МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ В ДЕМОГРАФИИ

МАТЕРИАЛЫ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ДИСЦИПЛИНЫ

Составитель П. А. Ватник

Санкт-Петербург
2008

СОДЕРЖАНИЕ

1. РОТАЦИОННАЯ ДИНАМИКА

Баланс запаса и потоков:

$$X' = x_+ - x_- , \tag{1}$$

где X — объем запаса, $X' = dX/dt$, x — интенсивность потока, индексы «+» и «–» обозначают, что величина относится к входному или выходному потоку соответственно.

Допустим, что X обозначает объем запаса, а Y – его массу. Масса также отвечает балансовому условию вида (1):

$$Y' = y_+ - y_- . \tag{2}$$

Оба соотношения предполагают, что в запасе отсутствует порождение/исчезновение объема и массы, и вся динамика определяется только входом и выходом (иначе: динамика имеет целиком экзогенную природу). Порождение или исчезновение потребовали бы дополнительного слагаемого в правой части.

Пусть ρ обозначает среднюю плотность запаса, ρ_+, ρ_- — соответствующих потоков, так что

$$Y = \rho X; \qquad y_+ = \rho_+ x_+; \qquad y_- = \rho_- x_- .$$

Подставляя эти выражения в (2), имеем:

$$\rho' X + \rho X' = \rho_+ x_+ - \rho_- x_- ,$$

или, принимая во внимание (1),

$$\rho' X + \rho x_+ - \rho x_- = \rho_+ x_+ - \rho_- x_- .$$

Перегруппировав слагаемые, получим дифференциальное уравнение динамики средней плотности запаса:

$$\rho' X = (\rho_+ - \rho)\, x_+ - (\rho_- - \rho)\, x_- .$$

Разделив обе части на X и используя обозначения $r_+ = x_+/X$ для оборачиваемости по входу и $r_- = x_-/X$ для оборачиваемости по выходу, получим уравнение, связывающее плотности потоков с оборачиваемостью запаса:

$$\rho' = (\rho_+ - \rho) r_+ - (\rho_- - \rho) r_- . \tag{3}$$

Здесь мы считали, что изменение средней плотности обусловлено только ротацией. Если это не так, то можно считать, что в запасе происходит порождение (положительное или отрицательное) массы без изменения объема. В частности, если скорость α этого процесса на единицу объема запаса постоянна, то в правой части (2) появляется дополнительно слагаемое, а в правой части (3) — слагаемое α.

$$Y' = y_+ - y_- + \alpha X ; \tag{2а}$$

$$\rho' = (\rho_+ - \rho) r_+ - (\rho_- - \rho) r_- + \alpha . \tag{3а}$$

Случай $\alpha = 0$ уже рассмотрен. Другое интересное частное значение: $\alpha = 1$ — имеет место при описании динамики возраста, стажа, продолжительности пролеживания или хранения и т. п.

Применительно к демографии уравнения (2а) и (3а) описывают связь характеристик рождаемости, смертности, старения населения. Пусть X — численность населения, ρ — средний возраст, Y — «возрастная масса», измеряемая в человеко-годах. Входной поток — поток рождений, выходной — поток смертей, так что r_+ и r_- — соответственно коэффициенты рождаемости и смертности; $\rho_+ = 0$, ρ_- — средний возраст умерших. Так как каждый живущий за год становится старше на год, эндогенный рост возрастной массы идет со скоростью X, так что $\alpha = 1$, и уравнение (3а) для возрастной динамики принимает вид

$$\rho' = 1 - \rho r_+ - (\rho_- - \rho)\, r_- . \qquad (4)$$

Имея в виду, что $r_+ - r_- = \beta$ — темп прироста численности населения, равенство (4) можно также представить в виде:

$$\rho' = 1 - \rho_- r_- - \beta\rho$$

Для стабильного населения ($\rho' = 0$):

$$\rho r_+ + (\rho_- - \rho) r_- = 1$$

или

$$\rho_- r_- + \beta\rho = 1.$$

Так, если $\rho = 30$ *лет*, $r_+ = 0.02$ $г^{-1}$, $r_- = 0.01$ $г^{-1}$, то $\rho_- = 70$ *лет*.

2. ПРОДОЛЬНЫЙ АНАЛИЗ

Рассмотрим поколение людей, родившихся в момент t_0, и обозначим количество рожденных p. Поскольку текущее время и возраст для представителей одного поколения связаны взаимно однозначно, будет использоваться один временной аргумент — возраст τ. Число людей, доживших до возраста τ, обозначим $p(\tau)$. Долю доживших до этого возраста от начальной численности (числа рожденных) обозначим $V(\tau)$, так что $V(\tau) = p(\tau)/p$. Будем называть $V(\tau)$ *функцией дожития*. Функция $V(\tau)$ — монотонно убывающая от значения $V(0) = 1$ до $V(\tau) = 0$ при превышении τ некоторой верхней границы. В дальнейшем мы не будем фиксировать верхней границы возраста, полагая, что при ее превышении соответствующие функции будут принимать нулевые значения (впрочем, при рассмотрении некоторых моделей мы будем абстрагироваться от ограниченности возраста). Во всяком случае, будем считать, что $V(\tau) \to 0$ при $\tau \to \infty$.

Интенсивность потока смертей в возрасте τ обозначим $m(\tau)$. Очевидно,

$$p(\tau+\Delta\tau) = p(\tau) - m(\tau)\Delta\tau + o(\Delta\tau)$$

так что $dp(\tau)/d\tau = -\, m(\tau)$ и

$$\int_0^\infty m(\tau)d\tau = p\,.$$

(Заметим, что последнее выражение сохраняет силу и тогда, когда существует конечная верхняя граница возраста, T. В этом случае $m(\tau) = 0$ при $\tau > T$.)

Общая смертность в продольном анализе не имеет смысла: умирают все. Повозрастную смертность обозначим $\mu(\tau) = m(\tau)/p(\tau)$. Возрастная динамика численности живущих подчиняется дифференциальному уравнению

$$dp(\tau)/d\tau = -\,\mu(\tau)\cdot p(\tau),$$

или

$$\frac{1}{p(\tau)}\cdot\frac{dp(\tau)}{d\tau} = \frac{d}{d\tau}\ln p(\tau) = -\,\mu(\tau).$$

Почленно интегрируя, получим

$$\ln p(\tau) = -\int_0^\tau \mu(\vartheta)d\vartheta + \ln C,$$

где $\ln C$ —постоянная интегрирования. Используя начальное условие $\ln p(0) = \ln p =$ $= \ln C$, найдем, что $C = p$, так что связь числа доживших до возраста τ связана с повозрастной смертностью равенством

$$p(\tau) = p\cdot\exp\left(-\int_0^\tau \mu(\vartheta)d\vartheta\right).$$

Отсюда следует выражение для функции дожития:

$$V(\tau) = \exp\left(-\int_0^\tau \mu(\vartheta)d\vartheta\right).$$

Так как при продольном анализе рассматривается одно поколение, средняя продолжительность жизни $\overline{T}$ для этого поколения совпадает со средним возрастом смерти. Число умирающих в диапазоне возрастов $[\tau\,,\,\tau + \Delta\tau]$ равно $m(\tau)\Delta\tau + o(\Delta\tau)$, поэтому

$$\overline{T} = \frac{1}{p}\int_0^\infty \tau m(\tau)d\tau = \frac{1}{p}\int_0^\infty \tau\mu(\tau)\,p(\tau)d\tau.$$

Заметим, что $p(\tau)/p = V(\tau)$ и $\mu(\tau)V(\tau) = -\,dV(\tau)/d\tau$. Это позволяет упростить выражение для $\overline{T}$:

$$-\int_0^\infty \tau\frac{dV(\tau)}{d\tau}d\tau = \int_0^\infty V(\tau)d\tau,$$

так как $\tau V(\tau) = 0$ при $\tau = 0$ и $\tau V(\tau) \to 0$ при $\tau \to \infty$.

Пример 1. Рассмотрим модель нестареющего населения: повозрастная смертность не зависит от возраста, $\mu(\tau) = \mu = \mathrm{const}$. В этом случае

$$V(\tau) = e^{-\mu\tau}.$$

Определим среднюю продолжительность жизни в этой модели:

$$\overline{T} = \int_0^\infty e^{-\mu\tau}d\tau = \frac{1}{\mu}.$$

Пример 2. Пусть теперь повозрастная смертность возрастает с увеличением возраста и описывается функцией

$$\mu(\tau) = \frac{A}{T-\tau}, \qquad \tau < T.$$

Здесь T — точная верхняя граница возраста. Так как

$$\int_0^\tau \frac{A}{T-\vartheta}d\vartheta = A\ln\left(\frac{T-\tau}{T}\right),$$

для функции дожития получаем выражение

$$V(\tau) = \left(\frac{T-\tau}{T}\right)^A, \qquad \tau < T.$$

Найдем для этой модели среднюю продолжительность жизни:

$$\overline{T} = \int_0^T \left(\frac{T-\tau}{T}\right)^A d\tau = \frac{T}{A+1}.$$

Поскольку $p(\tau) = p \cdot dV(\tau)/d\tau$, справедливо равенство

$$p \cdot dV(\tau)/d\tau - m(\tau) = -\,\mu(\tau)\,p(\tau) = -\,\mu(\tau)pV(\tau),$$

или

$$\frac{1}{V(\tau)}\cdot\frac{dV(\tau)}{d\tau} = \frac{d}{d\tau}\ln V(\tau) = -\mu(\tau),$$

откуда

$$\ln V(\tau) = -\int_0^\tau \mu(\vartheta)d\vartheta + C,$$

где C — постоянная интегрирования; $C = 0$, так как $V(0) = 1$. Таким образом, мы получили уравнение, выражающее функцию дожития через повозрастную смертность:

$$V(\tau) = \exp\left(-\int_0^{\tau} \mu(\vartheta) d\vartheta \right).$$

Введем в рассмотрение функцию предстоящего дожития для лиц, достигших возраста τ_0:

$$V(\tau|\tau_0) = \exp\left(-\int_{\tau_0}^{\tau} \mu(\vartheta) d\vartheta \right),$$

или

$$V(\tau|\tau_0) = V(\tau)/V(\tau_0)$$

Ее можно трактовать как условную вероятность дожить до возраста τ при условии, что человек доживает до возраста τ_0, $\tau > \tau_0$.

При продольном анализе средняя продолжительность жизни определяется естественным образом — как средний возраст умирающих:

$$\overline{T} = \frac{\int_0^{\infty} \tau M(\tau) d\tau}{\int_0^{\infty} M(\tau) d\tau} = \frac{\int_0^{\infty} \tau \mu(\tau) V(\tau) d\tau}{\int_0^{\infty} \mu(\tau) V(\tau) d\tau}$$

Так как $\mu(\tau)V(\tau) = -d\,V(\tau)\,d\tau$, последнее выражение существенно упрощается:

$$\int_0^{\infty} \mu(\tau) V(\tau) d\tau = -\int_0^{\infty} dV(\tau) = 1;$$

$$\int_0^{\infty} \tau \mu(\tau) V(\tau) d\tau = -\int_0^{\infty} \tau dV(\tau) = \int_0^{\infty} V(\tau) d\tau,$$

откуда следует окончательное выражение:

$$\overline{T} = \int_0^{\infty} V(\tau) d\tau.$$

Заметим, что здесь речь идет об одном поколении; его представители достигают возраста τ в момент $t = t_0 + \tau$.

3. НЕКОТОРЫЕ АНАЛИТИЧЕСКИЕ ФУНКЦИИ ДОЖИТИЯ

Основные соотношения. Функция дожития и повозрастная смертность связаны соотношениями

$$V(\tau) = \exp\left(-\int_0^\tau \mu(\vartheta)d\vartheta\right); \qquad \mu(\tau) = -\frac{1}{V(\tau)}\cdot\frac{\partial V(\tau)}{\partial \tau}.$$

Средняя продолжительность жизни

$$\overline{T} = \int_0^\infty V(\tau)d\tau.$$

Ожидаемая продолжительность предстоящей жизни лиц в возрасте τ:

$$\overline{T}(\tau) = \frac{1}{V(\tau)}\int_\tau^\infty V(\vartheta)d\vartheta.$$

Доля лиц в диапазоне возрастов $[\tau_1, \tau_2]$ в общей численности (для стационарного населения)

$$w(\tau_1, \tau_2) = \frac{1}{\overline{T}}\int_{\tau_1}^{\tau_2} V(\vartheta)d\vartheta.$$

В дальнейшем будет использовано обозначение

$$I(\tau_1, \tau_2) = \int_{\tau_1}^{\tau_2} V(\vartheta)d\vartheta,$$

так что

$$\overline{T} = I(0, \infty); \qquad \overline{T}(\tau) = I(\tau,\infty)/V(\tau); \qquad w(\tau_1, \tau_2) = I(\tau_1, \tau_2)/\overline{T}.$$

Модель нестареющего населения. Характеризуется постоянством повозрастной смертности:

$$\mu(\tau) = \mu = \text{const}, \qquad 0 \le \tau < \infty.$$

Отсюда — функция дожития

$$V(\tau) = e^{-\mu\tau}, \qquad 0 \le \tau < \infty.$$

Средняя продолжительность жизни $\overline{T} = 1/\mu$. Ожидаемая продолжительность предстоящей жизни лиц в возрасте τ: $\overline{T}(\tau) = 1/\mu$.

Доля лиц в диапазоне возрастов $[\tau_1, \tau_2]$ в общей численности (для стационарного населения) $w(\tau_1, \tau_2) = e^{-\mu\tau_1} - e^{-\mu\tau_2}$.

Модель мгновенно стареющего населения. Характеризуется постоянством повозрастной смертности в пределах от 0 до максимального возраста T:

$$\mu(\tau) = \mu = \text{const}, \qquad 0 \le \tau < T.$$

Значению $\tau = T$ соответствует отрицательная δ-образная компонента, так что функция дожития обращается в 0 при $\tau \ge T$:

$$V(\tau) = e^{-\mu\tau}, \qquad 0 \le \tau < T.$$

В этом случае

$$I(\tau_1, \tau_2) = (e^{-\mu\tau_1} - e^{-\mu\tau_2})/\mu.$$

Остальные характеристики:

$$\overline{T} = \frac{1 - e^{-\mu T}}{\mu}; \qquad \overline{T}(\tau) = [1 - e^{\mu(T-\tau)}]/\mu; \qquad w(\tau_1, \tau_2) = \frac{e^{-\mu\tau_1} - e^{-\mu\tau_2}}{1 - e^{-\mu T}}.$$

Степенная модель. Как и в предыдущем случае, возраст ограничен сверху предельным значением T; повозрастная смертность описывается выражением

$$\mu(\tau) = \frac{A}{T - \tau}, \qquad 0 \le \tau < T, \quad A > 0.$$

Теперь функция дожития имеет вид

$$V(\tau) = \left(1 - \frac{\tau}{T}\right)^A,$$

а интеграл от нее —

$$I(\tau_1, \tau_2) = \frac{T}{A+1} \cdot \left[\left(1 - \frac{\tau_1}{T}\right)^{A+1} - \left(1 - \frac{\tau_2}{T}\right)^{A+1}\right],$$

так что

$$\overline{T} = \frac{T}{A+1}; \qquad \overline{T}(\tau) = \frac{T - \tau}{A+1}; \qquad w(\tau_1, \tau_2) = \left(1 - \frac{\tau_1}{T}\right)^{A+1} - \left(1 - \frac{\tau_2}{T}\right)^{A+1}.$$

Удобство данной функции для различных упражнений состоит в том, что параметр A просто выражается через T и $\overline{T}$:

$$A = \frac{T}{\overline{T}} - 1.$$

Гиперболическая модель. Здесь также возраст ограничен сверху предельным значением T; функция дожития

$$V(\tau) = k \cdot \left(1 - \frac{(k-1)T}{kT - \tau}\right) = k \cdot \frac{T - \tau}{kT - \tau}, \qquad 0 \le \tau < T, \qquad k > 1.$$

Ей соответствует повозрастная смертность

$$\mu(\tau) = \frac{(k-1)T}{(kT - \tau)(T - \tau)}$$

и интеграл

$$I(\tau_1, \tau_2) = k \cdot \left[\tau_1 - \tau_2 - (k-1) \cdot T \cdot \ln\frac{kT - \tau_1}{kT - \tau_2}\right].$$

Остальные характеристики:

$$\overline{T} = kT \cdot \left[1 - (k-1) \cdot \ln\frac{k}{k-1}\right];$$

$$\overline{T}(\tau) = (kT - \tau) \cdot \left[1 - (k-1) \cdot \frac{T}{T - \tau} \cdot \ln\frac{kT - \tau}{(k-1)T}\right].$$

4. ДИСКРЕТНАЯ МОДЕЛЬ ДОЖИТИЯ

Функция дожития. Статистические данные оперируют с целочисленными значениями возраста. В связи с этим целесообразно рассмотреть дискретную модель с целочисленными значениями возраста. Чтобы отличить дискретное представление от непрерывного будем показывать значения возраста в подстрочном индексе. Так, значение функции дожития в возрасте τ будем обозначать V_τ, $\tau = 0, 1, 2, \ldots$.

Примем за единицу число родившихся: $V_0 = 1$. Повозрастную смертность μ_τ определим следующим образом. Если в качестве возраста на момент смерти фиксируется число исполнившихся лет, то при определении смертности в возрастном диапазоне от τ до $\tau + 1$ в качестве значения возраста принимается τ. В таком случае повозрастная смертность определяется равенством

$$\mu_\tau = \frac{V_\tau - V_{t+1}}{V_\tau}, \quad \tau = 0, 1, 2, \ldots .$$

Отсюда следует рекуррентное представление функции дожития через значения повозрастной смертности

$$V_{\tau+1} = V_\tau \cdot (1 - \mu_\tau), \qquad \tau = 0, 1, 2, \ldots .$$

Вместе с условием $V_0 = 1$ это приводит к явному выражению функции дожития

$$V_\tau = \prod_{\vartheta=0}^{\tau-1}(1 - \mu_\vartheta), \qquad \tau = 1, 2, \ldots .$$

Ожидаемая продолжительность жизни. Доля умирающих в возрастном интервале между τ и $\tau + 1$ равна $V_\tau - V_{\tau+1}$. Если принять их возраст в момент смерти равным τ, то получим следующее выражение для ожидаемой продолжительности жизни:

$$\overline{T} = \sum_{\tau=0}^{\infty} \tau \cdot (V_\tau - V_{\tau+1}). \tag{1}$$

Преобразуем это выражение

$$\overline{T} = \sum_{\tau=0}^{\infty} \tau V_\tau - \sum_{\tau=1}^{\infty} (\tau - 1) V_\tau .$$

Так как при $\tau = 0$ соответствующее слагаемое в первой сумме обращается в нуль, нижний предел в обеих суммах можно положить равным 1, так что

$$\overline{T} = \sum_{\tau=1}^{\infty} [\tau - (\tau - 1)] V_\tau ,$$

или

$$\overline{T} = \sum_{\tau=1}^{\infty} V_\tau . \tag{2}$$

Выше было высказано допущение, что возраст умирающих в диапазоне от τ до $\tau + 1$ равен τ; в действительности он некоторым образом распределен между τ и $\tau + 1$, так что более реалистической оценкой будет значение $\tau + ½$. Заметим, что в соответствии с равенством (1) величина $\overline{T}$ представляет собой среднее арифметическое из значений τ, взвешенное по доле умерших в каждом возрастном диапазоне. Поэтому равенство модифицируется следующим образом:

$$\overline{T} = \frac{1}{2} + \sum_{\tau=1}^{\infty} V_\tau . \tag{3}$$

Отметим, что, поскольку $V_0 = 1$, равенство (3) соответствует численному интегрированию функции $V(\tau)$, заданной в целочисленных точках, методом трапеций.

5. МОДЕЛЬ ВОСПРОИЗВОДСТВА СТАБИЛЬНОГО НАСЕЛЕНИЯ

В демографии различают модели стационарного и стабильного населения. Под *стационарным* понимают население, ни численность, ни качественные демографические характеристики которого не изменяются во времени. *Стабильным* называется население, качественные характеристики которого (в первую очередь, порядок дожития, порядок воспроизводства) остаются неизменными; численность населения при этом может изменяться. Стационарное население является стабильным; стабильное население является стационарным лишь в частном случае, когда его численность не изменяется во времени.

1. Основные соотношения

Пусть t обозначает текущее время, τ — возраст. Для численности населения в момент t здесь используется обозначение $P(t)$, для возрастного состава населения в момент t — обозначение $P(t, \tau)$, так что

$$\int_0^\infty P(t,\tau)d\tau = P(t) .$$

Для повозрастной смертности в момент t в возрасте τ будем использовать обозначение $\mu(t, \tau)$.

Лица, в момент t имевшие возраст τ, через промежуток времени Δ, то есть в момент $t + \Delta$, будут иметь возраст $\tau + \Delta$. Однако некоторые из них не доживут до этого момента. Считая величину Δ малой, можем утверждать, что доля умерших составляет $\mu(t, \tau)\Delta$ (с точностью до малых величин более высокого порядка, чем Δ). Таким образом, мы приходим к равенству

$$P(t + \Delta, \tau + \Delta) = P(t, \tau)\cdot[1 - \mu(t, \tau)\Delta] + o(\Delta),$$

или

$$P(t + \Delta, \tau + \Delta) - P(t, \tau) = - \mu(t, \tau)P(t, \tau)\Delta + o(\Delta).$$

Преобразуем последнее выражение следующим образом:

$$\frac{P(t+\Delta,\tau+\Delta)-P(t,\tau+\Delta)}{\Delta}+\frac{P(t,\tau+\Delta)-P(t,\tau)}{\Delta}=-\mu(t,\tau)P(t,\tau)+O(\Delta).$$

Переход к пределу при $\Delta \to 0$ приводит к дифференциальному уравнению динамики дожития:

$$\frac{\partial P(t,\tau)}{\partial t}+\frac{\partial P(t,\tau)}{\partial \tau}=-\mu(t,\tau)P(t,\tau). \qquad (1)$$

Если качественные характеристики населения — порядок дожития и порядок воспроизводства — постоянны, то можно предположить, что существует динамика, характеризующаяся постоянством возрастной структуры:

$$P(t, \tau) = P(t)\varphi(\tau). \qquad (2)$$

Здесь $\varphi(\tau)$ — плотность распределения по возрасту:

$$\int_0^\infty \varphi(\tau)d\tau = 1. \qquad (3)$$

Обратимся уравнению (1). Для функции $P(t, \tau)$ вида (2) это уравнение можно представить в форме

$$\varphi(\tau)\frac{dP(t)}{dt} + P(t)\frac{d\varphi(\tau)}{d\tau} = -\mu(t,\tau)P(t)\varphi(\tau).$$

Учитывая, что повозрастная смертность не зависит от текущего времени, так что $\mu(t, \tau) \equiv \mu(\tau)$, и, деля обе части уравнения на произведение $P(t)\varphi(\tau)$, получаем:

$$\frac{1}{P(t)}\frac{dP(t)}{dt} + \frac{1}{\varphi(\tau)}\frac{d\varphi(\tau)}{d\tau} = -\mu(\tau),$$

или

$$\frac{d\ln P(t)}{dt} = -\mu(\tau) - \frac{d\ln\varphi(\tau)}{d\tau}.$$

Заметим, что левая часть равенства зависит только от t и не зависит от τ, а правая — зависит только от τ и не зависит от t. Равенство возможно лишь в случае, если каждая часть последнего равенства представляет собой константу. Обозначим ее β:

$$\frac{d\ln P(t)}{dt} = \beta; \qquad (4)$$

$$-\mu(\tau) - \frac{d\ln\varphi(\tau)}{d\tau} = \beta. \qquad (5)$$

Каждое из полученных равенств есть обыкновенное дифференциальное уравнение, описывающее соответствующую функцию. Для численности населения решение уравнения (4) дает

$$P(t) = pe^{\beta t}, \qquad (6)$$

где p — численность населения в момент $t = 0$. Таким образом, представление (2) возможно лишь в случаях, когда численность населения изменяется экспоненциально. Параметр β при этом играет роль постоянного инкремента динамики.

Решение уравнения (5) позволяет найти возрастную структуру:

$$\frac{d\ln\varphi(\tau)}{d\tau} = -\beta - \mu(\tau),$$

$$\varphi(\tau) = Ce^{-\beta\tau}\exp\left(-\int_0^\tau \mu(\vartheta)d\vartheta\right).$$

Последний множитель представляет собой функцию дожития

$$V(\tau) = \exp\left(-\int_0^\tau \mu(\vartheta)d\vartheta\right),$$

так что

$$\varphi(\tau) = C \cdot V(\tau)\, e^{-\beta\tau}. \qquad (7)$$

Коэффициент C может быть определен из нормирующего условия (3):

$$C = \left(\int_0^\infty V(\tau)\, e^{-\beta\tau} d\tau \right)^{-1}. \tag{8}$$

Подставляя результаты (6) и (7) в (2), получаем динамику численности и возрастной структуры населения в явном виде:

$$P(t,\tau) = PC\; V(\tau)\, e^{\beta(t-\tau)}, \tag{9}$$

где коэффициент C определяется равенством (8).

Заметим, что все рассмотренные построения опирались лишь на информацию о порядке дожития. Поэтому уравнение (9) справедливо как для населения в целом, так и для мужчин и женщин в отдельности. При этом соответствующие повозрастные коэффициенты смертности для мужчин $\mu_M(\tau)$ и для женщин $\mu_F(\tau)$, а также функции дожития $V_M(\tau)$, $V_F(\tau)$ для этих групп различаются, но инкремент β — общий для всего населения.

2. Инкремент численности населения

Инкремент численности населения определяется порядком его воспроизводства. Простейшая модель воспроизводства населения базируется на замкнутой модели воспроизводства женского населения; при этом мужчины рассматриваются как «побочный результат» воспроизводства женщин.

Пусть $f(\tau)$ — повозрастная фертильность (число детей, родившихся в единицу времени у матерей в возрасте τ, отнесенное к числу женщин в данном возрасте). Поскольку порядок воспроизводства мы считаем неизменным, функция фертильности не зависит от текущего времени.

Рождаемость совпадает с плотностью возрастного распределения при $\tau = 0$. Воспользовавшись равенством (8) и учитывая, что $V_F(0) = 1$, найдем, что число девочек, рождающихся в произвольный момент t, равно

$$\nu_F(t) = P_F\, C_F\; e^{\beta t}. \tag{10}$$

С другой стороны, это число определяется фертильностью их матерей; учитывая, что матери в возрасте τ — это женщины, рожденные в момент $t - \tau$ и дожившие до возраста τ, можем представить число рождений равенством

$$\nu_F(t) = \int_0^\infty \gamma f(\tau) V_F(\tau) \nu_F(t-\tau) d\tau,$$

где γ — доля девочек среди новорожденных. Воспользуемся выражением (10) для числа рождающихся девочек:

$$P_F\, C_F\, e^{\beta t} = \int_0^\infty \gamma f(\tau) V_F(\tau) P_F C_F e^{\beta(t-\tau)} d\tau я,$$

что после упрощений дает

$$\gamma \int_0^\infty f(\tau) V_F(\tau) e^{-\beta\tau} d\tau = 1. \tag{11}$$

Мы получили уравнение, которому должен удовлетворять инкремент β.

Приведем некоторые соображения по поводу его решения. Введем в рассмотрение функцию

$$R(\beta) = \gamma \int_0^\infty f(\tau) V_F(\tau) e^{-\beta\tau} d\tau . \tag{12}$$

Теперь интересующее нас уравнение имеет вид $R(\beta) = 1$. В выражении (12) параметр β входит в качестве коэффициента при аргументе экспоненты; при всех положительных значениях τ подынтегральная функция убывает по β. (При $\tau = 0$ она не зависит от β, но это не имеет значения, поскольку $f(0) = 0$). Таким образом, функция $R(\beta)$ — монотонно убывающая. Кроме того, можно заметить, что $R(\beta) \to +\infty$ при $\beta \to -\infty$ и $R(\beta) \to 0$ при $\beta \to +\infty$.

Выражение для нетто-коэффициента воспроизводства

$$R_{\text{н}} = \gamma \int_0^\infty f(\tau) v_F(\tau) d\tau$$

показывает, что $R_{\text{н}} = R(0)$. Высказанные выше замечания позволяют сделать следующее заключение относительно знака β:

$$\beta > 0, \quad \text{если } R_{\text{н}} > 1;$$

$$\beta < 0, \quad \text{если } R_{\text{н}} < 1.$$

Далее, фертильность отлична от нуля в некотором диапазоне возрастов; положим $a = \inf\{\tau \mid f(\tau) > 0\}$. Ясно, что фактически нижним пределом интегрирования в определениях $R_{\text{н}}$ и $R(\beta)$ является величина a.

Пусть $R_{\text{н}} > 1$. При этом $\beta > 0$, и справедливо неравенство

$$R(\beta) = \gamma \int_a^\infty f(\tau) V_F(\tau) e^{-\beta\tau} d\tau < e^{-\beta a} \gamma \int_a^\infty f(\tau) V_F(\tau) d\tau = R_{\text{н}}\, e^{-\beta a}. \tag{13}$$

Значение β, при котором $R(\beta) = 1$, следовательно, должно удовлетворять неравенству $e^{\beta a} < R_{\text{н}}$, откуда

$$\beta < \frac{\ln R_{\text{н}}}{a}.$$

Аналогично, если $R_{\text{н}} < 1$, то $\beta < 0$, и знак неравенства (13) изменится на противоположный. Таким образом,

$$\text{если} \quad R_{\text{н}} > 1, \qquad \text{то} \quad 0 < \beta < \frac{\ln R_{\text{н}}}{a};$$

$$\text{если} \quad R_{\text{н}} < 1, \qquad \text{то} \quad \frac{\ln R_{\text{н}}}{a} < \beta < 0.$$

Зная границы, в которых лежит искомое значение β, можно численно решить уравнение (11), например, методом половинного деления.

3. Длина поколения

Под длиной поколения может пониматься разность в возрасте родителей и их детей. Можно говорить о длине мужского и о длине женского поколения. В рамках рассмотренной выше модели более естественным представляется второй подход.

Возраст матери в момент рождения дочери распределен в пределах диапазона фертильности. Поэтому о длине поколения можно говорить лишь как о некоторой средней характеристике.

Один из подходов к усреднению состоит в том, чтобы рассмотреть такой воспроизводственный процесс, при котором рождение ребенка происходит при строго фиксированном возрасте матери и при этом нетто-коэффициент воспроизводства и инкремент численности населения сохраняют свои значения. Пусть G обозначает этот возраст. Теперь соображения, которые ранее привели к неравенству (13) при $R_{\text{н}} > 1$ и к противоположному неравенству при $R_{\text{н}} < 1$, дадут равенство $e^{\beta G} = R_{\text{н}}$, откуда

$$G = \frac{\ln R_{\text{н}}}{\beta}. \tag{14}$$

Другой подход сводится к сопоставлению характеристик $R_{\text{н}}$ и β. Нетто-коэффициент воспроизводства показывает, сколько дочерей приходится на одну мать, или, иначе, как изменяется численность женщин при переходе от поколения к поколению, но не связывает это изменение с какими-либо временными интервалами. Инкремент β характеризует (экспоненциальный) рост в единицу времени. Следовательно, если смена поколений совершается в течение периода продолжительностью G, то должно выполняться равенство $e^{\beta G} = R_{\text{н}}$, и мы снова приходим к выражению (14). Как мы видим, два подхода, на первый взгляд достаточно различающихся, привели к одному и тому же результату, что свидетельствует об их логической согласованности.

Следует заметить, что выражение (14) дает результат лишь при $R_{\text{н}} \neq 1$ (при этом $\beta \neq 0$). При $R_{\text{н}} = 1$ оно становится неопределенным вида 0/0. Не вносит определенности и рассмотрение соображений, приводящее к равенству (14): они дают в качестве промежуточного результата тождество $1 = 1$. Оно и понятно: если численность населения не изменяется, то она не изменяется ни на каком временном интервале. Разумеется, трудно ожидать, чтобы интеграл от эмпирически оцененных функций в точности равнялся единице, так что вопрос о длине поколения при $R_{\text{н}} = 1$ едва ли представляет практический интерес. Однако ради «академической полноты» следует привести выражение для длины поколения при единичном коэффициенте воспроизводства:

$$G = \int_0^\infty \tau g(\tau) d\tau,$$

где

$$g(\tau) = \gamma f(\tau) V_F(\tau).$$

Доказательство этого утверждения приведено в Приложении.

Пример. $\tau_0 = 20$ *лет*, $\tau_1 = 40$ *лет*, $\gamma = 0.5$. Повозрастная фертильность $f = 0.2$ *г*$^{-1}$ на отрезке $[\tau_0, \tau_1]$ и равна нулю в других возрастных группах. Функция дожития в пределах диапазона фертильности $V(\tau) = e^{-0.008\tau}$.

При этих данных $R_н$ = 1.574934, инкремент роста численности населения $\beta = 0.015409$ *г*$^{-1}$, длина поколения $G = 29.47716$ *г*.

4. Обсуждение

Выше все построения проводились на основе «женской» модели воспроизводства. Поскольку никакие биологические обстоятельства при этом не принимались во внимание, можно было бы выполнить все построения в рамках «мужской» модели воспроизводства. Соответственно, в качестве исходных характеристик при этом выступали бы $\alpha = 1 - \gamma$ — доля мальчиков среди новорожденных; $f_M(\tau)$— мужская фертильность, т.е. число рождений детей у мужчин в возрасте τ по отношению к численности мужчин данного возраста; $\mu_M(\tau)$ — повозрастная смертность мужчин и производная от нее функция дожития мужчин до возраста $V_M(\tau)$. При этом все приведенные соотношения остаются в силе, но числовые параметры (коэффициенты воспроизводства, длина поколения) в «мужской» и в «женской» модели различаются. Единственное исключение составляет β: это инкремент роста населения в целом, он совпадает с таковым для мужского и женского населения в отдельности.

ПРИЛОЖЕНИЕ. Длина поколения при $R_н = 1$.

Значение длины поколения G при $R_н = 1$ можно трактовать как предельное при $R_н \to 1$. Будем использовать обозначение $g(\tau) = \gamma f(\tau)V_F(\tau)$. Длина поколения, очевидно, является функционалом от $g(\tau)$. Интересующий нас предел имеет смысл, если возможные изменения функции $g(\tau)$ представляют собой *однопараметрическое* семейство функций $\{g(\tau;\lambda)\}$, где λ — скалярный параметр. При этом условии величины $R_н$, β, G являются функциями параметра λ: $R_н(\lambda)$, $\beta(\lambda)$, $G(\lambda)$. Пусть λ_0 — значение λ, при котором $R_н(\lambda) = 1$ (соответственно, $\beta(\lambda) = 0$). Далее будем использовать обозначение $g(\tau)$ для $g(\tau;\lambda_0)$.

При сделанных допущениях естественно положить

$$G(\lambda_0) = \lim_{\lambda\to\lambda_0} G(\lambda) = \lim_{\lambda\to\lambda_0}\left[\frac{\ln R_н(\lambda)}{\beta(\lambda)}\right] = \lim_{\lambda\to\lambda_0}\frac{d\ln R_н/d\lambda}{d\beta/d\lambda} = \lim_{\lambda\to\lambda_0}\frac{1}{R_н}\cdot\frac{dR_н/d\lambda}{d\beta/d\lambda},$$

или

$$G(\lambda_0) = \lim_{\lambda\to\lambda_0}\frac{dR_н/d\lambda}{d\beta/d\lambda}, \qquad (*)$$

так как $R_н \to 1$ при $\lambda \to \lambda_0$.

Будем считать, что функция $g(\tau;\lambda)$ дифференцируема по λ, по крайней мере, в окрестности $\lambda = \lambda_0$. В таком случае

$$dR_н/d\lambda = \int_0^\infty g'_\lambda\, d\tau,$$

где $g'_\lambda = \partial g(\tau;\lambda)/\partial\lambda$. Введем обозначение

$$I(\lambda,\beta) = \int_0^\infty g(\tau;\lambda)e^{-\beta\tau}d\tau.$$

Тогда связь между λ и β опишется равенством $I(\lambda, \beta) = 1$, так что полный дифференциал $dI(\lambda, \beta)$ равен нулю:

$$d\lambda \frac{\partial I}{\partial \lambda} + d\beta \frac{\partial I}{\partial \beta} = 0.$$

Выполнив дифференцирование, получим:

$$d\lambda \int_0^\infty g'_\lambda e^{-\beta\tau} d\tau - d\beta \int_0^\infty \tau g(\tau; \lambda) e^{-\beta\tau} d\tau = 0,$$

а при $\lambda = \lambda_0$, учитывая, что при этом $\beta = 0$, —

$$d\lambda \int_0^\infty g'_\lambda d\tau - d\beta \int_0^\infty \tau g(\tau) d\tau = \frac{dR_н}{d\lambda} d\lambda - \overline{T} d\beta = 0,$$

где

$$\overline{T} = \int_0^\infty \tau g(\tau) d\tau$$

— среднее арифметическое значение возраста матери в момент рождения дочери.

Итак, мы нашли, что

$$\frac{d\beta}{d\lambda} = \frac{1}{\overline{T}} \cdot \frac{dR_н}{d\lambda},$$

и, следовательно,

$$\overline{T} = \frac{dR_н / d\lambda}{d\beta / d\lambda},$$

откуда в силу (∗) следует $G(\lambda_0) = \overline{T}$ *вне зависимости* от вида функции $g(\tau; \lambda)$, т.е. от «направления» перехода к пределу $R_н \to 1$.

Проиллюстрируем примером. Пусть $g(\tau; \lambda) = \lambda g(\tau)$. Это может означать, в частности, что повозрастные коэффициенты рождаемости претерпевают пропорциональное изменение. Можно считать, что

$$\int_0^\infty g(\tau) d\tau = 1.$$

Заметим, что в рассматриваемом случае $R_н(\lambda) = \lambda$ и $\lambda_0 = 1$.

Теперь задача свелась к определению

$$G(\lambda) = \lim_{\lambda \to 1} \frac{d\lambda}{d\beta}$$

Для нахождения $d\lambda/d\beta$ представим уравнение, определяющее β,

$$\lambda \int_0^\infty g(\tau) e^{-\beta\tau} d\tau = 1$$

в виде

$$\lambda = \left[\int_0^\infty g(\tau) e^{-\beta\tau} d\tau \right]^{-1}$$

и выполним дифференцирование:

$$\frac{d\lambda}{d\beta} = -\left[\int_0^{\infty} g(\tau)e^{-\beta\tau}d\tau\right]^{-2} \cdot \int_0^{\infty} (-\tau) \cdot g(\tau)e^{-\beta\tau}d\tau \, .$$

Переход к пределу при $\lambda \to 1$ (или, что равносильно, при $\beta \to 0$) дает окончательный результат:

$$G = \int_0^{\infty} \tau g(\tau) d\tau = \overline{T} \, ,$$

как и следовало ожидать.

6. ДОЛЯ ТРУДОСПОСОБНОГО НАСЕЛЕНИЯ

Рассматривается доля населения в трудоспособных возрастах. Границы этого возрастного диапазона обозначим τ_0 и τ_1. Будем считать, что население стабильно и что его численность возрастает с инкрементом β. Тогда возрастная структура населения описывается равенством

$$\varphi(\tau) = CV(\tau)e^{-\beta\tau},$$

где C — нормирующий коэффициент, $V(\tau)$ — функция дожития до возраста τ. В таком случае доля L трудоспособного населения в его численности равна

$$L = \frac{\int_{\tau_0}^{\tau_1} V(\tau)e^{-\beta\tau}d\tau}{\int_0^{\infty} V(\tau)e^{-\beta\tau}d\tau}.$$

Рассматривая ее как функцию темпа роста, можно поставить задачу определения «оптимального» темпа роста — в смысле максимизации доли населения трудоспособных возрастов:

$$L \to \max_{\beta}.$$

Частный случай: модель нестареющего населения. Простое аналитическое решение получается в случае модели нестареющего населения: повозрастная смертность $\mu(\tau) = \mu = \text{const}$ — не зависит от возраста, $V(\tau) = e^{-\mu\tau}$. Для этой модели получаем:

$$L = e^{-\nu\tau_0} - e^{-\nu\tau_1},$$

где $\nu = \mu + \beta$ (общая рождаемость — особенность данного частного случая, не обобщается!). Если значение μ зафиксировано, то максимизация L по β эквивалентна максимизации по ν. Имеем:

$$\frac{dL}{d\mu} = -\tau_0 e^{-\nu\tau_0} + \tau_1 e^{-\nu\tau_1} = 0.$$

Обозначим $\tau_1 = k\tau_0$, $z = e^{-\nu\tau_0}$. Тогда условие максимума имеет вид $z - kz^k = 0$, или $kz^{k-1} = 1$, откуда $\ln k + (1-k)\ln z = 0$. Так как $\ln z = -\nu\tau_0$, получаем

$$\nu = \frac{\ln k}{(k-1)\tau_0} = \frac{\ln(\tau_1/\tau_0)}{\tau_1 - \tau_0},$$

или, окончательно,

$$\beta = \frac{\ln(\tau_1/\tau_0)}{\tau_1 - \tau_0} - \mu.$$

Пусть, например, $\mu = 0.0125$, что соответствует средней продолжительности жизни, равной 80 годам, а трудоспособный возраст — от 20 до 60 лет. Тогда оптимальная рождаемость равна $\nu = 0.0275$ *г*$^{-1}$, оптимальный темп роста равен $\beta = 0.0150$ *г*$^{-1}$. При $\mu = 0.0143$, чему соответствует средняя продолжительность жизни 70 лет, оптимальный темп роста равен $\beta = 0.0132$ *г*$^{-1}$. При $\mu = 0.0143$, чему соответствует средняя продолжительность жизни 70 лет, оптимальный темп роста равен $\beta = 0.0132$ *г*$^{-1}$.

Замечание: в данной модели оптимальная рождаемость зависит *только* от границ трудоспособного возраста!

Таблица 1.

Зависимость возрастной структуры населения от инкремента численности

Инкремент численности, ‰ /*г*	Дети, %	Трудоспособные, %	Старики, %
–5	13.8647	22.3250	63.8103
0	22.0224	30.6818	47.2959
5	29.4075	35.5372	35.0553
10	36.0934	37.9241	25.9825
15	42.1463	38.5961	19.2576
20	47.6253	38.1009	14.2738
25	52.5861	36.8346	10.5793
30	57.0766	35.0821	7.8413

Границы трудоспособного возраста: нижняя 20 *лет*; верхняя 60 *лет*.

Смертность 12.5 ‰ /*г*

7. МОДЕЛИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДЕМОГРАФИИ

Генетические равновесия (*по* [1])

Равновесие Харди–Вайнберга. Допущения: а) нейтральность (в смысле интенсивности воспроизводства) генотипов; б) равновероятность браков для любых пар генотипов (*панмиксия*).

Простой частный случай: две аллели (A и B), имеющие доли p и $q = 1 - p$ соответственно. Равновесные доли генотипов

$$\begin{pmatrix} AA & AB & BB \\ p^2 & 2pq & q^2 \end{pmatrix}.$$

Равновесие Харди–Вайнберга при сделанных выше допущениях устанавливается за одно поколение. Пусть в исходном состоянии доли генотипов AA, AB и BB равны соответственно f, g и h, так что $f + g + h = 1$. Доли аллелей при этом равны $p = f + g/2$, $q = g/2 + h$. Доли генотипов в потомстве 1-го поколения приведены в таблице.

Генотипы родителей	Доли	Генотипы потомков		
		AA	AB	BB
$AA + AA$	f^2	f^2	–	–
$AA + AB$	$2fg$	fg	fg	–
$AA + BB$	$2fh$	–	$2fh$	–
$AB + AB$	g^2	$g^2/4$	$g^2/2$	$g^2/4$
$AB + BB$	$2gh$	–	gh	gh
$BB + BB$	h^2	–	–	h^2
Σ	$(f+g+h)^2 =$ $= 1$	$(f + g/2)^2 =$ $= p^2$	$2(f + g/2)(g/2 + h) =$ $= 2pq$	$(g/2 + h)^2 =$ $= q^2$

Последняя строка показывает, что генотипы потомков 1-го поколения имеют равновесные доли при любых долях f, g и h родительских генотипов.

К этой схеме приводится и случай, когда, например, нас интересует только аллель A, а под B подразумеваются все прочие аллели, сколько бы их ни было.

Равновесие Райта, интересовавшегося нарушениями панмиксии в силу предпочтения родственных браков (*инбридинга*): эмпирически было установлено расщепление

$$\begin{pmatrix} AA & AB & BB \\ p^2 + fpq & 2\cdot(1-f)pq & q^2 + fpq \end{pmatrix}.$$

Равновесие Валунда, статистически более обоснованное. Предположим, что популяция разделена на изолированные субпопуляции (региональные, этнические, конфессиональные, образовательные и т. д.). Рассмотрим статистическую переменную P — долю аллели A, варьирующую от одной субпопуляции к другой, — и соответствующую переменную Q. При панмиксии внутри каждой (k-й) субпопуляции в ней возникает равновесие Харди–Вайнберга:

$$\begin{pmatrix} AA & AB & BB \\ P_k^2 & 2P_kQ_k & Q_k^2 \end{pmatrix}, \qquad \forall k,$$

а для популяции в целом все доли усредняются, так что

$$\begin{pmatrix} AA & AB & BB \\ p^2+\sigma^2 & 2pq-2\sigma^2 & q^2+\sigma^2 \end{pmatrix},$$

так как

$$\overline{P_k} = p; \quad \overline{Q_k} = q; \quad \overline{P_k^2} = \overline{P}^2 + \sigma^2 = p^2 + \sigma^2; \quad \overline{Q_k^2} = q^2 + \sigma^2,$$
$$\overline{P_kQ_k} = pq + \mathrm{cov}[P_k, Q_k] = pq - \sigma^2,$$

где $\sigma^2 = \sigma^2[P] = \sigma^2[Q]$.

Равновесие Райта можно рассматривать как частный случай равновесия Валунда, считая субпопуляцией семью. При этом

$$f = \frac{\sigma^2}{pq} = V[P]\cdot V[Q].$$

Динамика концентрации летальной аллели

Выведение летальной аллели. Откажемся теперь от гипотезы о нейтральности генотипов и рассмотрим крайний случай — одну из аллелей (для определенности B) будем считать летальной. Если бы B была доминантной по отношению к A, она исчезла бы в первом поколении. Поэтому естественно считать ее рецессивной.

Пусть по каким-то причинам одна из аллелей стала летальной. Например, вследствие непродолжительного времени (не более жизни одного поколения) действовал некоторый мутагенный фактор, изменивший природу аллели и сделав ее летальной. Сохраняя гипотезу о панмиксии, получаем то же распределение по генотипам, что и в равновесии Харди–Вайнберга, но BB нежизнеспособен (или, во всяком случае, не способен оставить потомство). Итак, исходя из начальной концентрации аллелей (p, q), получаем «усеченное» распределение

$$\begin{pmatrix} AA & AB \\ p^2 & 2pq \end{pmatrix},$$

в котором на общее число генов $2p^2+4pq$ приходится $2p^2+2pq$ вида A и $2pq$ вида B, так что концентрация B в следующем поколении составляет

$$q' = \frac{2pq}{2p^2+4pq} = \frac{q}{p+2q}, \tag{1}$$

или, окончательно,

$$q' = \frac{q}{1+q}.$$

Полученное уравнение описывает зависимость концентрации аллели B в последующем (n-м) поколении от ее концентрации в предшествующем ($(n-1)$-м), что позволяет описать динамику его концентрации конечно-разностным уравнением

$$q_n = \frac{q_{n-1}}{1+q_{n-1}}.$$

Его решение легко найти, рассмотрев обратную величину

$$\frac{1}{q_n} = \frac{1}{q_{n-1}} + 1,$$

что вместе с начальным условием q_0 приводит к выражению

$$\frac{1}{q_n} = \frac{1}{q_0} + n \qquad (2)$$

и к решению в явном виде

$$q_n = \frac{q_0}{1 + q_0 n}.$$

Полученное выражение показывает, что от поколения к поколению концентрация аллели B снижается, стремясь к нулю при $n \to \infty$. Однако снижение концентрации происходит медленно. Так, если в исходном состоянии популяции $q_0 = 0.1$, то снижение концентрации до уровня $q_n = 0.01$ достигается, как показывает равенство (2), через $n = 100 - 10 = 90$ поколений.

Пусть G — длина поколения, t — текущее время, так что $n = t/G$. Это позволяет связать концентрацию $q = q(t)$ с текущим временем:

$$q(t) = \frac{q_0}{1 + q_0 t / G} = \frac{q_0 G}{G + q_0 t}.$$

Аккумуляция летальной аллели. Рассмотрим динамику концентрации летальной аллели в предположении о существовании постоянно действующего мутагенного фактора, приводящего в каждом поколении к замещению доли α нормальной аллели A летальной аллелью B. Если в исходном состоянии доли аллелей A и B составляли соответственно p и q, то доля летальной аллели в следующем поколении дается уравнением (1) с заменой q на $q + \alpha p$:

$$q' = \frac{q + \alpha p}{1 + q + \alpha p} = \frac{\alpha + (1-\alpha) q}{1 + \alpha + (1-\alpha) q}.$$

Равновесные доли определяются условием

$$q = \frac{\alpha + (1-\alpha) q}{1 + \alpha + (1-\alpha) q},$$

сводящимся к квадратному уравнению

$$(1 - \alpha) q^2 + 2\alpha q - \alpha = 0.$$

Уравнение имеет единственное положительное решение

$$q = \frac{\sqrt{\alpha}}{\sqrt{\alpha} + 1},$$

определяющее равновесную долю летальной аллели. Например, при $\alpha = 0.01$ равновесная доля летальной аллели составит $q = 0.1/1.1 = 0.091$.

Эволюционная динамика. Рассматриваются не нейтральные аллели. Допустим, что рецессивная аллель B отличается от доминантной и что отношение ее продуктивности к продуктивности доминантной аллели равно β. Допускаются оба варианта: $\beta > 1$ и $\beta < 1$. Это обстоятельство позволяет не рассматривать отдельно случай доминантной аллели.

Если в родительском поколении доли аллелей составляли p и q, то в потомстве расщепление будет иметь вид

$$\begin{pmatrix} AA & AB & BB \\ p^2 & 2pq & \beta q^2 \end{pmatrix}.$$

Отсюда следует, что доля аллели B у потомков в первом поколении составит

$$q' = \frac{2pq + 2\beta q^2}{2p^2 + 4pq + 2\beta q^2} = \frac{pq + \beta q^2}{p^2 + 2pq + \beta q^2} = \frac{q \cdot (1 - q + \beta q)}{1 - q^2 + \beta q^2},$$

и динамика процесса описывается конечно-разностным уравнением

$$q_n = q_{n-1} \cdot \frac{1 + (\beta - 1) q_{n-1}}{1 + (\beta - 1) q_{n-1}^2}.$$

Рассмотрим разность

$$D = \frac{1 + (\beta - 1) q_{n-1}}{1 + (\beta - 1) q_{n-1}^2} - 1 = \frac{(\beta - 1)(q_{n-1} - q_{n-1}^2)}{1 + (\beta - 1) q_{n-1}^2}.$$

Так как $0 \le q_n \le 1$, знак $D \gtrless 0$ совпадает со знаком $\beta \gtrless 1$, т. е. при $\beta > 1$ доля q_n возрастает, а при $\beta < 1$ — убывает. В приводимом ниже примере показана динамика концентрации аллелей при начальной концентрации $q_0 = p_0 = 0.5$ для двух случаев: когда рецессивная аллель вдвое продуктивнее доминантной ($\beta = 2$) и в противоположной ситуации ($\beta = ½$).

Пример

$\beta = 2$

n	p_n	q_n
0	0.500	0.500
1	0.400	0.600
2	0.294	0.706
3	0.196	0.804
4	0.119	0.881
5	0.067	0.933
6	0.036	0.964
7	0.019	0.981
8	0.009	0.991
9	0.005	0.995
10	0.002	0.998
11	0.001	0.999
12	0.001	0.999
13	0.000	1.000

$\beta = 0.5$

n	p_n	q_n
0	0.500	0.500
1	0.571	0.429
2	0.629	0.371
3	0.676	0.324
4	0.713	0.287
5	0.744	0.256
6	0.769	0.231
7	0.790	0.210
8	0.808	0.192
9	0.823	0.177
10	0.836	0.164
11	0.848	0.152
12	0.858	0.142
13	0.866	0.134

Литература

1. Демография: современное состояние и перспективы развития / Н. В. Зверева, А. Я. Кваша, В. И. Козлов и др.: под ред. Д. И. Валентея. — М.: Высш. шк., 1997. — 271 с.

8. МОДЕЛИ МИГРАЦИИ

1. Два множества, численности x_1 и x_2, подвижности α_1 и α_2.

$$\frac{dx_1}{dt} = -\alpha_1 x_1 + a_2 x_2; \qquad \frac{dx_2}{dt} = \alpha_1 x_1 - a_2 x_2.$$

Ясно, что $x_1 + x_2 = N = \text{const}$. Равновесные численности ($dx_1/dt = 0$, $dx_2/dt = 0$):

$$x_1 = \frac{\alpha_2}{\alpha_1 + \alpha_2} \cdot N; \qquad x_2 = \frac{\alpha_1}{\alpha_1 + \alpha_2} \cdot N.$$

2. Число множеств m, численности x_i, $i = 1, \ldots, m$, подвижности теперь имеют направления: α_{ij}, $i, j = 1, \ldots, m$, $i \neq j$.

$$\frac{dx_i}{dt} = \sum_{j \neq i} x_j \alpha_{ji} - x_i \sum_{j \neq i} \alpha_{ij}, \qquad i = 1,\ldots,m.$$

Положим

$$\alpha_{ii} = -\sum_{j \neq i} \alpha_{ij}, \qquad i = 1,\ldots,m. \tag{1}$$

определим матрицу $\mathbf{A} = (\alpha_{ij})_{m \times m}$ и вектор-строку $\mathbf{x} = (x_i)_{1 \times m}$. В этих обозначениях

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{xA}.$$

Равновесные численности должны отвечать системе $\mathbf{xA} = \mathbf{0}$; но матрица $\mathbf{A}$ — вырожденная ($\mathbf{A1} = \mathbf{0}$), и если вектор $\mathbf{x} > \mathbf{0}$ — равновесный, то и вектор $k\mathbf{x}$ — также равновесный при любом $k > 0$. Поэтому система $\mathbf{xA} = \mathbf{0}$ определяет лишь равновесные *пропорции*, а для равновесных *численностей* следует задать еще и общую численность $N = \sum_{i=1}^{m} x_i$.

3. Помимо m множеств рассматривается еще и внешняя среда. Она предполагается «большой» в том смысле, что число объектов в ней велико ($\approx \infty$), подвижность в направлении рассматриваемых множеств ничтожна (≈ 0), так что к i-му кластеру направлен поток с интенсивностью λ_i, а от i-го кластера во внешнюю среду направлен поток, определяемый подвижностью $\alpha_{i,\, m+1}$; ни тот, ни другой поток не изменяют численности объектов во внешней среде.

С учетом обозначения (1) теперь динамика численностей описывается системой уравнений

$$\frac{dx_i}{dt} = \lambda_i + \sum_{j=1}^{m} x_j \alpha_{ji}, \qquad i = 1,\ldots,m.$$

При этом суммы в (1) должны содержать слагаемые $\alpha_{i,\, m+1}$. Ввод в рассмотрение вектора-строки $\boldsymbol{\lambda} = (\lambda_i)_{1 \times m}$ позволяет описать динамику равенством

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \boldsymbol{\lambda} + \mathbf{xA}.$$

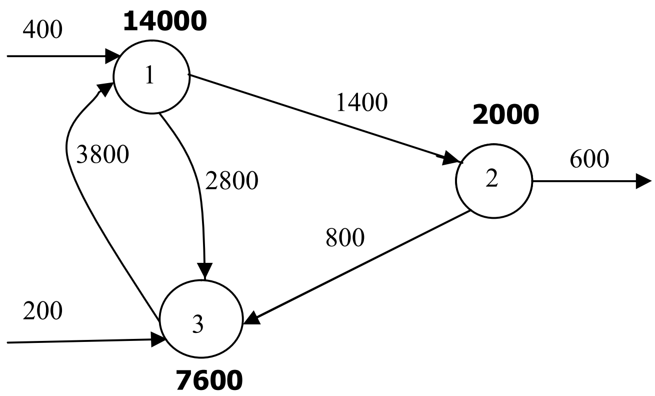
Равновесные численности теперь описываются системой $\boldsymbol{\lambda} + \mathbf{xA} = \mathbf{0}$.

Пример. Пусть $m = 3$, $\alpha_{12} = 0.1$, $\alpha_{13} = 0.2$, $\alpha_{23} = 0.4$, $\alpha_{24} = 0.3$, $\alpha_{31} = 0.5$; таким образом,

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} -0.3 & 0.1 & 0.2 \\ & -0.7 & 0.4 \\ 0.5 & & -0.5 \end{pmatrix}.$$

Входные потоки: $\lambda_1 = 400$, $\lambda_3 = 200$, так что $\boldsymbol{\lambda} = (400, 0, 200)$. (Не указанные числовые значения равны нулю.) Равновесные значения численностей определяются условием

$$(400, 0, 200) + (x_1, x_2, x_3) \cdot \begin{pmatrix} -0.3 & 0.1 & 0.2 \\ & -0.7 & 0.4 \\ 0.5 & & -0.5 \end{pmatrix} = \mathbf{0}.$$



Решение представлено на рисунке. Над кластерами жирным шрифтом показаны равновесные численности, над дугами показаны равновесные интенсивности потоков.