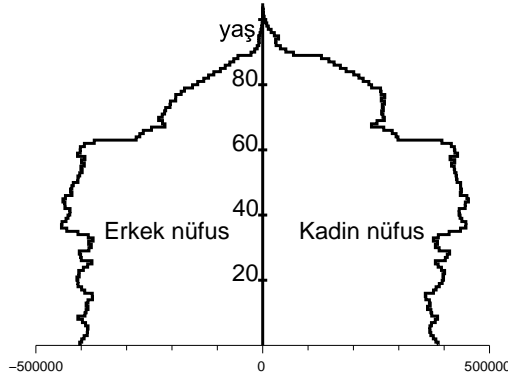
### Bazı güncel sorunlar

Bu bölümde matematiksel nüfus dinamiği alanındaki bazı güncel sorunlara kısa bir genel bakış sunulmaktadır: demografide nüfusun yaşlanması; epidemiyolojide yeni ortaya çıkan hastalıklar (AIDS, SARS, vektör kaynaklı hastalıklar...) ve aşılama politikası; ekolojide balıkçılık politikaları; popülasyon genetiğinde genetiği değiştirilmiş organizmaların yayılması. Fransa'da bu sorunların modellenmesi üzerine çalışan uzman kurumlardan bahsedilmektedir. Araştırma çalışmalarının çeşitli yönleri de vurgulanmaktadır.

Demografi alanında son birkaç on yılda nispeten yeni bir sorun ortaya çıkmıştır: nüfusun yaşlanması. Bu sorun sadece Fransa'da değil (Şekil 26.1), diğer birçok Avrupa ülkesinde ve Japonya'da da endişe konusudur. Önemli ekonomik ve sosyal sonuçları vardır: emeklilik sistemleri, göç politikaları vb. Fransa'da yaşlanma olgusunu analiz etmeye çalışan matematiksel modeller Ulusal Demografik Çalışmalar Enstitüsü (INED) ve Ulusal İstatistik ve Ekonomik Çalışmalar Enstitüsü (INSEE) tarafından geliştirilmektedir. Demografik projeksiyonların zorluklarından biri, doğum oranlarının on yıl öncesinden bile öngörülemeyen zaman içinde önemli ölçüde değişebileceği gerçeğinde yatmaktadır. Bu durum özellikle 1985 yılındaki Fransız nüfusu için yapılan projeksiyonlara 1968 yılında bakıldığında çarpıcı bir şekilde görülmüştür: bu projeksiyonlar 1970'li yıllarda doğum oranında meydana gelen düşüşü öngörememiştir. Yanlış olduğu ortaya çıkan matematiksel modellere dayalı tüm tahminleri, özellikle de medyada yankı bulanları gözden geçirmek ilginç olacaktır. Böylece, Çin'in tek çocuk politikasıyla ilgili bölümü okuduktan sonra okuyucuya zaten şüpheli görünmüş olabilecek kitabın "ilerleme" izlenimini desteklenecektir. Diğer konuyla ilgili olarak ise yeni bir sorun gündemdedir: önümüzdeki birkaç on yılda beklenen hızlı yaşlanma olgusunu önlemek için var olan politikanın nasıl yumuşatılacağı. Tartışmaya yine matematiksel modeller katkıda bulunmaktadır.

Epidemiyolojide, son otuz yılda küresel olarak ortaya çıkan yeni sorunlar arasında, AIDS salgınının alevlenmesi özellikle dikkat çekicidir. Bazı modeller Rusya, Hindistan veya Çin gibi daha yeni enfekte olmuş ülkelerde salgının geleceğini tahmin etmeye çalışmaktadır. Salgının Batı Avrupa ve Kuzey Amerika'da olduğu gibi yavaşlayıp yavaşlamayacağını ya da bazı Sahra

Şekil 26.1: Fransız nüfusunun 1 Ocak 2010 tarihindeki yaş piramidi. Kaynak: www.insee.fr.

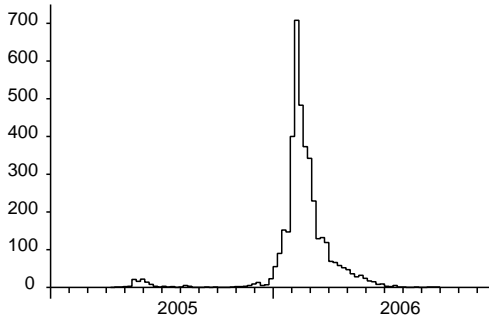


altı ülkelerde olduğu gibi nüfusun önemli bir yüzdesine ulaşmış ulaşmaya-çağını tahmin etmek zordur. Afrika'da Ebola, Kuzey Amerika'da Batı Nil ateşi, SARS (Şiddetli Akut Solunum Sendromu), kuş gribi, chikungunya veya H1N1 influenza gibi yeni ortaya çıkan diğer hastalıkların hepsi matematiksel modellerle incelenmiştir, ancak kuşkusuz çok az başarı elde edilmiştir.

SARS için modelleme zorluklarından biri, salgının her ülke içinde nispeten sınırlı kalması ancak ülkeden ülkeye (Hong Kong ve Çin, Singapur, Kanada...) çok hızlı yayılabilmesiydi. Her yeni odakta salgın eğrilerinin rastgele karakteri ihmal edilememeliydi. Ancak, bölüm 16 ve 22'de gördüğümüz gibi, stokastik modelleri ele almak genellikle daha zordur.

2005-2006 yılları arasında Reunion Adası'nda (Hint Okyanusu'nda bir Fransız deniz aşırı toprağı) meydana gelen chikungunya salgını için bazı modeller Ross'un sıtma için geliştirdiği modelden esinlenmiştir (bkz. Bölüm 12), her iki hastalık da sivrisinekler tarafından bulaştırılmaktadır. Dikkate alınması gereken önemli bir husus da mevsimselliğin etkisidir. Gerçekten de sivrisinek nüfusu güneydeki kış aylarında azalmakta ve böylece hastalığın bulaşmasını azaltmaktadır. Bu durum, ada nüfusunun sadece bir kısmını kapsayan yaklaşık otuz pratisyen hekimden oluşturulan küçük bir ağ ile her hafta bildirilen yeni vaka sayısını gösteren Şekil 26.2'de görülebilir. Ağda, Eylül ve Ekim 2005'te birkaç hafta boyunca yeni vaka tespit edilmemesine rağmen hastalığın bulaşmasının hala devam ettiği görüldü. Ulusal Sağlık ve Tıbbi Araştırma Enstitüsü'nde (INSERM) ve Tropikal Araştırma Enstitüsü'nde (IRD) salgının matematiksel modelleri geliştirildi. Bu modellere rağmen hiç kimse salgının sadece birkaç bin kişiye bulaştığı 2005 yılının

güney kıyı sona ermeden sönmeyeceğini öngöremedi. Sonunda ada nüfusunun neredeyse üçte biri, yani yaklaşık 266.000 kişi enfekte oldu. Bu durum, salgınların geleceğini tahmin etmenin oldukça zor olabileceğini ve bir salgının ilk günlerinde küçük mü yoksa büyük bir salgın mı olacağını ayırt etmenin o kadar da kolay olmadığını göstermektedir. Hava tahmini ile bir paralellik kurulabilir. Bu tür tahminler günümüzde okyanus ve atmosferin karmaşık matematiksel modellerinin yoğun bilgisayar simülasyonlarına dayanmaktadır. Bununla birlikte, birkaç günün ötesindeki tahminler güvenilir değildir.



Şekil 26.2: 2005–2006 yıllarında Reunion Adası'nda görülen chikungunya salgını. Zamanın bir fonksiyonu olarak küçük bir doktor ağı tarafından haftalık bildirilen yeni vaka sayısı. İlk küçük zirveye Mayıs 2005'te, ikinci büyük zirveye ise Şubat 2006'da ulaşılmıştır. Salgının gerçek boyutunu elde etmek için bu şekildeki rakamların yaklaşık 67 ile çarpılması gerekmektedir. Kaynak: [www.invs.sante.fr](http://www.invs.sante.fr).

Daha teorik bir bakış açısıyla, chikungunya salgını, çevrenin mevsimsel (örneğin periyodik) dalgalanmalara sahip olduğunu varsayan modellerde temel üreme sayısı  $\mathcal{R}_0$  kavramının nasıl uyarlanacağı sorusunu gündeme getirmiştir. Adaptasyon o kadar kolay değildir ve bu durum  $\mathcal{R}_0$  parametresinin 2009 H1N1 influenza pandemisi gibi mevsimsellikten etkilenen diğer salgın hastalıklar için nasıl kullanıldığına dair bazı endişelere yol açmaktadır.

Modelcilerin analiz etmeye çalıştığı ve giderek artan bir başka sorun da ilaç direncidir (antibiyotikler, antimalaryal ilaçlar...). Yine epidemiyoloji alanında, Daniel Bernoulli ve d'Alembert'in zamanından beri tekrarlanan, aşı enjeksiyonu potansiyel bir risk taşıdığına maliyet ve faydaların nasıl dengeleneceği sorusu hala tartışmalıdır ve riske karşı duyarlılık değiştiğinde de böyle

kalmaya devam edebilir. Bu nedenle, hepatit B aşısının çok az sayıda vaka ciddi komplikasyonlara neden olabileceğine dair bazı tespitlerin ardından, Fransız Sağlık Bakanlığı 1998 yılında, bu aşının riski hepatit B virüsü enfeksiyonundan ölme riskiyle karşılaştırıldığında ihmal edilebilir görünse bile, okullardaki aşılama kampanyasını durdurmuştur.

Ekolojide balık popülasyonlarının dinamiklerinin incelenmesi hala birçok sorun teşkil etmektedir. Bununla birlikte, balıkçılık kotalarının ve diğer kısıtlamaların seçimi için bilimsel bir temel teşkil etmesi beklenmektedir. Biscay Körfezi'nde hamsinin ve Akdeniz'de kırmızı orkinosun aşırı avlanması sadece iki yeni örnektir. Balık stoklarının tahmini genellikle güvenilir olmadığından, bu tür verileri kullanan modeller dikkatle değerlendirilmelidir. Fransa'da bu tür çalışmalar çoğunlukla Denizden Yararlanma Araştırma Enstitüsü (IFREMER) tarafından yürütülmektedir. Bazı matematiksel modeller Uluslararası Balina Avcılığı Komisyonu'nun geçmiş kararlarında da rol oynamıştır.

Popülasyon genetiğinde, genetiği değiştirilmiş organizmaların yayılması da bazı araştırmacıların Fisher'inkinden esinlenen "reaksiyon-difüzyon" modellerini kullanarak incelemeye çalıştıkları bir tartışma konusudur (bkz. Bölüm 20). Bu, Ulusal Tarımsal Araştırma Enstitüsü'nün (INRAE) çalışma alanıdır.

Araştırmanın daha teorik tarafında ise şunlar sayılabilir:

- Difüzyon denklemleri (bkz. Bölüm 20) veya yaş yapılı denklemler (bkz. Bölüm 16) gibi kısmi diferansiyel denklemler üzerine yapılan çalışmalar;
- Salgın hastalıkların yayılmasını modelleyen rastgele ağlar ve deterministik yaklaşımlar arayanlar da dahil olmak üzere, uzamsal boyutu olan veya olmayan stokastik modeller üzerine yapılan çalışmalar (bkz. Bölüm 16 ve 22).

Bu tür araştırmalar çoğunlukla uygulamalı matematikçiler tarafından yürütülmektedir. Son yıllarda Fransız üniversitelerinde ve diğer yükseköğretim kurumlarında matematiksel biyoloji alanında çeşitli yüksek lisans dersleri verilmeye başlanmıştır.

Diğer bilimsel alanlarda olduğu gibi, nüfus dinamiklerinin matematiksel çalışması da esas olarak şu yollarla organize edilmektedir:

- "öğrenilmiş topluluklar": Hollanda Teorik Biyoloji Derneği (1970'ten beri), Matematiksel Biyoloji Derneği (1973), Frankofon Teorik Biyoloji Derneği (1985), Çin Matematiksel Biyoloji Derneği (1985), Japon Matematiksel Biyoloji Derneği (1989), Avrupa Matematiksel ve Teorik

Biyoloji Derneği (1991), Latin Amerika Matematiksel Biyoloji Derneği (2002), vb.

- alana özgü dergiler: *Bulletin of Mathematical Biology* (1939'dan beri), *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), vb.
- konferanslar (Matematiksel Biyoloji Derneği Yıllık Toplantısı, Hesaplamalı ve Matematiksel Popülasyon Dinamikleri, Avrupa Matematiksel ve Teorik Biyoloji Konferansı vb.)

Burada yalnızca matematik ile nüfus dinamiği uygulamaları arasındaki arayüzde yer aldığı açıkça iddia edilen unsurlara atıfta bulunulmuştur. Ancak her bir özel alan için (demografi, ekoloji, popülasyon genetiği, epidemiyoloji vb.), değişken düzeyde matematiksel modelleme içeren benzer unsurlar bulunabilir.

Sonuç olarak, ilgilenen okuyucu *World Wide Web*'de bulunan orijinal makalelere göz atmaya davet edilmektedir. Adresler her bölümün sonundaki referanslarda verilmiştir. Ronald Fisher'ın bir zamanlar Mendel hakkında yazdığı gibi:

“Bilim Tarihi, öğretmenler tarafından ikinci el materyallerin kullanılmasından ve bunun sonucunda geçmişin büyük keşiflerinin yapıldığı koşulların ve entelektüel atmosferin unutulmasından büyük zarar görmüştür. Birinci elden bir çalışma her zaman öğretici ve çoğu zaman sürprizlerle doludur.”

### **Daha fazla okuma**

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/)

## Şekil

- s. 5. Thomas Murray (yaklaşık 1687) tarafından çizilen portre Londra'daki Royal Society tarafından saklanmaktadır. Chapman, S.: Edmond Halley, F.R.S. 1656–1742. *Notes Rec. R. Soc. Lond.* 12, 168–174 (1957) © The Royal Society.
- s. 11. Emanuel Handmann tarafından yapılan portre (1753) Basel Sanat Müzesi'nde sergilenmektedir. *Leonhard Euler 1707–1783, Beiträge zu Leben und Werk.* Birkhäuser, Basel (1983)
- s. 17. Bir zamanlar *Petri Kirche* tarafından tutulan portre, muhtemelen 1945'teki Berlin Savaşı sırasında yok edildi. Reimer, K.F.: Johann Peter Süssmilch, seine Abstammung und Biographie. *Arch. soz. Hyg. Demogr.* 7, 20–28 (1932)
- s. 23. Portrait by Johann Niclaus Groot (ca. 1750–1755) held by the Naturhistorisches Museum in Basel. Speiser, D.: *Die Werke von Daniel Bernoulli*, Band 2. Birkhäuser, Basel (1982)
- s. 30. Maurice Quentin de La Tour tarafından yapılan portre (1753) Paris'teki Louvre Müzesi'nde sergilenmektedir.
- s. 33. John Linnell tarafından çizilen portre (1833) *Haileybury College*, İngiltere'de bulunmaktadır. Habakkuk, H.J.: Robert Malthus, F.R.S. (1766-1834). *Notes Rec. R. Soc. Lond.* 14, 99–108 (1959)
- s. 37. Flameng tarafından gravür (1850). Quetelet, A.: Pierre-François Verhulst. *Annu. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 16, 97–124 (1850)
- s. 42. Heyde, C.C., Seneta, E.: I. J. Bienaymé, *Statistical Theory Anticipated.* Springer (1977) © Académie des sciences, Institut de France.
- s. 42. Brun, J., Robinet, A. (éd.): *A. Cournot, études pour le centenaire de sa mort.* Economica / Vrin, Paris (1978)
- s. 46. Bateson, W.: *Mendel's Principles of Heredity.* Cambridge University Press (1913)

- s. 51. Pearson, K.: *The Life, Letters, and Labors of Francis Galton*, vol. 1. Cambridge University Press (1914)
- s. 51. Watson'ın Cambridge Üniversitesi Trinity College Kütüphanesi'ndeki portresi. Kendall, D.G.: Branching processes since 1873. *J. Lond. Math. Soc.* 41, 385–406 (1966)
- s. 57. Alfred J. Lotka Belgeleri. © Princeton University Library.
- s. 62. Titchmarsh, E. C.: Godfrey Harold Hardy 1877–1947. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 6, 446–461 (1949)
- s. 65. Stern, C.: Wilhelm Weinberg. *Genetics* 47, 1–5 (1962)
- s. 68. G.H.F.N.: Sir Ronald Ross 1857–1932. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 1, 108–115 (1933) © The Royal Society.
- s. 76. Whittaker, E.T.: Vito Volterra 1860–1940. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 3, 690–729 (1941)
- s. 81. Yates, F., Mather, K.: Ronald Aylmer Fisher, 1890–1962. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 9, 91–120 (1963) © The Royal Society/Godfrey Argent Studio.
- s. 85. Yates, F.: George Udny Yule. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 8, 308–323 (1952)
- s. 93. Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.): *Statisticians of the Centuries*. Springer (2001)
- s. 102. [britannica.com/EBchecked/topic/252257/J-B-S-Haldane](http://britannica.com/EBchecked/topic/252257/J-B-S-Haldane)  
© Bassano and Vandyk Studios.
- s. 110. Hill, W.G.: Sewall Wright, 21 December 1889–3 March 1988. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 36, 568–579 (1990) © Llewellyn Studios, Chicago.
- s. 105. Nybølle, H.C.: Agner Krarup Erlang f. 1. Januar 1878 - d. 3. Februar 1929. *Mat. Tidsskr. B*, 32–36 (1929)
- s. 105. Nørdlund, N.E.: Johan Frederik Steffensen in memoriam. *Nordisk Mat. Tidsskr.* 10, 105–107 (1962)
- s. 119. Tikhomirov, V.M.: A.N. Kolmogorov. In: Zdravkovska, S., Duren, P.L. (eds.) *Golden Years of Moscow Mathematics*, 2nd edn., 101–128. American Mathematical Society (2007)

- 
- s. 119. *I. G. Petrowsky Selected Works Part I*. Gordon and Breach, Amsterdam (1996) © Taylor and Francis Books UK.
  - s. 124. Fotoğraf Denys Kempson tarafından çekilmiştir. Crowcroft, P.: *Elton's Ecologists, a History of the Bureau of Animal Population*. University of Chicago Press (1991)
  - s. 127. © Geoffrey Grimmett.
  - s. 133. Charlesworth, B., Harvey, P.: John Maynard Smith, 6 January 1920–19 April 2004. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 51, 253–265 (2005) © The Royal Society.
  - s. 133. Harman, O.: *The Price of Altruism*. W. W. Norton, London (2010)
  - s. 139. © Samuel Schlaefli / ETH Zürich.
  - s. 147. Selected works of J. Song. *Science Press*, Beijing (1999) © Song Jian.



# İçindekiler

1	Fibonacci dizisi (1202)	1
2	Halley'in yaşam tablosu (1693)	4
3	Euler ve nüfusların geometrik büyümesi (1748–1761)	10
4	Daniel Bernoulli, d'Alembert ve çiçek hastalığının inokülasyonu (1760)	22
5	Malthus ve geometrik büyümenin önündeki engeller (1798)	33
6	Verhulst ve lojistik denklem (1838)	37
7	Bienaymé, Cournot ve soy isimlerinin yok oluşu (1845–1847)	42
8	Mendel ve kalıtım (1865)	46
9	Galton, Watson ve soy tükenmesi sorunu (1873–1875)	50
10	Lotka ve istikrarlı nüfus teorisi (1907–1911)	57
11	Hardy-Weinberg kuralı (1908)	62
12	Ross ve sıtma (1911)	67
13	Lotka, Volterra ve av-avcı sistemi (1920–1926)	73
14	Fisher ve doğal seçim (1922)	80
15	Yule ve evrim (1924)	84
16	McKendrick ve Kermack salgın modellemesi üzerine (1926–1927)	92
17	Haldane ve mutasyonlar (1927)	101
18	Erlang ve Steffensen yok olma problemi üzerine (1929–1933)	105
19	Wright ve rastgele genetik sürüklenme (1931)	110

---

<b>20 Genlerin yayılımı (1937)</b>	<b>116</b>
<b>21 Leslie matrisi (1945)</b>	<b>123</b>
<b>22 Perkolasyon ve salgın hastalıklar (1957)</b>	<b>127</b>
<b>23 Oyun teorisi ve evrim (1973)</b>	<b>133</b>
<b>24 Kaotik popülasyonlar (1974)</b>	<b>139</b>
<b>25 Çin'in tek çocuk politikası (1980)</b>	<b>147</b>
<b>26 Bazı güncel sorunlar</b>	<b>154</b>

Bu kitap, genetik, ekoloji, epidemiyoloji ve demografi ile yakından ilişkili kuramsal bir alan olan ve matematiğın önemli katkıları sağladığı nüfus dinamiklerinin tarihinin izini sürmektedir. Euler ve Malthus'tan Çin'in tek çocuk politikasına kadar üstel büyüme modellerinin gelişimi, Mendel yasaları ve soyun tükenmesi sorunundan salgın hastalıkların yayılmasına kadar stokastik modellerin gelişimi, kaotik bir nüfusta zorunluluk ve şansın etkileşimi gibi, bu alnadaki birçok önemli konunun ortaya çıkışını gözden geçirmektedir.

Makine çevirisindeki son gelişmelerle birlikte, bilimsel literatürde tek bir dilin fiili tekeli gerekçesini yitirmektedir. Üniversitelerde giderek artan dilsel yabancılaşma tersine çevrilebilir. Özenle gözden geçirilmiş bu Türkçe çeviri bu yeni yolu desteklemektedir.

ISBN : 979-10-396-8086-8



9 791039 680868

15€