

УДК 93/94 (314.12 + 574.34)

# ИЗ ИСТОРИИ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ: РЕЦЕНЗИЯ НА КНИГУ: БАКАЭР Н. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ ДИНАМИКИ НАСЕЛЕНИЯ РЕД. ПЕРЕВОДА: В.А. ВОЛЬПЕРТ, Д.М. ЭДИЕВ. ПАРИЖ, 2021. 190 С.

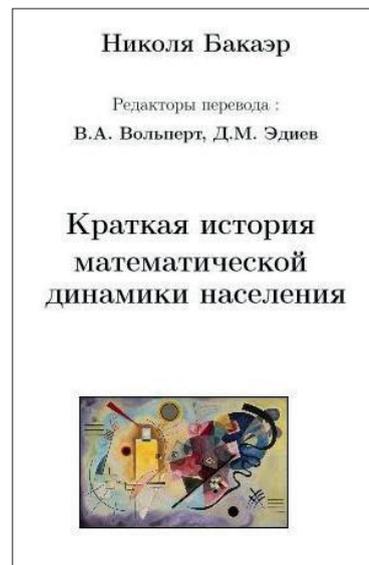
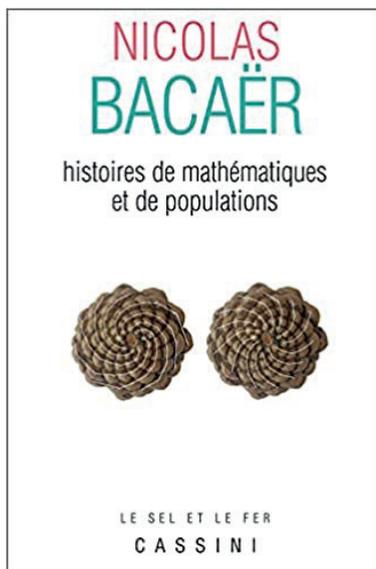
По Интернету распространяется русский перевод книги Николя Бакаэра (Nicolas Bacaër. *Histoires de mathématiques et de populations*. 2008. [4]). Сообщается, что его можно бесплатно скачать по следующему адресу: <http://www.ummisco.ird.fr/perso/bacaer/ru.pdf>. Как указано во введении, перевод выполнен с помощью компьютерной программы DeepL и откорректирован В.А. Вольпертом и Д.М. Эдиевым<sup>1</sup>. Фактически, мы участвуем в интересном эксперименте быстрого распространения книги по многочисленным заинтересованным читателям с представлением ее на их родном языке благодаря автоматизированному переводу и последующей коррекции.

<sup>1</sup> Вольперт Виталий Айзикович (г. р. 1958) – российский (советский), французский математик, профессор Университета Клода Бернара (Claude Bernard Lyon I; Лион, Франция).  
Эдиев Далхат Мурадинович (г. р. 1972) – математик, демограф; профессор, проректор по научной работе, информатизации и международному сотрудничеству Северо-Кавказской государственной академии (Черкесск, Россия).

В книге бережно и хорошо отражена история применения математических подходов и методов для решения популяционных задач, связанных с динамикой величины и структуры (возрастной и генетической) биологических популяций. Большая часть задач связана с динамикой народонаселения и демографией людей, но реально тематика книги значительно шире. Автор адресует свою книгу «старшеклассникам и студентам вузов..., преподавателям математики, пытающимся сделать свой курс более привлекательным..., специалистам, уже знакомым с демографией, эпидемиологией, генетикой или экологией и желающим сравнить свою область науки с другими, которые могут использовать аналогичные математические модели». Это, конечно, так, но наиболее интересна и полезна эта книга неожиданно (или закономерно?) оказывается именно специалистам по математическому моделированию популяционной динамики (в самом широком понимании этой тематики), поскольку в весьма изящной и компактной форме побуждает их



Николя Бакаэр, 1975 г. рожд., сотрудник Французского института развития (Institut de Recherche pour le Développement)



«вспомнить все» и еще раз посмотреть через историческую перспективу на текущие актуальные задачи и соотнести сегодняшние подходы с тем, что было уже сделано упорными и яркими исследователями прошлых веков.

В книге подкупает легкость, четкость и ясность изложения, достигаемые без искажения смысла и глубины проблем при описании содержательных популяционных задач и их математических формализаций. Трудно вспомнить еще книги, где так полно были представлены основополагающие результаты математической популяционной экологии, математической демографии, математической популяционной генетики, причем полученные как при детерминистическом, так и при стохастическом рассмотрении соответствующих популяционных процессов. Очень ярко высвечены роли выдающихся ученых, например, подробно освещена малоизвестная, но очень важная работа Л. Эйлера (Leonhard Euler, 1707–1783), в которой фактически анонсировались положения целого ряда последующих исследований, таких как Мальтуса (Thomas Robert Malthus, 1766–1834), Лесли (Patrick H. Leslie, 1890–1974) и других.

Восхищает осознание того объема вычислений и оценок, которые были выполнены гигантами прошлых веков на базе одной только таблицы десятичных логарифмов для целых чисел. Незабываемое впечатление производят тактичные, компактные и вместе с тем важные, информативные и интересные краткие биографические сведения о каждом из исследователей, чьи результаты приводятся и обсуждаются в монографии.

Вообще, чтение книги оставляет очень приятное впечатление, хотя каждый исследователь, безусловно, мог бы дополнить ее своими мыслями и замечаниями касательно истории математического моделирования популяционной динамики.

В книге отмечается, что популяционные математические исследования, как правило, изначально были направлены на решение проблем, которые волновали биологов, демографов, эпидемиологов, экономистов. Вместе с тем, следовало бы добавить, что результаты этих исследований в свою очередь оказали очень большое влияние на формулировки биологических представлений и концепций. Первая половина прошлого века оказалась «золотым» временем математической популяционной биологии с его мощным притоком математических сил и подходов, всплеском новых идей [13], формированием новых теорий, таких как синтетическая теория эволюции, и новых отраслей наук, таких как математическая популяционная генетика и математическая популяционная экология.

В интересной написанной главе о Менделе (Gregor Johann Mendel, 1822–1884) и наследственности все же как-то слабо прозвучало, что важнейшей составля-

ющей открытия Менделя являлось понимание (догадка!) о диплоидности зигот и гаплоидности гамет. Именно это удалось ему почувствовать и уловить задолго до того, как связь диплоидности с наследственностью будет понята и «открыта» в цитологии. Можно всяко рассуждать о том, как это ему удалось, но эта догадка вместе с представлением о дискретных единицах наследственности – безусловное свидетельство о глубине и величии Менделя!

Интересная глава посвящена важному популяционно-генетическому закону Харди–Вайнберга (Godfrey Harold Hardy, 1877–1947; Wilhelm Weinberg, 1862–1937). Однако очень хочется дополнить эту главу следующим весьма существенным, на наш взгляд, пояснением.

В законе Харди–Вайнберга есть две составляющие. Первая – это сохранение частоты аллеля, если нет отбора, мутаций, миграций и прочих нарушителей «равнозначности». Да и популяция должна быть достаточно большой без всякого генетического дрейфа. Как справедливо (но без прямого указания) намекает автор книги, этот факт решает проблему Дарвина (Charles Robert Darwin, 1809–1882), связанную с неизбежным «растворением» редкого признака в череде поколений в результате скрещиваний. Здесь можно вспомнить, что проблема эта, известная как «кошмар Дженкина» (Henry Charles Fleeming Jenkin, 1833–1885), соответствовала представлениям Дарвина о наследственности как пангенезисе и была очень тяжелой для него [5; 3, с. 492]. Однако «кошмар Дженкина» развеивается уже сразу после осознания работ Менделя.

Вторая составляющая закона Харди–Вайнберга – это соотношения, связывающие частоты генотипов и частоты генов, которые являются, прежде всего, следствием панмиксии – полной случайности и равной вероятности встречи партнеров при образовании брачных пар (или случайности и равновероятности скрещиваний, вне зависимости от генотипов размножающихся особей). В последующих работах основателей и последователей синтетической теории эволюции, начиная с Р. Фишера и С. Райта (Ronald Aylmer Fisher, 1890–1962; Sewall Green Wright, 1889–1988), благодаря этим соотношениям удалось принципиально понизить размерность моделей, описывающих эволюцию популяций, – перейти от анализа динамики частот генотипов к анализу частот генов. Заметим, что ограничение панмиксии в отсутствие отбора, мутаций, миграций, дрейфа генов даже в таком крайнем случае, как самоопыление, не приводит к изменению частот аллелей, но принципиально меняет соотношения генотипов: популяция стремится к совокупности гомозиготных групп и полной элиминации гетерозигот. В свою очередь, наличие естественного отбора не меняет Харди–Вайнберговские соотношения между частотами генотипов и частотами генов, если популя-

ции панмиктичны, а частоты генотипов сопоставляются с частотами аллелей, присутствующих в сформировавшихся их гаметах.

В компактной, цельной и естественно ограниченной по размеру книге трудно ожидать упоминания всех ярких авторов и концепций. У каждого исследователя здесь свой набор предпочтений и свои приоритеты. После описания модели хищник–жертва Лотки и Вольтерра (Alfred James Lotka, 1880–1949; Vito Volterra, 1860–1940) нам естественно вспоминается Г.Ф. Гаузе (1910–1986), сотрудничавший с В. Вольтерра и выполнивший уникальные эксперименты для проверки адекватности предлагаемых моделей. Для современного исследователя очень важно развитие моделей хищник–жертва, начатых К. Холлингом (модель Холлинга–Тэннера; Crawford Stanley (Buzz) Holling, 1930–2019; James T. Tanner, 1914–1991), Р. Макартуром (Robert Helmer MacArthur, 1930–1972) и параллельно в СССР А.Д. Базыкиным (1940–1994).

Из книги фактически выпало описание направления исследований, посвященных попыткам объединения идей популяционной генетики и популяционной экологии. Пионером в этом направлении (а также первых опытов математического моделирования глобальных квазипериодических биогеохимических и климатических процессов) был В.А. Костицин (1883–1963), который на французском языке в 1934 году выпустил книгу «Симбиоз, паразитизм и эволюция (математическое исследование)» [7], в 1935-м – книгу «Эволюция атмосферы: круговорот органики, ледниковый период» [8] (переведена на русский язык в 1984 году [2]), и в 1937-м – книгу «Математическая биология» [9] (переведена на английский в 1939 году [10]; на русский так и не переведена...). В последней книге, в частности, приводится ряд математических моделей, предназначенных для анализа результатов действия естественного отбора в экологически лимитированных популяциях и сообществах биологических видов, связанных трофическими и конкурентными взаимоотношениями. Большое внимание исследователей привлекла весьма популярная у популяционных биологов (и часто критикуемая) концепция  $r$ - и  $K$ -отбора, предложенная Макартуром и активно развиваемая его последователями – Э. Пианка, С. Стирнс и др. (Eric Rodger Pianka, 1939 –...; Stephen C. Stearns, 1946 –... [11, 12]).

Очень интересна глава, посвященная проблеме вымирания. Вместе с тем при обсуждении полученных здесь результатов автор ограничивается рассмотрением ситуации стохастического развития нелимитированных экспоненциально растущих популяций. Основной результат – здесь есть ненулевая вероятность невырождения – вырождение не всегда неизбежно (!). Однако при вероятностном (стохастическом) описании процесса динамики экологически лимитирован-

ных однородных популяций обнаруживается, что эти популяции обречены на вымирание. Это было показано чл.-корр. АН СССР А.А. Ляпуновым (1911–1973) и его учениками [1]. Заметим, что большинство существовавших в природе популяций вымерло, и многие существующие обречены на вымирание. Далее, в весьма изящном исследовании, выполненном проф. В.А. Ратнером (1932–2002) и его учениками [6], было показано, что необходимыми условиями, требуемыми для «невымирания» популяции, являются, в частности, условия, обеспечивающие выполнение триады Ч. Дарвина – изменчивости, наследственности и естественного отбора. Вообще, это очень важное теоретическое направление математической популяционной биологии, которому в последнее время почти не уделяется должного внимания.

Интересное введение в пространственные модели ограничивается обсуждением основополагающих работ, посвященных детерминированному распространению генов по однородному ареалу, и при этом за кадром остались как мощное, переживающее своеобразный ренессанс современное развитие этого направления, так и масса других подходов, типа клеточных автоматов, появившихся и господствующих в настоящее время.

В книге Николая Бакаэра очень достойно представлены разделы, посвященные математической теории эпидемий. Но это были первые попытки – первые подходы математически популяционной биологии к анализу процессов распространения инфекций и оценки эффективности прививок, ориентированные в основном на описание бактериальных инфекций. Сейчас делаются активные попытки адаптации предложенных раньше методов и моделей к актуальным вирусным инфекциям, и идет поиск оптимальных эпидемиологических стратегий борьбы и сдерживания быстро и остро эволюционирующего агента. Эти проблемы очень животрепещущи, ждут своих смелых исследователей, которые, возможно, откроют новые интригующие количественные закономерности и зависимости.

Раздел о хаотических популяциях хотелось бы дополнить одной репликой. Параллельно с Р. Мэем (Robert McCredie May, 1936–2020), чуть раньше и совершенно независимо к этим же результатам пришел советский дальневосточный математик А.П. Шапиро (1932–1988). К сожалению, этот факт остался почти незамеченным и теперь уже практически забыт в научной среде.

Итак, перед нами интересная и действительно полезная книга. В этом плане проделанный эксперимент оказался вполне успешным – мы получили хорошую книгу на родном языке. Однако машинный перевод – это все же автоматизированный перевод со всеми неизбежными изъянами даже в великолепной компьютерной программе. Книга пестрит неудачными синонимами, особенно среди профессиональных

понятий и терминов. Это начинается с режущего слух названия (французский оригинал выглядит мягче и естественнее), продолжается в невинных оговорках (типа слова «пересечение» в месте, где по тексту явно должно быть «скрещивание») и особенно выпирает в нетрадиционных написаниях устоявшихся транскрипций фамилий известных иностранных исследователей. Например, изучавшим генетику в России известно, что результаты Менделя были переоткрыты Хуго де Фризом (Hugo de Vries, 1848–1935) и Эрихом Чермаком (Erich Tschermak-Seysenegg; 1871–1962), а не «Врисом» и «Тшермаком». Есть фамилии, которые в разных местах книги приводятся по-разному, но не так, как это сейчас общепринято в русскоязычной научной литературе. Все это, конечно, является зоной ответственности редакторов перевода. Однако у них

была сложная дилемма между скоростью выхода книги (и дешевизной, в результате которой нам она досталась бесплатно), обеспечиваемой автоматизацией перевода, и качеством, погоня за которым могла просто загубить идею быстрого распространения.

Все же вполне осязаемая проблема качества «пост-автоматизированного» перевода – это больше дискуссия для будущих экспериментов. А сейчас мы получили интересную книгу, которую с удовольствием прочли; читая, о многом вспомнили и полезно поразмышляли о том великом наследии, которое нам оставлено титанами и тружениками прошлых лет. С этим напутствием мы и рекомендуем книгу всем, кому интересно прикладное математическое моделирование и особенно моделирование применительно к популяционным проблемам в самом широком их понимании.

## Литература

### Список русскоязычной литературы

1. Карев ГП, Ляпунов АА, Терсков СА. О детерминированном и вероятностном подходах к эволюционным задачам в теории популяций. В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука; 1975. (4):5-10.
2. Костицын ВА. Эволюция атмосферы, биосферы и климата. М.: Наука; 1984.
3. Тахтadžян АЛ. Дарвин и современная теория эволюции. В кн.: Дарвин. Происхождение видов. СПб.: Наука; 2001. С. 490-519.

### Общий список литературы/Reference List

1. Karev GP, Lyapunov AA, Terskov SA. On deterministic and probabilistic approaches to evolutionary problems in population theory. In: Problemy Evolutsii. Novosibirsk: Nauka; 1975. (4):5-10. (In Russ.)
2. Kostitsyn VA. Evoliutsiya Atmosfery, Biosfery i Klimata. [Evolution of the Atmosphere, Biosphere and Climate]. Moscow: Nauka; 1984. (In Russ.)
3. Takhtadzhyan AL. Darwin and the modern theory of evolution. In: Darwin. Proiskhozdeniye Vidov. Saint Petersburg: Nauka; 2001. P. 490-519. (In Russ.)
4. Bacaër N. Histoires de mathématiques et de populations. Paris: Cassini; 2008.
5. Jenkin F. Review of 'The origin of species'. North British Review. 1867;46:277-318.
6. Korostishevsky MA, Shtabnoy VR, Ratner VA. On some principles of evolution viewed as a stochastic process. J. Theor. Biol. 1974;48:85-103.
7. Kostitzin VA. Symbiose, parasitisme et évolution: (Etude mathématique). Paris: Hermann; 1934.
8. Kostitzin VA. Evolution de l'atmosphère: Circulation organique, époques glaciaires. Paris: Hermann; 1935.
9. Kostitzin VA. Biologie mathématique. Préface de Vito Volterra. Paris: Libr. Armand; 1937.
10. Kostitzin VA. Mathematical Biology. George G. Harrap Co. Ltd; 1939.
11. Pianka ER. On r- and K-selection. American Naturalist. 1970;104(940):592-7.
12. Stearns SC. The Evolution of Life Histories. Oxford Univ. Press; 1992.
13. Scudo FM, Ziegler JR, eds. The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923-1940. A Collection of Works by Volterra, Kostitzin, Lotka and Kolmogoroff. Berlin; N.Y.: Springer Verlag; 1978.

**Е.Я. Фрисман**, чл.-корр. РАН, докт. биол. наук, науч. руководитель Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН (г. Биробиджан),

**Г. С. Розенберг**, чл.-корр. РАН, докт. биол. наук, гл. науч. сотр. Института экологии Волжского бассейна РАН (г. Тольятти)