KUNGL. VETENSKAPS-
OCH VITTERHETS-SAMHÄLLET
I GÖTEBORG

TILLVÄXT ELLER UTDÖENDE
– ett matematiskt mönster i biologi och samhälle

av

PETER JAGERS

Särtryck ur

ÅRSBOK 2013

Matematiska mönster eller strukturer återfinns överallt. Geometrins cirklar, koner, romber och trianglar härrör från geometrin, det vill säga lantmäteriet. Det elementära räknandet av antal leder till aritmetiken, och studiet av krafter och rörelse till den matematiska analysen. Osäkerhet och variation i observationer för till sannolikhetskalkyl och statistisk vetenskap.

De matematiska mönstren är dock inte identiska med sina fenomen. De mejslar ut eller renodlar egenskaper, bortser från störande detaljer, och bygger sin egen teori. Inom denna kan man så vinna ny kunskap, med den logiska deduktionens kraft. Ofta sprider denna matematiska kunskap ljus över de empiriska fenomen som teorin är född ur eller avser att beskriva. Ibland dominerar till och med den matematiska strukturens egenskaper situationen: i många sammanhang är hjulets cirkelform viktigare än dess materialegenskaper. I andra fall samspelar matematiska aspekter med andra, och i somliga sammanhang, tyvärr, kan matematiken bli till en mystifierande slöja.

Idealet är att en matematisk struktur skall förena enkelhet med en uppsjö av härledbara egenskaper, vilka i sin tur besitter en stor genomslagskraft i konkreta tillämpningar. Sådana finns det märkligt många. En är reproduktionens fundamentala mönster. Det utgörs av en mängd eller, som man ofta säger i dessa sammanhang, en population av individer, där mängdens storlek och sammansättning förändras genom att individerna genererar nya individer men själva lämnar scenen. Det återfinns, naturligtvis, i biologin men också i fysikens partikelvärld, och förstås i samhällen uppbyggda av biologiska varelser.

I den moderna sannolikhetsteorin introducerades det, i ett samhälleligt sammanhang, av en av 1800-talets intellektuella föregångsgestalter, Darwins kusin Sir Francis Galton. I än högre grad än de flesta av oss var han både djupt originell och ett barn av sin tid. Han upptäckte fingeravtrycken och gjorde dem till kriminologiska verktyg. Han var rasist, eller åtminstone rashygieniker, i den tradition som under 1900-talets första hälft kom att vinna visst burskap även här i Sverige. Det var han som började med skallmätningar. Men det var också han som introducerade det fruktbara begreppet korrelation. Han var ohejdbar i sin rationalism och gjorde en statistisk studie av bönens effektivitet genom att jämföra förlisningar av skepp med och utan skeppspräst.

Oroad av vad han kallade ”de ädla familjernas förfall” formulerade Galton för 140 år sedan Problem 4001 i Educational Times: Ett antal män med olika efternamn koloniserar ett område. I varje generation förblir en fix andel barnlös, en annan andel får en son (som överlever till vuxen ålder), en andel får två sönder osv. Bestäm sannolikheten för att ett släktnamn skall dö ut. Givetvis förutsätts att efternamn ärvs från far till son.

Formuleringen är pittoresk och präglad av sin tid. Men det är lätt att se att den ställer en fråga av stor allmän vikt: Hur bestäms populationers överlevnad av individernas reproduktion? Galton var inte först. Trettio år tidigare hade den franske statistikern I. J. Bienaymé oroat sig över den franska lantadelns utdöende. Redan Malthus observerade mot slutet av sin berömda *Essay on the Principle of Population, as it Affects the Future Improvements of Society* (1798) att under två sekler 379 av borgerskapets 487 släkter i Bern hade dött ut. En naturlig fråga är då om ett frekvent utdöende av släkter eller andra delpopulationer är ett naturligt inslag i utvecklingen av växande befolkningar eller något som antyder ett hot eller en förändring, till exempel degeneration av adliga ätter.

Det kom bara in ett förslag till lösning av Problem 4001, och det gjorde, som Galton uttryckte det, en ”förskräcklig röra” av det hela. Galton vände sig till kyrkoherden H.W. Watson i Berkswell, Coventry, som han kände från Cambridge och visste var en skicklig matematiker. Watson var fortsatt vetenskapligt aktiv med monografier om elektromagnetism, geometri och kinetisk gasteori på sin meritlista. Han kom på den lösningsmetod, som fortfarande är den vanliga, och som förresten överensstämde med den Bienaymé hade använt – utan Galtons vetskap. Utslocknandesannolikheten måste uppfylla en enkel fixpunktsekvation. Denna har alltid lösningen 1, som ju skulle säga att utdöendet är oundvikligt. Tyvärr förbisåg Galton och Watson att ekvationen också kunde ha andra lösningar och publicerade 1875 sin deprimerande konklusion:

”Alla efternamn går mot utdöende … och detta resultat hade man kunnat vänta sig, ty ett förlorat släktnamn kan aldrig återskapas ... Detta resultat får inte förväxlas med den manliga befolkningens utdöende, ty ... vi har (i många fall) en obegränsad tillväxt av den manliga populationen (i sin helhet).”

Man kan fråga sig hur högt begåvade personer som Galton och Watson kunde hamna i detta märkliga resonemang om att alla släkter skulle dö ut utan att samma öde skulle drabba befolkningen som helhet. Svaret kanske främst står att finna i Malthus observation: ett frekvent men inte totalt utdöende av släkter kan mycket väl gå hand i hand med en snabb tillväxt av helheten. Frågan hade ju väckts av observationen att många släkter hade dött ut, och som man ropade fick man svar.

Om man vill, kan man också spekulera i påverkan av föreställningar som florerade vid denna tid och som kunde underbygga tanken att allt måste dö ut. Prefascistiska samhällsteorier ville se nationer och folk (och varför inte släkter) som organismer med eget, ändligt liv. Man fascinerades av det romerska imperiets fall och diskuterade den västerländska civilisationens nödvändiga undergång.

Omvärlden tycks inte heller ha reagerat. En på sin tid i Sverige känd statsvetare och konservativ riksdagsman, professorn Pontus Fahlbeck i Lund, författare till ett monumentalverk över Sveriges adel (1898), polemiserade dock mot Galton och Watson, i försvar för (åtminstone den svenska) adelns obändiga livskraft: “Galton, som med vanlig vetgirighet upptagit frågan, har genom sakkunnig person sökt utreda … i hvilken omfattning … släkterna måste dö ut ... Men om detta förlopp (utdöendet) grundar sig på en matematisk lag, så är det väl nödvändigt som den? Och huru går det då med våra slutsatser ... att ingen nödvändighet bjuder ätterna att dö? Ligger ej häruti en motsägelse? … Dock, de matematiska kalkylerna, … , se obevekliga ut, men äro i sak ganska oskyldiga. Nödvändigheten ligger bunden uti dem som den elektriska strömmen i en sluten ledning; den kommer ej ur dem och har ingen makt öfver verkligheten.” (s. 133-134).

Felräkningen upptäckte Fahlbeck inte. Hans argumentation andas mer en allmän skepsis mot matematisk-logiska resonemangs relevans för förståelsen av vår omvärld, kanske inte helt ovanlig bland den tidens sturska humanister. I dag finns, på gott och ont, en större respekt för matematiska uträkningar av samhälleliga och särskilt ekonomiska sammanhang, inte alltid korrekta.

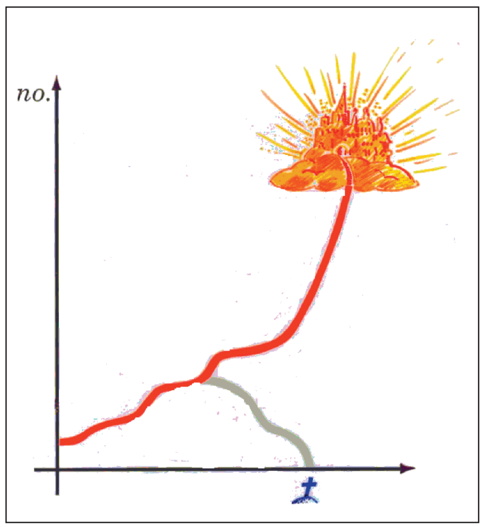
Det skulle dröja hela femtio år innan den store fysiologen, genetikern och publicisten J.B.S. Haldane kom sanningen på spåren. Om genomsnittsreproduktionen är större än ett, så har den ekvation som bestämmer utslocknanderisken en rot till, utöver lösningen ett. Denna är strikt mindre än ett och ger den riktiga utslocknandesannolikheten. Men med realistiska reproduktionstal ligger den ofta nära ett. I naturen eller i mänskliga populationer före den moderna medicinens genombrott är utslocknandesannolikheter kring 0,75 inte ovanliga, och detta trots att genomsnittsantalet barn per kvinna kan ligga högt. I sådana fall råder en brutal dikotomi. Antingen dör befolkningen ut eller också växer den exponentiellt, såsom Malthus hävdade. Under den exponentiella tillväxten fortsätter emellertid det frekventa utdöendet. Om utslocknandesannolikheten är 0,75 kommer endast var fjärde individ i den snabbt växande populationen att ge upphov till en släkt som inte dör ut. Det var detta som Malthus och Galton hade observerat, inte vad de felaktigt konkluderade, att alla släkter måste dö ut.

Exempel: Överlevnadssannolikheter för nordatlantiska sälar

- *Sannolikheten att en nyfödd säl överlever sitt första levnadsår är 0,6 och chansen att en ettåring skall klara sitt andra levnadsår 0,8. Sedan är sannolikheten större, ungefär 0,95 per år fram till 30-årsåldern.*
- *De första tre levnadsåren får honan inga barn. Det fjärde en dotter med sannolikheten 0,2 och sedan med sannolikheten 0,45 per år.*
- *En släkt med en stammoder dör ut med sannolikheten q=0,65. Genomsnittsantalet döttrar/hona = 3. Den Malthusiska parametern (den exponentiella tillväxttakten) är 0,11, och populationsstorleken fördubblas på sex år! (Om inget hindrar detta. Men det gör det ju.)*

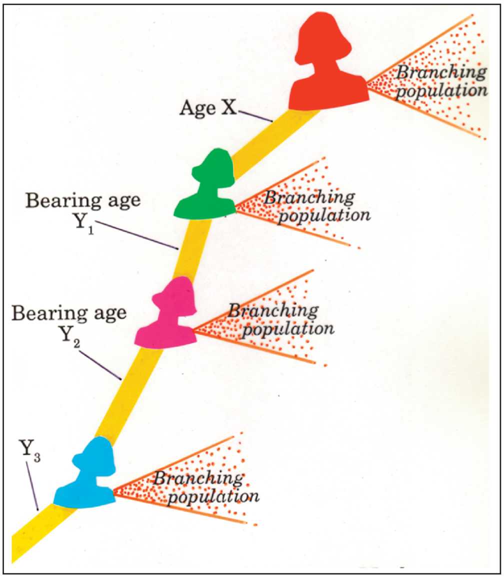
Den snabba, exponentiella tillväxten av storlek är kombinerad med stabilisering av populationens sammansättning. Redan Euler (1707–1783) kände till vad som med ett något missvisande namn kallas den stabila åldersfördelningen. Det rör sig nämligen inte om en utan *många* fördelningar, som bestäms av populationens exponentiella tillväxttakt, den så kallade Malthusiska parametern, och av individernas livslängdsfördelning. Den uppträder som gränsvärde av den empiriska åldersfördelningen i varje population, som inte dör ut. Men detta gränsvärde kommer inte ensamt. Om det finns olika genotyper av individer, kommer typfördelningen att stabiliseras, liksom egenskaper som beror av individens relation till sina släktingar. Detta är den matematiska bakgrunden till organismernas stabila släktträd, det som brukar kallas deras fylogeni.

Ett långt enklare exempel ledde för över trettio år sedan mig in på dessa ting. Göteborg hade på denna tid en känd alkoholläkare, Carl Gustav Berglin. I sin praktik hade han observerat att många av hans klienter var förstfödda, drygt hälften om man räknar ensambarn som förstfödda. Som pensionär hade han nu fått tid att grunna närmare på sina iakttagelser och insett att han inte var den förste som hade förvånats över den stora andelen förstfödda i olika grupper. Redan Galton hade hävdat att statsmän tenderade att vara förstfödda och de förstfödda verkade överrepresenterade överallt, alltifrån poeter till alkoholiserade göteborgare. Berglin hade då utfört enkla simuleringsexperiment med hjälp av ritade släktträd och kommit fram till att detta var ett sannolikhetsteoretiskt fenomen. Proportionen förstfödda i mänskliga populationer låg nämligen mycket högre än vad en naiv analys pekade på.



Om p_k *betecknar sannolikheten att få* k *barn,* $k = 0, 1, 2, 3, \ldots$*, är utslocknandesannolikheten för en familj med en anmoder lika med* q*, där* q *är den minsta positiva lösningen till ekvationen* $q = p_0+p_1q+p_2q^2+p_3q^3+\ldots$ *. Den är mindre än ett om genomsnittsantalet barn per individ är större än ett. Med sannolikheten* q *dör släkten ut, med sannolikheten* $1-q$ *växer den exponentiellt. Därvid stabiliseras sammansättningen.*

Bild: Eva Engstrand



En individ slumpmässigt vald ur populationen, "Ego", ger upphov till en population av efterkommande, en förgreningsprocess av den art vi har beskrivit. Men hon har också en historia, som kan beskrivas sannolikhetsteoretiskt. Denna utgör hennes stabila släktträd.

Bild: Eva Engstrand

Berglin sökte nu kontakt med mig, och jag kunde visa att andelen förstfödda i växande populationer måste stabilisera sig kring ett tal som med realistiska siffror för mänskliga populationer låg kring 50%, trots att antalet barn per mamma, i en population som inte dör ut, ligger kring tre. Detta ledde så vidare till upptäckten av hela den stabila släktstrukturen i växande populationer.

Men i verkligheten, i en ändlig värld, kan ju inte den exponentiella tillväxten fortgå i evighet. I den matematiska modellen är reproduktionssannolikheterna givna. Med en sannolikhet förblir du barnlös, med en annan får du ett barn, med ytterligare en två och så vidare. Utifrån detta bestämmer vi chansen att dina efterkommande ska fortleva och härleder satser om exponentiell tillväxt och stabilisering av egenskaper. Men i verkligheten påverkas ju sannolikheten för reproduktion, åtminstone när populationen blir stor, av dennas samspel med omvärlden. I en population vars storlek närmar sig vad dess miljö kan bära, avtar reproduktionen.

Förenklat kan man med ekologiskt språkbruk tala om att varje habitat har en bärighet eller kritisk kapacitet för ett visst species. Är populationen mindre än bärigheten, tenderar den att växa. Reproduktionen är vad man brukar kalla superkritisk, det vill säga att genomsnittsantalet barn per individ överskrider ett. Är däremot populationen för stor för sin omgivning, blir reproduktionen subkritisk.

I traditionell analys av sådana populationer, baserad på differentialekvationer, kan man härleda två stabila populationsstorlekar. Den ena är noll, och svarar mot utdöende. Den andra är en populationsstorlek lika med vad miljön förmår bära. Den första lösningen är verkligt stabil, en utdöd population förblir utdöd. Men den senare är tyvärr en chimär eller produkt av modelleringsförenklingen. Eftersom verkligheten präglas av variation, kommer populationen gång på gång att lämna den skenbara stabilitet som bärigheten erbjuder. Varje sådan utflykt innebär en risk för utdöende, som förr eller senare måste realiseras. Detta framgår också av dagens mer sofistikerade sannolikhetsteoretiska modeller. Man kan bevisa att alla begränsade populationer måste dö ut. Givetvis gäller detta för populationer som inte lever i balans med sin omvärld utan urholkar dess bärkraft, men tyvärr också dem som inte minskar bärkraften hos sitt habitat. I den meningen hade Galton och Watson rätt. I dessa mer realistiska modeller för populationsdynamik är utslocknandesannolikheten ett.

Hur lång är då vår tid på jorden? Här kan det vara tid för ett tröstens ord. Om bärigheten är ett stort tal, som vi kan kalla *K*, blir tiden till utdöende exponentiell i *K*, det vill säga oerhört lång. (Att ett tal är exponentiellt i *K* betyder att dess storleksordning kan skrivas som ett lämpligt tal, större än ett, upphöjt till *K*. 10^K är en etta med *K* nollor efteråt.) Redan med $K = 100\,000$, kommer enkla populationer, som inte dött ut i initialskedet utan nått upp i storleksordningar i närheten av *K* att överleva i 3000 generationer (Klebaner m.fl., 2011). Och med större miljöer, som kan härbärgera miljoner individer, så länge miljön inte urholkas, handlar det om ofattbart stora tal. Långt före utslocknande av dessa skäl kommer jorden att vara obeboelig på grund av solens expansion!

Låt mig sammanfatta:

En ny population, som kommit till ett område på något sätt, genom mutation eller immigration, kommer antingen att dö ut fort, eller också ta området i besittning och växa upp till bärigheten *K*. På grund av den exponentiella tillväxttakten går detta snabbt och tillväxtfasen är relativt kort, logaritmisk i *K*. Väl uppe i den kritiska kapacitetens nivå kommer populationsstorleken att oscillera kring denna under en mycket lång tid, vars varaktighet är exponentiell i K. Sedan dör den ut på en tid som åter är logaritmisk i bärigheten (Jagers, Klebaner och Sagitov, 2007). Under tillväxtfasen stabiliseras populationens sammansättning: åldersfördelningen, fördelningen över olika typer av individer, men också släktträdens fördelning. En typisk fylogeni uppstår.

Och all denna teori, med alla sina tillämpningar, går tillbaka till den oskyldiga felbesvarade fråga som Galton ställde 1873, oroad över den bristande livskraften hos den samtida engelska överklassen.

Referenser

Euler, L. (1767), Recherches générales sur la mortalité et la multiplication du genre humain. *Histoire de l'Academie Royale des Sciences et Belles-Lettres anné 1760*. Berlin (1767)

Fahlbeck, P. (1898), *Sveriges adel, statistisk undersökning öfver de å riddarhuset introducerade ätterna* del I (1898) & II (1902)

Galton, F. and Watson, H.W. (1875), On the probability of the extinction of families. *J. Anthropol. Soc. London*, 4, 138-144 (1875).

Haccou, P., Jagers, P. and Vatutin, V. A. (2005), *Branching Processes: Variation, Growth and Extinction of Populations*. Cambridge University Press (2005).

Jagers, P. and Klebaner, F. C. (2011), Population size dependent, age structured branching processes linger around their carrying capacity. *J. Appl. Prob*. 48A, 249-260 (2011).

Jagers, P., Klebaner, F.C. and Sagitov, S. (2007), On the path to extinction. *Proc. Nat. Acad. Sci*. 104, 6107-6111 (2007).

Jagers, P. and Nerman, O. (1996), The asymptotic composition of supercritical multitype branching populations. *Springer Lecture Notes in Mathematics, 1626*, 40-54 (1996).

Klebaner, F. C., Sagitov, S., Vatutin, V. A., Haccou, P, and Jagers, P. (2011), Stochasticity in the adaptive dynamics of evolution: the bare bones. *J. Biol. Dyn*. 5, 147-162 (2011).

Malthus, T.R. (1798), *An Essay on the Principle of Population, as it Affects the Future Improvements of Society, with Remarks on the Speculations of Mr. Godwin, M. Condorcet, and Other Writers*. London (1798).

Föreläsning vid högtidssammankomsten den 24 januari 2013

Peter Jagers, professor i matematisk statistik vid Chalmers tekniska högskola, var Kungl. Samhällets ordförande under 2012.