



HAL
open science

数学人口动力学简史

Nicolas Bacaër

► **To cite this version:**

| Nicolas Bacaër. 数学人口动力学简史. , 178 p., 2022, 979-10-343-8614-7. <hal-03551717>

HAL Id: hal-03551717

<https://hal.science/hal-03551717>

Submitted on 27 Oct 2023

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

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

Copyright

尼古拉·巴卡赫
(Nicolas Bacaër)

戚爱丽

张太雷、刘俊利

数学人口动力学简史



数学人口动力学简史

尼古拉·巴卡赫

(Nicolas Bacaër)

译文校正:

戚爱丽、张太雷、刘俊利

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

戚爱丽
ailibacaer@laposte.net

张太雷, 长安大学, 西安
tlzhang@chd.edu.cn

刘俊利, 西安工程大学, 西安
jlliu2008@126.com

封面照片：康熙时期的花瓶，吉美博物馆，巴黎。

Titre original : Histoires de mathématiques et de populations

© Cassini, Paris, 2008

Pour l'édition chinoise :

© Nicolas Bacaër, Paris, 2022

ISBN : 979-10-343-8614-7

Dépôt légal : février 2022

介紹

人口种群动力学是一个科学领域，尝试以简单的机械方式解释生物种群，如人类、动物、植物或微生物种群的规模及组成的时间变化。它与更具描述性的人口统计学有关，但仍有很大区别。一个共同点是，它们广泛使用了数学语言。

人口种群动力学处于各个领域的交叉点：数学、社会科学（人口学）、生物学（种群遗传学和生态学）及医学（流行病学）。因此，尽管在各种应用中遇到的问题有相似之处，但它并不经常被作为一个整体来介绍。一个明显的例外是阿兰·希里安（Alain Hillion）的法文版《数学人口理论》一书¹。它从数学家的角度来介绍这一主题，区分了各种类型的模型：离散时间模型（ $t = 0, 1, 2, \dots$ ）和连续时间模型（ t 为实数）；确定性模型（如果确切知道当前状态，则未来状态是确切可知的）和随机模型（概率应用）。然后，本书考虑了离散确定性模型、连续确定性模型、离散随机模型和连续随机模型。

本书中，我试着从历史的角度来讨论相同的主题，在研究的背景下对其进行解释。书中还包括科学家的简短传记，这可以使那些不太熟悉数学的人更容易阅读此书，并且可以帮助理解所研究问题的起源。此书不仅仅是关于历史的，还介绍了数学建模，包括大多数计算细节。这些也是重要的，可以让读者真正看到模型的局限性。技术部分用灰框强调，初读时可以跳过。最后一章集中讨论了人口动力学中的众多当代问题，大家可以尝试从数学的角度进行分析。对于那些想了解更多信息的读者，可参考每章末尾的参考文献列表及可以下载原文的网站。

限于篇幅的长度，本书不可能完整地介绍至目前为止开展的所有工作，也不可能涉及对这一主题作出贡献的所有科学家。书中的节选不可避免地有所遗漏，尤其最近几十年的相关内容选取。我希

¹Presses Universitaires de France, 巴黎, 1986.

望所选择的样本具有足够的代表性，亦希望那些活跃在这一领域的学者，如果他们的工作没有被提及，请勿介意。

适合本书的理想读者包括：

- 想知道他们必须参加的数学课程和他们周围的世界之间可能存在某些联系的高中生和大学生，或者准备从事与人口动力学相关主题工作的学生。
- 想使自己的课程更具吸引力的数学教师。具有四种基本运算的基础知识足以理解第一、第二和第五章的大部分内容。第三章可以作为对数应用的介绍。本书还包括：
 - 递推方程的章节：第一章、第三章、第八章、第十一章、第十四章、第二十一章、第二十三章、第二十四章；
 - 微分方程的章节：第四章、第六章、第十二章、第十三章、第十六章；
 - 偏微分方程章节：第二十章、第二十五章；
 - 积分方程章节：第十章；
 - 概率论应用章节：第二章、第七章、第八章、第九章、第十五章、第十六章、第十七章、第十八章、第十九章、第二十二章。
- 已经熟悉人口学、流行病学、遗传学或生态学，并愿意将自己喜欢的领域与其他领域进行比较，可能涉及类似的数学模型的读者。
- 对科学史感兴趣的读者。

本书基本上是 Cassini (巴黎) 2008 年出版的法文版的译本，书名为《Histoires de mathématiques et de populations》。对于中文版，我感谢戚爱丽女士、张太雷先生和刘俊利女士，他们纠正了翻译软件 DeepL 中的翻译错误。

斐波那契数列 (1202)

1202 年，比萨的莱昂纳多（又称斐波那契）出版了一本书，在欧洲普及了印度的十进制数字系统，该系统也被阿拉伯数学家采用。在书中给出的众多例子中，有一个是关于兔子数量的增长，这是种群动力学数学模型的最古老案例之一。

比萨的莱昂纳多，在他去世后很久才被命名为斐波那契 (Fibonacci)，大约 1170 年出生于比萨共和国，当时比萨在地中海地区的商业和军事力量正处于鼎盛时期。大约 1192 年，斐波那契的父亲被共和国派往贝贾亚港（现在的阿尔及利亚）领导一个贸易站。他的儿子不久后也加入了他的行列，准备做一名商人。莱昂纳多开始学习阿拉伯人从印度带回来的十进制数字系统，该系统至今仍以几乎相同的形式在使用：0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 和 9。在环地中海出差时，他比较了不同的数字系统并研究了阿拉伯数学。回到比萨后，于 1202 年完成了一本名为《Liber abaci》（计算之书）的拉丁文书。在书中他解释了新的数字系统，并展示了如何将其用于会计、重量和货币换算、利率及其他许多应用。他还收集了阿拉伯人已知代数 and 算术方面的大部分成果。

斐波那契在他的书中考虑到了今天人们所说的种群动力学问题，但它只是作为一个计算练习出现在其他不相关的主题中。书中前一节是关于完美数字，完美数字等于它的因数之和，如 $28 = 14 + 7 + 4 + 2 + 1$ 。后一节是关于四个人分钱的问题，相当于由四个方程组成的一个线性系统。以下是人口问题拉丁文的翻译：

“一个人在一个封闭的空间养了一对兔子，他想知道，按照自然规律，如果每对兔子在出生两个月后，每个月都

会生出一对新的兔子，那么一年后会有多少对兔子？”

如果在第一个月初有一对新生的兔子，这对兔子出生一个月时还没有生育能力，所以第二个月初只有一对兔子。这对兔子将在第三个月初生下另一对，此时共有两对兔子。最初的一对兔子在第四个月开始时又生下另一对，但第二对兔子还没有生育能力，所以第四个月初有三对兔子。

使用现代符号，设 P_n 为 n 月初的兔子对数，那么 $n+1$ 月的兔对 P_{n+1} 就是 n 月的兔子对数 P_n 与 $n+1$ 月的新生对数之和。只有至少两个月大的兔对才会在 $n+1$ 月生出新生的兔对，这些是在第 $n-1$ 个月已经存在的兔对，它们的数量是 P_{n-1} 。所以

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

这是一个递归关系：它给出了 $n+1$ 月份的兔对是前几个月兔对的函数。因此，斐波那契可以很容易地建立以下表格，其中 $1+1=2$ ， $1+2=3$ ， $2+3=5$ ， $3+5=8$ ，等等。

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

事实上，斐波那契把 $n=2$ 个月的情况作为初始条件，由于 $P_{14} = 144 + 233 = 377$ ，他在起点的十二个月后最终得到 377 对兔子。他注意到这个数字序列可以无限地延展下去。

1202 年后，斐波那契又写了几本书，如 1220 年的《几何实践》和 1225 年的《平方之书》。他的声誉使得仰慕科学的腓特烈二世皇帝与他会面，1240 年比萨共和国授予他每年的养老金。斐波那契的去世年份不详。

在接下来的几个世纪里，斐波那契的兔子问题被遗忘了，对种群动力学数学模型的发展没有影响。一些科学家在他们的研究中遇到了相同的数字序列，但并没有提到斐波那契或任何人口种群。在

开普勒 (Kepler) 的几本书中有这样一句话: 当 n 趋于无穷大时, 比值 P_{n+1}/P_n 趋于黄金数 $\phi = (1 + \sqrt{5})/2$ 。这是大多数种群模型共有属性的一个特殊情况: 呈几何级数增加的趋势 (见第三章和第二十一章)。1728 年, 在研究一般递推数列时, 丹尼尔·伯努利 (Daniel Bernoulli) 得到了一个精确的公式:

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

斐波那契的全部著作在 19 世纪出版, 从此在趣味数学的书籍中可以看到以斐波那契数列命名的数列 (P_n)。

很明显, 建立兔子种群模型, 斐波那契数列的假设远远不符合实际情况, 没有死亡率, 也没有性别区分等。近几十年来, 我们在生物学上对这个数列的兴趣来自于一些植物结构涉及到一些 P_n 数字, 例如松果中的 8 和 13 或向日葵中的 34 和 55。有一本科学杂志《斐波那契季刊》甚至完全致力于研究斐波那契数列的特性及应用!

进一步阅读

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 (1971)

哈雷生命表 (1693)

1693 年，英国著名天文学家埃德蒙·哈雷研究了布雷斯劳市的出生和死亡记录，这些记录由卡斯帕·诺伊曼转交给皇家学会的。哈雷制作了一张生命表，显示同年出生的人群中存活到任何年龄的人数，还用此表计算出了人寿年金的价格。本章回顾了这项工作，并将其置于哈雷的生活以及“政治算术”和概率论的早期发展的背景下，这些发展引起了格朗特、佩蒂、德威特、赫德、惠更斯、莱布尼茨和德莫弗尔等人的兴趣。

埃德蒙·哈雷 (Halley) 1656 年出生于伦敦附近，他的父亲是一位富有的肥皂制造商。哈雷很小的时候就对天文学产生了兴趣，他开始在牛津大学女王学院学习，当格林威治天文台在 1675 年建成时，哈雷已经可以拜访皇家天文学家弗兰斯蒂德 (Flamsteed)。1676 年至 1678 年，他中断学业，前往圣赫勒拿岛，建立了从南半球可以看到的星星目录。回到英国后，他成为皇家学会会员，还发表了在圣赫勒拿岛旅行期间对风的环流观察。1684 年，他在剑桥拜见了牛顿，讨论开普勒的行星运动定律与太阳吸引力之间的联系，并鼓励牛顿写了著名的《自然哲学的数学原理》，这本书最后由哈雷自己出资出版，当时他在皇家学会担任书记员。1689 年他设计了一个潜水用的水下钟，并亲自进行实验。

大约在同一时间，住在布雷斯劳的神学家卡斯帕·诺伊曼 (Neumann) 收集了他所在城市的人口出生和死亡数据。布雷斯劳属于哈布斯堡帝国（现在波兰的弗罗茨瓦夫）。这些数据包括人口的死亡年龄，因此可以用来构建一个生命表，显示存活到任何特定年龄的概率。

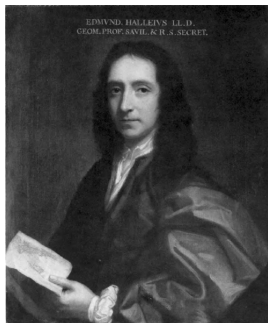


图 2.1: 哈雷 (1656–1742)

第一个生命表于 1662 年在伦敦出版，收录在一本名为《关于死亡率的自然和政治观察》一书中，这本书通常被认为是统计学和人口学的奠基之作。但有一点令人好奇，也是现在人们一直有疑问的，此书到底是由封面上的作者—伦敦商人约翰·格朗特 (Graunt) 书写的？还是由他的朋友，皇家学会创始人之一威廉·佩蒂 (Petty) 写的。

无论如何，书中所记载的生命表试着利用自 17 世纪初以来定期报告伦敦葬礼和洗礼情况的公报，这些公告主要用于向人们通报经常性的瘟疫流行情况。这也是为什么它们会标明死亡原因而不是死亡年龄。为了得到一张与年龄有关的生存机会的生命表，格朗特或佩蒂必须猜测不同的死因与年龄组的关系，因此他们的生命表可能会有很大的偏差。不过这本书还是非常成功的，自 1662 年到 1676 年间共出版了五版，欧洲有几个城市也开始出版类似于伦敦的公报。

第一张生命表发布近三十年后，在莱布尼茨 (Leibniz) 的建议下，诺伊曼将他在 1687 年至 1691 年布雷斯劳市的人口数据寄给了皇家学会秘书亨利·贾斯特尔 (Justel)。因贾斯特尔不久后去世，哈雷收到了这些数据，并对其进行分析，于 1693 年在《皇家学会哲学汇刊》上发表了她的结论，文章名为《从布雷斯劳市的出生和死亡的奇怪表格中得出对人类死亡率的估计，并试图确定人寿年金的价格》。

在所研究的五年时间里，哈雷注意到布雷斯劳的出生人数或多

或少等于死亡人数，因此总人口数几乎是恒定的。为了简化分析，他假设人口完全处于稳定状态：每年的出生人数（称为 P_0 ）、总人口、年龄为 k 的人口 (P_k) 和年龄为 k 的死亡人数 (D_k) 随着时间的推移都是恒定不变的。这就显示了布雷斯劳数据的部分局限性，对于像伦敦这样快速发展的城市，这样的简化是不可能的，因为那里的统计数据也会受到来自农村人口流动的影响。

表 2.1: 哈雷生命表显示年龄为 k 的人口数 P_k 。

k	P_k	k	P_k	k	P_k	k	P_k	k	P_k	k	P_k
1	1000	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

布雷斯劳的数据显示每年出生率的平均值为 1238，这是哈雷对 P_0 的取值。原则上，他可以从这些数据中计算出所有 $k \geq 0$ 的年龄为 k 的死亡人数的年平均值 D_k 。利用公式

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

他可以构造表 2.1 给出 P_k 。相反，我们可以从公式 $D_k = P_k - P_{k+1}$ 中找到他所使用的 D_k 的值： $D_0 = 238$ ， $D_1 = 145$ ， $D_2 = 57$ ， $D_3 = 38$ 等。实际上，哈雷把他的结果重新排列了一下，一是为了得到整数

(微调 D_1 , 便可使 $P_1 = 1000$), 二是为了平滑某些不规则的情况, 因为在五年的研究中, 老年人的死亡人数很少。取表中所有数字 P_k 之和, 哈雷得到了布雷斯劳总人口接近 34,000 人的估计¹。总之这种方法有一个很大的优点, 就是不需要进行全面的人口普查, 只需了解几年内的出生和死亡人数以及死亡年龄。

哈雷的生命表在十八世纪成为各种著作的参考 (见第四章)。事实上, 虽然 P_k 的数值是针对布雷斯劳市的, 但我们可以认为 P_{k+1}/P_k 的比值是一个已知年龄为 k 的人活到年龄为 $k+1$ 的概率。这个概率可以合理地用于当时欧洲的其他城市, 例如人们可以预期一个 1 岁孩子有 661/1000 的机会活到 10 岁, 有 598/1000 的机会活到 20 岁。

哈雷还用他的生命表计算人寿年金的价格。十六和十七世纪, 一些城市和州省向公众出售这种年金以筹集资金。购买者每年能收到一笔固定的钱, 直到他们去世。这笔钱相当于最初支付金额的一个比例, 通常是当时利率的两倍, 且与购买者的年龄无关。当然, 如果有太多预期寿命很长的人买了这些年金, 该机构就有破产的风险。没有一个可靠的生命表, 这个问题无法准确解决。

1671 年, 荷兰首相约翰·德威特 (de Witt) 和阿姆斯特丹的一位市长约翰内斯·赫德 (Hudde) 也考虑了计算人寿年金价格的问题。由于担心法国军队入侵, 他们想筹集资金加强部队。当时掌握了几十年前购买人寿年金的购买者数据, 特别是购买年金的年龄和死亡年龄。他们设法或多或少正确地计算出年金的价格, 但他们的方法后来被遗忘了。第二年荷兰被入侵, 德威特被众人处以私刑。

哈雷 1693 年用布雷斯劳的生命表重新考虑了这个问题, 并假设利率为 6%。计算方法很简单: 设 i 是利率; R_k 是一个年龄为 k 的人可以购买年金的价格, 例如每年一英镑。这个人在年龄 $k+n$ 时还活着的概率为 P_{k+n}/P_k 。如果他到了这个年龄, 国家承诺支付的英镑可以通过将初始金额的 $1/(1+i)^n$ 按利率 i 计算得出。因此,

¹对于 84 岁以上的人, 哈雷刚刚提到他们的数字是 107。

如果我们做一个简化的假设，即初始金额只用于支付年金，那么价格应该是：

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

哈雷通过这种方式得到了表2.2，其中显示了所需年金必须乘以系数 R_k 才能得到必要的初始金额。因此一个 20 岁的人每年将得到初始金额的 $1/12.78 \approx 7.8\%$ ，但一位 50 岁的人将得到 $1/9.21 \approx 10.9\%$ ，因为他的寿命较短。请注意，两倍的利率相当于 12% 的初始金额的年金，或者相当于 8.33 倍年金的价格。

表 2.2: 给出人寿年金价格的乘法系数：

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

当然，计算是相当繁琐的，不过哈雷可以利用对数表更快地得到一般项 $P_{k+n}/(1+i)^n$ 。由于它没有显示 84 岁以上的 P_k 值，所以不可能准确地检查他的计算结果。哈雷的工作并没有产生任何直接的影响，几十年来，在英国和其他地方，以寿命为基础年金继续以与购买者年龄无关的价格出售，而且价格远远低于它所能达到的价格，如年金的 7 倍。

在哈雷时代，从生命表得出的问题引起了许多科学家的兴趣。荷兰人克里斯蒂安·惠更斯 (Huygens) 于 1657 年写了第一本专门讨论概率论的小册子，他在 1669 年与其兄弟格朗特的通信中讨论了生命表和预期寿命的计算²。在诺伊曼接触到皇家学会的几年前，莱布尼茨也在一篇未发表的文章中写到了预期寿命的计算。1709 年，尼古拉斯一世·伯努利开始研究这一课题。1725 年，亚伯拉罕·德·莫伊弗尔 (de Moivre) 发表了一篇《年金论》，他特别注意到，由

² k 时的预期寿命由公式 (2.2) 给出， $i = 0$ 。

于公式 (2.2) 只包含几项, 所以很容易计算出老年人的价格 R_k 。然后使用后向递推公式

$$R_k = (P_{k+1}/P_k) \times (1 + R_{k+1})/(1 + i),$$

很容易由公式 (2.2) 得以证明。利用哈雷给出的 70 岁时的价格值, 我们可以检查表 2.2 中的其他值³。

继这次人口统计学研究之后, 哈雷回到了他的主要研究课题。1698 年至 1700 年间, 他绕着大西洋航行, 绘制地球磁场图。1704 年成为牛津大学教授, 次年出版了一本关于彗星的书, 并预测开普勒在 1607 年观测到的 1682 年彗星将于 1758 年再次出现: 它被称为“哈雷彗星”。哈雷还出版了佩尔加的阿波罗尼乌斯 (Απολλώνιος ο Περ-
γάιος) 关于圆锥体的著作的译本。1720 年, 他取代弗兰斯蒂德成为皇家天文学家, 尝试解决通过观测月球来精确定海上经度的问题, 这个问题对航海具有重大的现实意义。1742 年哈雷在格林威治去世, 享年 86 岁。

进一步阅读

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
3. Hald, A.: *A History of Probability and Statistics and Their Applications before 1750*. Wiley (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
5. Heyde, C.C.: John Graunt. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 14–16. Springer (2001)
6. Koch, P.: Caspar Neumann. In: *Ibid.*, 29–32.
7. Le Bras, H.: *Naissance de la mortalité*. Gallimard, Paris (2000)

³表中似乎有一些错误, 特别是 5 岁和 15 岁。

欧拉与人口的几何增长 (1748–1761)

欧拉曾多次撰写关于人口动力学的文章，在他 1748 年的论文《无限分析导论》中，涉及指数函数的章节包含了四个关于人口指数增长的例子。1760 年他发表了一篇文章，将这种指数增长与人口的年龄结构相结合。这项工作是“稳定”人口理论的先驱，该理论在 20 世纪得到发展，并在人口学中发挥了重要作用。1761 年，欧拉帮助苏斯米尔赫完成了他的人口学论文的第二版。欧拉研究出一个有趣的模型，这是斐波那契数列的一种变体，但没有发表他的详细分析。

莱昂哈德·欧拉 (Euler) 1707 年出生于瑞士巴塞尔，他的父亲是一位新教牧师。1720 年，欧拉开始在大学学习，还接受了继莱布尼茨和牛顿之后最著名的数学家约翰·伯努利 (Johann Bernoulli) 的私人数学课程。他与约翰·伯努利的两个儿子成了朋友：尼古拉 (Nicolaus II) 和丹尼尔 (Daniel)。1727 年，欧拉加入丹尼尔在圣彼得堡新成立的科学院，除了数学之外，他还对物理学和许多其他科学与技术学科感兴趣。1741 年，普鲁士国王腓特烈二世邀请他担任柏林科学院数学部主任。欧拉发表了相当多的文章和著作，涉及力学 (天文学、弹性、流体、固体) 和数学 (数论、代数、无穷级数、基本函数、复数、微积分、微分和偏微分方程、最优化、几何学) 的各个方面，也涉及人口学。他是当时最多产的数学家。

1748 年欧拉用拉丁文发表了一篇论文，题目为《无限分析导论》。他在指数和对数一章中考虑了 6 个例子：一个是关于音阶的数学理论，另一个是关于偿还贷款的利息，还有 4 个是关于人口动力学。在人口动力学的例子中，欧拉假设第 n 年的人口 P_n ，对于所



图 3.1: 欧拉 (1707–1783)

有整数 n , 满足 $P_{n+1} = (1+x)P_n$, 其中增长率 x 是正实数。从初始条件 P_0 开始, n 年的人口数由以下公式给出: $P_n = (1+x)^n P_0$ 。这就是所谓的几何或指数增长。第一个例子问:

“如果一个省的居民人数每年增加三十分之一, 开始时有 10 万居民, 我们想知道 100 年后的居民人口。”

答案是

$$P_{100} = (1 + 1/30)^{100} \times 100,000 \approx 2,654,874.$$

对于这个例子, 欧拉受到了 1747 年柏林人口普查的启发, 该次普查得出的人口估计数为 107,224 人。他的计算表明, 一个世纪内人口可以增加十倍以上, 这正是当时观察到的伦敦市的情况。

我们注意到, 用现代的袖珍计算器计算 $(1 + 1/30)^{100}$ 是件非常容易的事, 但在欧拉的年代, 人们必须使用对数, 以避免大量的手工乘法并迅速得到结果。首先要计算 P_{100} 的十进制对数 (以 10 为基数), 对数的基本性质 $\log(ab) = \log a + \log b$ 显示

$$\log P_{100} = 100 \log(31/30) + \log(100,000) = 100 (\log 31 - \log 30) + 5.$$

对数是苏格兰人约翰·纳皮尔 (Napier) 在 1614 年提出的, 他的朋友亨利·布里格斯 (Briggs) 在 1617 年发表了第一个十进制对数表。

1628 年，荷兰人艾德里安·弗拉克 (Vlacq) 完善了布里格斯的工作，发表了一张包含从 1 到 100,000 的整数十进制对数表格，精确度为十位数。欧拉就是用这张表格得到：

$$\log 30 \approx 1.477121255, \quad \log 31 \approx 1.491361694,$$

最后得到 $\log P_{100} \approx 6.4240439$ 。剩下的就是找到对数已知的数值 P_{100} ，由于从 1 到 100,000 的整数的十进制对数范围是 0 到 5，所以查找 $P_{100}/100$ 的对数，得 4.4240439。我们可以在对数表中查到

$$\log 26,548 \approx 4.424031809, \quad \log 26,549 \approx 4.424048168.$$

将对数函数替换为 26,548 和 26,549 之间的直线，欧拉得到了

$$\frac{P_{100}}{100} \approx 26,548 + \frac{4.4240439 - 4.424031809}{4.424048168 - 4.424031809} \approx 26,548.74.$$

所以 $P_{100} \approx 2,654,874$ 。

欧拉书中关于人口动力学的第二个例子如下：

“（圣经中）洪水过后，所有人都是从六个人的口中繁衍下来的，如果假设两百年后的人口是 100 万，我们想知道每年的增长速度。”

因为

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

袖珍计算器给出的结果是

$$x = (10^6/6)^{1/200} - 1 \approx 0.061963.$$

借助于对数表 $\log(10^6) = 200 \log(1 + x) + \log 6$,

$$\log(1 + x) = (6 - \log 6)/200 \approx 0.0261092$$

得到 $1 + x \approx 1.061963$ 。由此欧拉得出结论，人口每年将增长 $x \approx 1/16$ 。要理解这个例子的起源，需说明的是当时哲学家们开始否认

圣经故事的真实性。从字面上看，大洪水的时间大约在公元前 2350 年，幸存者有：诺亚、他的三个儿子，和他们的妻子。《创世记》说：

“这三个人是诺亚的儿子，从他们开始后代遍布整个地球。”

洪水过后每年 $1/16$ （或 6.25%）的人口增长率，在欧拉看来并不是不现实的，作为新教牧师的儿子，一生都保持虔诚。他总结到：

“出于这个原因就提出异议，并怀疑在如此短的时间内无法从开始的一个人繁衍至整个地球，是多么的荒谬。”¹

欧拉还注意到，如果以同样的速度继续增长，直到洪水过后的 400 年，人口将是：

$$(1+x)^{400} \times 6 = (10^6/6)^2 \times 6 \approx 166 \times 10^9.$$

“然而，整个地球永远也无法维系那样的人口量。”

这一主题在半个世纪后被马尔萨斯所发展（见第五章）。

欧拉的第三个例子问：

“如果每个世纪人类人口增加一倍，每年的增长率是多少？”

由于

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

袖珍计算器给出 $x = 2^{1/100} - 1 \approx 0.00695$ 。借助对数表 $100 \log(1+x) = \log 2$ ，所以 $\log(1+x) \approx 0.0030103$ 且 $1+x \approx 1.00695$ 。因此

¹在格朗特 1662 年出版的书中（见第二章），人们发现了一个类似的说法。

“一对夫妇，即亚当和夏娃，在 5160 年中每 64 年翻一番，根据圣经，这就是世界的年龄，将产生比现在多得多的口。因此，世界的年龄不像某些人妄想的那样超过 10 万年，也不像圣经所说的那样超过 10 万年。”

人口每年增长 $x \approx 1/144$ 。

第四个例子，也是最后一个：

“如果人类人口每年增加 $1/100$ ，我们想知道需要多少年，人口可以变成 10 倍。”

因为有

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

我们发现 $n \log(101/100) = 1$ ，所以 $n = 1/(\log 101 - 2) \approx 231$ 年。这就是 1748 年《无限分析导论》中关于人口动力学的所有内容。多年后，欧拉更详细地解释了这一主题。

1760 年，他在柏林科学院的汇刊上发表了一篇题为《对人类死亡率和繁殖的一般调查》的文章，这项工作是他以前对人口几何增长的分析与早期对生命表研究之间的一种综合（见第二章）。例如欧拉考虑了这个问题：

“已知一年内的出生和埋葬人数，对于给定的死亡率假设，找出所有活着的人的数量及其年增长率。”

欧拉在这里假设以下数字是已知的：

- 第 n 年的出生人数 B_n ；
- 第 n 年的死亡人数 D_n ；
- 达到 k 岁的新生儿比例 q_k ($k \geq 1$)。

设 P_n 是第 n 年的人口，欧拉还做了两个额外的隐性假设：

- 人口呈几何级数增长： $P_{n+1} = r P_n$, $r = 1 + x$ ；
- 出生人口比例恒定不变： $B_n/P_n = m$ 。

这两个假设意味着出生人数以几何级数增长，且速度相同： $B_{n+1} = r B_n$ 。然后欧拉考虑了百年间的人口状态，例如在 $n = 0$ 和 $n = 100$

年之间, 假设没有人能活过百岁。为了明确表述, 设 $P_{k,n} (k \geq 1)$ 为第 n 年开始时活着的人口, 它在 $n-k$ 年出生; 设 $P_{0,n} = B_n$ 为第 n 年的出生人数。根据生存系数 q_k 的定义, 我们有

$$P_{k,n} = q_k P_{0,n-k} = q_k B_{n-k}.$$

所以

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

将这个方程除以 $r^{100} P_0$, 我们得到了

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

这就是在人口学中有时被称为“欧拉方程”的方程式。将出生和死亡人数分开计算, 我们得到:

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

所以死亡人数也呈几何级数增长: $D_{n+1} = r D_n$ 。此外:

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

将其代入方程 (3.1) 中, 我们最终得到方程:

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

其中只剩下一个未知数: r , 这就是通常所说的隐式方程。因为我们不能把 r 作为其他参数的函数来提取, 但我们可以在 r 的固定值下计算方程 (3.4) 的左右两边, 让 r 变化, 直到两边相等。这样得到 r 的值就可以导出人口的增长率 $x = r - 1$ 。请注意, 从方程 (3.1) 和 (3.3) 中, 我们得到人口 P_n 的如下表达式:

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

当人口是静态的 ($r = 1$), 这个表达式与哈雷用来估计布雷斯劳市人口的表达式相同 (见第二章)。

欧拉还考虑了以下问题:

“在给定死亡率和生育率的假设下, 如果知道所有活着的人的数量, 找出每个年龄段有多少人。”

由于存活系数 q_k 和生育系数 m 是已知的, 增长率 r 可以通过方程 (3.1) 计算出来。在第 n 年, 第 $n - k$ 年出生的人口数为 $q_k B_{n-k} = q_k B_n / r^k$ (其中 $q_0 = 1$)。因此总人口中年龄为 k 的比例为

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

这个比例是恒定的。使用洛特卡的术语 (见第十章), 可以说人口是“稳定”的: 年龄金字塔在一段时间内保持相同的形状。

欧拉还重新研究了当人口不是静态的, 而是以几何级数增加时, 构建生命表的问题:

“知道了所有活着的人的数量, 也知道一年内每个年龄段的出生人数与死亡人数, 找出死亡率的规律。”

欧拉所说的死亡率规律, 是指生存系数 q_k 的集合。现在假设总人口数是通过人口普查得知的, 而哈雷的情况并非如此 (见第二章)。等式 (3.2) 表明, 人口的增长率是

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

设 $D_{k,n}$ 为 n 年内 k 岁时死亡的人数, 这些人是在 $n - k$ 年出生的。于是 $D_{k,n} = (q_k - q_{k+1}) B_{n-k}$, 但 $B_{n-k} = B_n / r^k$, 因此生存系数 q_k 可以用递归公式来计算

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

其中所有的 $k \geq 0$, $q_0 = 1$ 。这个公式乘以 B_n , 就得到了哈雷用于静态情况下 $r = 1$ 的公式 (2.1)。然而欧拉坚持认为, 他计算生存系

数 q_k 的方法是假定人口有规律地增加, 不包括诸如瘟疫、战争、饥荒等意外情况。如果欧拉时代的人口普查记录了人们的年龄 (如瑞典), 那么这个假设就没有必要了, 系数 q_k 的计算更容易。

欧拉还展示了给定生存系数 q_k 时, 如何计算人寿年金价格。他没有提到哈雷或德莫伊夫尔关于这个问题的作品。欧拉使用了 5% 的利率和荷兰人 Kersseboom 在 1742 年发表的生命表。

在柏林学院, 欧拉并不是唯一对人口学感兴趣的科学家。他的同事约翰·彼特·苏斯密尔赫 (Süßmilch) 于 1741 年用德语发表了一篇题为《人类变化的神圣秩序, 从物种的出生、死亡和繁殖中得到证明》的论文, 这篇论文如今被认为是第一篇专门研究人口学的文章。苏斯密尔赫 1752 年还写了一本《论柏林城的迅速发展》。

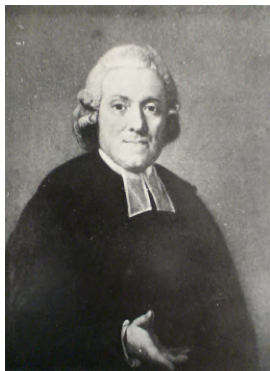


图 3.2: 苏斯密尔赫
(1707–1767)

1761 年, 苏斯密尔赫发表了论文的第三版。在题为“关于人口增长速度和翻倍时间”一章中, 他列入了欧拉为他设计的一个有趣的数学模型。这个模型类似于斐波那契模型 (见第一章), 但是以人口为研究对象。从一对夫妇 (一男一女) 在 0 年都是 20 岁开始, 欧拉假设人在 40 岁时死亡, 20 岁时结婚, 而每对夫妇有 6 个孩子: 22 岁时有两个孩子 (一男一女), 24 岁时又有两个, 最后两个在 26 岁。年数以两年为单位计算, 设 B_i 为第 $2i$ 年内的出生人

数，欧拉得出结论：

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

其中所有的 $i \geq 1$ 。初始条件对应于 $B_{-12} = 0$, $B_{-11} = 0$, $B_{-10} = 2$, $B_i = 0$ ($-9 \leq i \leq 0$)。因此，欧拉可以计算出出生人数，如表3.1的第二列所示。 $2i$ 年的死亡人数 D_i 等于 $2i-40$ 年的出生人数： $D_i = B_{i-20}$, $i \geq 10$ ；而 $D_i = 0$, $i \leq 9$ 。至于 $2i$ 年的活着的人数 P_i ，等于 $2i-2$ 年活着的人数，加上 $2i$ 年的出生人数，减去 $2i$ 年的死亡人数： $P_i = P_{i-1} + B_i - D_i$ 。

苏斯密尔赫书中的这一章以一个关于斐波那契数列的评论结束：

“欧拉表中似乎普遍存在的巨大无序，并不妨碍出生人数遵循一种人们称之为循环序列的递进 [.....] 无论这些递进的最初无序性如何，如果它们不被打断，就会变成一种几何级数的递进，而开始时的无序性会一点一点消退并几乎完全消失。”

这本书没有更多地介绍这个人口模型的数学部分，但欧拉在一篇题为《关于人口的倍增》的手稿中有进一步的推衍，该手稿在他有生之年一直没有发表。为了寻找 $B_i = cr^i$ 形式的方程 (3.5) 的解，即几何级数的形式，他在简化后得到一个 13 次的多项式方程：

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

寻找一个接近 $r = 1$ 的解，使用对数表来计算 r^{13} ，他发现

$$1 + r + r^2 - r^{13} \approx \begin{cases} 0.212, & r = 1.09, \\ -0.142, & r = 1.10. \end{cases}$$

所以方程 (3.6) 在 1.09 和 1.10 之间有一个根。用这个区间上的一条线段来逼近函数 $1 + r + r^2 - r^{13}$ ，欧拉得到了

$$r \approx \frac{0.142 \times 1.09 + 0.212 \times 1.10}{0.142 + 0.212} \approx 1.0960.$$

表 3.1: 欧拉表。

i	出生人数	死亡人数	生活	i	出生人数	死亡人数	生活
0	0	0	2	40	20	0	206
1	2	0	4	41	8	0	214
2	2	0	6	42	2	0	216
3	2	0	8	43	0	2	214
4	0	0	8	44	0	6	208
5	0	0	8	45	2	12	198
6	0	0	8	46	10	14	194
7	0	0	8	47	30	12	212
8	0	0	8	48	60	6	266
9	0	0	8	49	90	2	354
10	0	2	6	50	102	0	456
11	0	0	6	51	90	0	546
12	2	0	8	52	60	0	606
13	4	0	12	53	30	0	636
14	6	0	18	54	10	2	644
15	4	0	22	55	2	8	638
16	2	0	24	56	2	20	620
17	0	0	24	57	12	32	600
18	0	0	24	58	42	38	604
19	0	0	24	59	100	32	672
20	0	0	24	60	180	20	832
21	0	2	22	61	252	8	1076
22	0	2	20	62	282	2	1356
23	2	2	20	63	252	0	1608
24	6	0	26	64	180	0	1788
25	12	0	38	65	100	2	1886
26	14	0	52	66	42	10	1918
27	12	0	64	67	14	30	1902
28	6	0	70	68	16	60	1858
29	2	0	72	69	56	90	1824
30	0	0	72	70	154	102	1876
31	0	0	72	71	322	90	2108
32	0	2	70	72	532	60	2580
33	0	4	66	73	714	30	3264
34	2	6	62	74	786	10	4040
35	8	4	66	75	714	2	4752
36	20	2	84	76	532	2	5282
37	32	0	116	77	322	12	5592
38	38	0	154	78	156	42	5706
39	32	0	186	79	72	100	5678

年数是以二为单位计算的。每年的出生人数趋向于每年的人数乘以 \sqrt{r} 。如果 $(\sqrt{r})^n = 2$ ，这个数字每 n 年翻一番，即每 $n = 2 \log 2 / \log r \approx 15$ 年。由于渐近地有 $B_i \approx cr^i$ ，并且由于第 $2i$ 年的死亡人数 D_i 等于 B_{i-20} ，我们得到 $D_i \approx B_i/r^{20}$ ， $r^{20} \approx 6.25$ ，出生人数约为死亡人数的 6 倍。在第 $2i$ 年活着的人数 P_i 等于 $B_i + B_{i-1} + \cdots + B_{i-19}$ ，我们还可以得到

$$P_i \approx B_i \left(1 + \frac{1}{r} + \cdots + \frac{1}{r^{19}} \right) = B_i \frac{1 - r^{20}}{r^{19} - r^{20}} \approx 9.59 B_i .$$

总人口数约为出生人数的十倍。

表3.1中所示的序列 (B_i) 确实像 r^i 一样渐进地增长，这个证明比较复杂。从德莫伊夫尔关于递归数列的工作中可以看出，引入“生成函数”

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

可以将 $f(x)$ 表示为一个有理函数。欧拉在 1748 年的《无限分析导论》中解释了这种方法：递归关系 (3.5) 确实给出了这样的结果。

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

所以

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

欧拉知道，这样的有理函数可以分解为以下形式

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

数字 x_1, \dots, x_{13} 是方程的实根或复根 $1 - x^{11} - x^{12} - x^{13} = 0$ 。

所以

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

由于 B_i 是 x^i 在 $f(x)$ 中的系数, 所以欧拉得出当 $i \rightarrow +\infty$ 时

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

其中 x_k 是最小模数的根。换句话说, B_i 趋向于像 $(1/x_k)^i$ 这样的几何增长的级数。仍需注意的是, 当且仅当 $r = 1/x_k$ 是方程 (3.6) 的根时, x_k 是方程

$$1 - x^{11} - x^{12} - x^{13} = 0$$

的根。该证明的某些细节最终由耿贝尔 (Gumbel) 于 1916 年清楚阐明。

苏斯密尔赫于 1765 年出版了他的论文第三版, 1767 年在柏林去世。由于与普鲁士国王关系不好, 欧拉于 1766 年回到了圣彼得堡。后来尽管双目失明, 在他儿子和同事的帮助下继续发表了大量的著作, 特别是关于代数、积分微积分、光学和造船的著作。他的《致德国公主的关于自然哲学不同课题的信》于 1760 年至 1762 年在柏林写成, 1768 年至 1772 年出版, 成为整个欧洲的畅销书。欧拉于 1783 年在圣彼得堡去世。他对数学人口学的贡献, 特别是他对指数增长的人口中的“稳定”年龄金字塔的分析, 直到 20 世纪才被重新发现 (见第十章和第二十一章)。

进一步阅读

1. Euler, L.: Recherches générales sur la mortalité et la multiplication du genre humain. *Hist. Acad. R. Sci. B.-Lett. Berl.* 16, 144–164 (1760). eulerarchive.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* (1748). → *Leonhardi Euleri Opera omnia*, Ser. I, vol. 8, Teubner (1922). gallica.bnf.fr
4. Fellmann, E.A.: *Leonhard Euler*. Birkhäuser, Basel (2007)
5. Gumbel, E.J.: Eine Darstellung statistischer Reihen durch Euler. *Jahresber. dtsh. Math. Ver.* 25, 251–264 (1917). digizeitschriften.de
6. Reimer, K.F.: Johann Peter Süßmilch, seine Abstammung und Biographie. *Arch. soz. Hyg. Demogr.* 7, 20–28 (1932)
7. Rohrbasser, J.M.: Johann Peter Süßmilch. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 72–76. Springer (2001)
8. Süßmilch, J.P.: *Die göttliche Ordnung*. Berlin (1761). mpiwg-berlin.-mpg.de
9. Warusfel, A.: *Euler, les mathématiques et la vie*. Vuibert, Paris (2009)

丹尼尔·伯努利、达朗贝尔和预防天花的接种方法 (1760)

1760年，丹尼尔·伯努利写了一篇模拟天花的文章。在他的时代，围绕着接种疫苗有很多争议，这种做法可以保护人们，但也可能是致命的。他使用哈雷的生命表和一些有关天花的数据表明，如果相关的死亡风险低于11%，接种是有利的，接种可以使出生时的预期寿命延长3年。伯努利建立了流行病学的第一个数学模型，达朗贝尔批评了他的工作。

丹尼尔·伯努利 (Daniel Bernoulli) 于1700年出生在荷兰的格罗宁根。他的家庭中已经有两位著名的数学家：他的父亲约翰·伯努利 (Johann Bernoulli) 和他的伯父雅各布·伯努利 (Jakob Bernoulli)。1705年，约翰搬到瑞士的巴塞尔，在那里他接任了哥哥雅各布去世后空出来的教授职位。约翰并不希望儿子学习数学，于是丹尼尔转而学习医学，并于1721年以一篇关于呼吸的论文获得医学博士学位。丹尼尔搬到威尼斯后开始专注于数学，1724年出版了一本书，同年他因一篇《论海上船只上沙漏的完美性》的论文获得巴黎科学院奖，并在新成立的圣彼得堡学院获得一个教授职位。那些年他特别研究了递归关系和概率论中的“圣彼得堡悖论”。1733年，丹尼尔·伯努利回到巴塞尔大学，先后教授植物学、生理学和物理学。1738年，他出版了一本在物理学史上尤为著名的流体力学著作。大约1753年，他与欧拉和达朗贝尔同时对振动弦的问题产生了兴趣，并引起了重要的数学争论。

1760年，丹尼尔·伯努利向巴黎科学院提交了一篇题为《对天花引起的死亡率和预防天花接种的优点进行新的分析》的论文。问



图 4.1: 丹尼尔·伯努利
(1700–1782)

题是是否应该鼓励接种（在体内自愿引入少量毒性较低的天花，以保护其免受以后的感染），即便有时这是一种致命的操作。这种技术在亚洲已早为人知，1718 年英国驻奥斯曼帝国大使的夫人蒙塔古夫人将其引入英国。在法国，尽管路易十四的长子 1711 年死于天花，但人们还是不情愿地考虑接种。1723 年从天花中幸存下来的伏尔泰在英国流亡数年，观察到了最新的创新成果，他在 1734 年的《哲学书信》中恳请实行天花接种。法国科学家拉孔达明 (La Condamine) 也是从天花中幸存下来的，他于 1754 年在巴黎科学院倡导实行天花预防接种。

1759 年，莫佩尔蒂 (Maupertuis) 在巴塞尔去世前，鼓励丹尼尔·伯努利从数学角度研究预防接种问题。更确切地说，他面临的挑战是要找到一种方法来比较接种的长期利益和眼前的死亡风险。为此，伯努利提出了以下简化假设：

- 第一次感染天花的人死亡概率为 p （与年龄无关），存活概率为 $1 - p$ ；
- 一个人在年龄 x 到年龄 $x + dx$ 之间被感染的概率是 $q dx$ ，其中 dx 是一个无限小的时间段；
- 从天花中存活下来的人在他们的余生中都不会再被感染（已有免疫力）。

设 $m(x)$ 为 x 岁时因天花以外原因造成的死亡率: 在 x 岁到 $x + dx$ 之间的无限小时间段 dx 内, 一个人死亡的概率为 $m(x) dx$ 。考虑一组同年出生的人口总数为 P_0 的人群, 设

- $S(x)$: 在 x 岁时仍活着而没有感染过天花的易感人群的数量;
- $R(x)$: 在 x 岁时仍活着的人中, 已经从天花中康复的人数;
- $P(x) = S(x) + R(x)$: x 岁时活着的总人数。

出生对应年龄 $x = 0$ 。所以 $S(0) = P(0) = P_0$, $R(0) = 0$ 。应用由牛顿、莱布尼茨和后来他父亲在十七世纪末发展起来的无穷小计算方法, 丹尼尔·伯努利注意到在 x 到 $x + dx$ 之间 (其中 dx 无限小), 每个易感者感染天花的概率 $q dx$, 死于其他原因的概率 $m(x) dx$ 。所以易感者人数的变化为 $dS = -S q dx - S m(x) dx$, 从而得出微分方程为

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

在这个方程中, dS/dx 被称为函数 $S(x)$ 的导数。在同一个小的时间间隔内, 死于天花的人数为 $p S q dx$ 。出天花后存活的人数为 $(1 - p) S q dx$ 。此外, 还有 $R m(x) dx$ 人死于天花以外的原因, 这就导致了第二个微分方程:

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

将这两个方程相加, 我们得到

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

从方程 (4.1) 和 (4.3) 中, 伯努利可以表明在 x 岁时仍为易感人群的比例是

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

为获得方程 (4.4), 伯努利从方程 (4.1) 和 (4.3) 中, 消除了 $m(x)$

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

经过重新排列, 可以得出

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

我们注意到, 左侧是 $f(x) = S(x)/P(x)$ 的导数, 即年龄为 x 的人口中的易感人群的比例。所以

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

由于丹尼尔的伯父雅各布·伯努利的工作, 这类方程的解法在几十年前就为人所知。将方程除以 f^2 并设定 $g(x) = 1/f(x)$, 我们看到

$$\frac{dg}{dx} = qg - pq, \quad g(0) = \frac{1}{f(0)} = 1.$$

设 $h(x) = g(x) - p$, 我们得到 $dh/dx = qh$ 。所以 $h(x) = h(0)e^{qx} = (1-p)e^{qx}$ 。最后 $g(x) = (1-p)e^{qx} + p$ 和 $f(x) = 1/g(x)$ 。

为了应用他的理论, 伯努利使用了哈雷生命表 (见第二章)。该表给出了在 0 年出生的 1238 人中, 在 x 年初仍然活着的人数 (其中 $x = 1, 2, \dots$)。但在他的模型框架中, 伯努利需要实际达到 x 年龄的人数 $P(x)$, 这一点略有不同。伯努利和他同时代的大多数人一样, 没有意识到这一差别 (哈雷的文章确实不是很明确), 他保留了哈雷表中的数字, 除了第一个数字 1238 用 1300 代替。可以得到生命第一年的现实死亡率, 这些数字显示在表 4.1 的第二列中。

伯努利选择了死于天花的概率 $p = 1/8 = 12.5\%$, 这与他当时的观察结果一致。每年感染天花的概率 q 无法直接估计, 所以伯努

表 4.1: 哈雷的生命表和伯努利的计算。

年龄 x	活着的人 $P(x)$	易感的人 $S(x)$	免疫的人 $R(x)$	天花死 亡人数	没有天花 $P^*(x)$
0	1300	1300	0	17.2	1300
1	1000	896	104	12.3	1015
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
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮

利大致尝试了几个 q 值，最后选择了一个，即在进行了下面所有计算之后，因天花而死亡的人数约占死亡总人数的 $1/13$ ，这个比例当时在欧洲的几个城市已经观察到。结果证明每年 $q = 1/8$ 的选择是非常合适的，正如我们现在将看到的¹。

根据公式 (4.4) 和表格第二栏中的 $P(x)$ 的值，我们可以计算出年龄为 x 的易感人群的数量 $S(x)$ ：这是表格第三列，四舍五入到最接近的整数。第四列 $R(x) = P(x) - S(x)$ 显示了年龄为 x 的人从天花中幸存下来的人数。第五列在与年龄 x 相对应的一行中显示了 x 到 $x+1$ 之间因天花而死亡的人数。从理论上讲，这个数字应该是积分 $pq \int_x^{x+1} S(t) dt$ ，但公式 $pq [S(x) + S(x+1)]/2$ 给出了一个很好的近似值，如图4.2所示：梯形面积接近于曲线下的面积，也就是函数的积分。

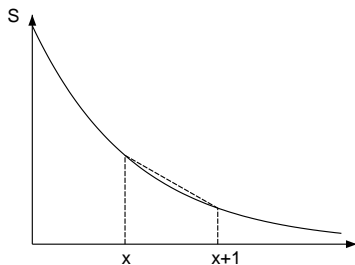


图 4.2: 虚线梯形的面积近似于函数 S 在 x 和 $x+1$ 之间的积分。

伯努利注意到，第五栏中所有数字的总和显示，24 岁以前死于天花的人数为 98 人。如果我们将表格中的年龄继续延展，发现在 24 岁时仍然易受感染的 32 人中，只有 3 人死于天花。综上所述，从 1300 的出生人数开始，有 101 人最终死于天花。这几乎正好是预期的分数 $1/13$ 。

伯努利当时考虑的情况是，每个人出生时接种天花，不会造成任何死亡，问题点是天花根除之后，估计预期寿命的增长。从相同的出生人数 P_0 开始，把 $P^*(x)$ 称为天花消失时年龄为 x 的人数，

¹事实上， p 和 q 在数值上相等，这只是一个巧合。

那么

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

伯努利发现

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

其中 $P(x)$ 如上：当出现天花时，年龄为 x 岁的人数。

事实上，像之前一样消除方程 (4.6) 和 (4.3) 之间的 $m(x)$ ，伯努利在重新整理后得到

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

设 $h(x) = P(x)/P^*(x)$ 。利用公式 (4.4)，他将分子和分母乘以 e^{-qx} ，得到

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

相当于

$$\frac{d}{dx} \log h = \frac{d}{dx} \log(1 - p + pe^{-qx}),$$

其中 \log 在这里代表自然对数，而不是常用对数。但是 $h(0) = 1$ ，所以 $h(x) = 1 - p + pe^{-qx}$ 。

注意，当年龄 x 足够大时， $P(x)/P^*(x)$ 的比值趋向于 $1 - p$ 。哈雷表的第六列显示了 $P^*(x)$ 。比较 $P(x)$ 和 $P^*(x)$ 的一种方法是估算出生时的预期寿命，其天花的理论表达式为

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

类似的表达式用 $P^*(x)$ 代替 $P(x)$ ，在没有天花的情况下也能成立。伯努利使用的近似公式是

$$\left[\frac{1}{2} \times P(0) + P(1) + P(2) + \cdots \right] / P_0,$$

这是由梯形法给出的 (图4.2)。将表格延续到 24 岁以后, 直到 84 岁 (见表2.1), 他最终得到了天花的预期寿命 E , 等于 $[\frac{1}{2} \times 1300 + 1000 + \dots + 20] / 1300 \approx 26.57$ 年, 即 26 岁零 7 个月。如果没有天花, 预期寿命 E^* 等于 $[\frac{1}{2} \times 1300 + 1015 + \dots + 23] / 1300 \approx 29.65$ 年, 即 29 岁零 8 个月。出生时接种可使预期寿命延长 3 年以上。

我们可以注意到, 有一种比伯努利所用方法更简单、更快捷的方法来得到这些公式。从 $S(x)$ 的微分方程 (4.1) 开始, 我们首先得到的是

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

利用公式 (4.2) 中的这个表达式, 我们发现

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

$P^*(x)$ 的方程 (4.6) 表明:

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

公式 (4.4) 和 (4.7) 由此可得!

当然, 接种毒性较低天花菌株也不是完全安全的。如果 p' 是刚接种后死于天花的概率 ($p' < p$), 那么如果每个人在出生时就进行接种, 预期寿命将是 $(1-p')E^*$ 。如果 $p' < 1 - E/E^*$ 或约 11%, 这个预期寿命仍然高于“自然”预期寿命 E 。当时有关 p' 的数据很难获得, 但伯努利估计, 风险 p' 小于 1%。对他来说, 毫无疑问, 接种疫苗须由国家来推动。他总结说:

“我只是希望, 在一个与人类福祉如此密切相关的问题上, 如果没有一点分析和计算所能提供的所有知识, 就不应该做出任何决定。”

1760年4月,伯努利的工作在巴黎的科学院提出。11月达朗贝尔(d'Alembert)提交了一份题为《论概率论在天花接种中的应用》的评论,这篇评论不久后发表在他的《Opuscles mathématiques》第二卷中,其中有更详细的计算,并与另一部作品《接种的数学理论》一起发表。达朗贝尔批评了伯努利关于感染概率和死于天花概率与年龄无关的假设,他提出了一个不需要这些假设的不同解决方案。设 $v(x)$ 为 x 岁时因天花导致的死亡率, $m(x)$ 为其他原因导致的死亡率, $P(x)$ 为仍然活着的人数。那么

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

与方程(4.3)相比较,我们看到,实际上 $v(x) = pqS(x)/P(x)$ 。这里得到

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

其中, $P^*(x)$ 代表天花消失时 x 岁时还活着的人数。



图 4.3:
达朗贝尔 (1717–1783)

事实上,我们可以将函数 $m(x)$ 代入方程(4.6)和(4.9),或者用公式(4.8)来表示 $P^*(x)$,并注意到(4.9)的解由以下公式给出

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

达朗贝尔给出的公式 (4.10) 与伯努利的公式 (4.7) 并不矛盾。它只是使用了另一种类型的数据 $v(x)$ ，而这种数据在当时无法获得，因为死亡登记表包括死因而不包括死亡者的年龄。达朗贝尔认为，在这种类型的数据出现之前，人们无法真正得出接种是否有用的结论。

达朗贝尔还批评了作为决策标准的预期寿命的实用性。因为它对所有年数，无论近期还是远期，都给予同等的重视度。他注意到，从个人或国家的角度来看，并不是所有的年数都具有同样的“价值”，年幼和年长的价值低于平均年龄。尽管有这诸多批评，达朗贝尔还是表示他赞同接种。

由于出版延误，伯努利的作品在 1766 年才出版，而达朗贝尔则设法很快出版了自己的作品。伯努利在给欧拉的信中表达了自己的苦闷心情：

“你对伟大的达朗贝尔关于概率的大量陈词滥调怎么看：因为我发现自己在他的出版物中经常受到不公正的对待，我在一段时间之前已经决定不再阅读出自他笔下的任何东西。我做出这个决定是因为八年前我把一份关于接种的手稿寄给了巴黎科学院，由于分析的新颖性，这份手稿得到了极大的赞赏。我敢说，这就像是将一个新的领域纳入数学体系。这个新分析的成功似乎给他带来了内心的痛苦，他以千万种方式来批评它，而且所有这些批评都是同样的荒谬。批评完之后，他假装自己是这一他甚至不了解的理论的第一作者，他知道我的手稿要在七八年后才能发表，他以科学院院士的身份先行对我的理论有所了解。在这方面，我认为我的手稿在公开之前应该是神圣的而且是被人尊重的。正应了那句话：‘一个人是靠实力还是靠诡计获胜，有什么关系呢？’”²

尽管伯努利和达朗贝尔做了研究工作，但在法国并没有大规模

²维吉尔。《埃涅伊德》第二卷。

施行接种。1774 年，国王路易十五死于天花，不久之后宫廷医生为王室其他成员进行了接种。当爱德华·詹纳 (Jenner) 发现给人类接种牛痘 (“疫苗接种”) 可以预防天花，并且很安全时，这个争论就失去了它的重要性。詹纳的著作《天花疫苗的原因和影响的调查》于 1798 年出版，疫苗接种在欧洲迅速传播。而且，用于计算去除一种死因后预期寿命增加的方法至今仍在使用。

在接下来的几十年里，有关人们死于天花的年龄数据开始出现，这一问题被重新考虑，特别是以下这些学者：

- 柏林学院的数学家约翰·海因里希·兰伯特 (Lambert) (1772 年)；
- 埃马纽埃尔-艾迪安·杜维拉尔 (Duvillard)，当时在巴黎内政部负责人口统计，他的《天花对各年龄段死亡率影响的分析和表格》(1806 年)；
- 皮埃尔-西蒙·拉普拉斯 (Laplace) 的《概率分析理论》(1812 年)。

杜维拉尔和拉普拉斯举例说明了当参数 p 和 q 取决于年龄时如何修改公式 (4.7)：

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

这里， $p(x)$ 是在 x 岁时感染天花而死亡的概率， $q(x)$ 是在 x 岁时感染天花的概率。

在有关天花的工作之后，丹尼尔·伯努利的研究没有再涉及任何其他人口动力学问题。他于 1782 年在巴塞尔去世，达朗贝尔一年后于巴黎去世。

进一步阅读

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. *Mercur 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* (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 (1970)
9. Tent, M.B.W.: *Leonhard Euler and the Bernoullis*. A K Peters (2009)
10. Voltaire: *Lettres philosophiques* (1734). gallica.bnf.fr

马尔萨斯和几何增长的障碍 (1798)

1798 年，马尔萨斯发表了《一篇关于人口原理的论文》，其中他认为粮食的供应不可能长期遵循人类人口成倍增长的自然趋势。如果人口保持相对稳定，这是因为人类的很大一部分正在遭受粮食短缺之苦。马尔萨斯认为“人口原理”是对戈德温和孔多塞著作的反驳，这些著作强调人类社会的进步。马尔萨斯的文章影响了达尔文和华莱士的进化论，受到马克思的批评，但在中国独生子女政策中被付诸实践。

托马斯·罗伯特·马尔萨斯 (Malthus) 1766 年出生在伦敦附近，是七个孩子中的第六个。他的父亲是让-雅克·卢梭 (Rousseau) 的朋友和崇拜者，也是他的启蒙老师。1784 年，年轻的马尔萨斯开始在剑桥大学学习数学，他于 1791 年获得文凭，1793 年成为耶稣学院的研究员，1797 年成为圣公会牧师。



图 5.1:
马尔萨斯 (1766-1834)

1798 年，马尔萨斯匿名出版了一本书，名为《关于人口原理的

论文，因为它影响到社会的未来发展，以及对戈德温先生、孔多塞先生和其他作家的猜测的评论》。它是对戈德温 (Godwin) 的《关于政治正义的调查》(1793) 和孔多塞 (Condorcet) 的《人类思想进步史略》(1794) 的反应。尽管法国大革命以进步的名义制造了种种恐怖，但两位作者声称社会的进步是不可避免的，马尔萨斯并不认同这种乐观主义。他还认为，英国的《济贫法》帮助多子女的贫困家庭，有利于人口的增长，却没有鼓励粮食生产的类似增长。在他看来恰恰相反，这些法律没有真正减轻穷人的负担。更普遍的是，人口的增长总是快于粮食的生产，社会的一部分人似乎注定要遭受痛苦、饥饿或流行病的折磨，这些都是减缓人口增长的根源。在马尔萨斯看来，这些都是社会进步的主要障碍，所有承诺进步的理论都只是乌托邦。这些想法促使马尔萨斯在 1798 年出版了他的书，书中这样总结：

“……人口的繁殖力无限地大于地球为人类生存生产的能力。人口在不受控制的情况下，会以几何比例增长。生存量的增加只是一个算术的比例，只要对数字稍有了解，就会发现第一种力量与第二种力量相比是多么巨大。根据我们的自然法则，食物是人类生存的必需品，这两个不平等力量的影响必须保持平等。这就意味着要从生存的困难出发，对人口进行强有力的、持续不断的控制。这种困难一定存在于某个地方，而且一定会被地球上的大部分人残酷地感受到。”

马尔萨斯的书非常成功，但它包含的数据较少。例如马尔萨斯注意到，美国的人口在 18 世纪每隔 25 年就会翻一番。他并没有真正尝试将这些想法转化为数学模型，但是为阿道夫·奎特莱特 (Quetelet) 和皮埃尔-弗朗索瓦·维尔赫斯特 (Verhulst) 后来的工作铺平了道路，这将是下一章的主题。

该书出版后，马尔萨斯与朋友们先到德国、斯堪的纳维亚半岛和俄罗斯旅行，然后又到法国和瑞士。他把旅途中收集到的信息汇

总起来，于 1803 年以个人名义出版了经过大幅扩充的第二版，并换了一个副标题：《一篇关于人口原理的论文，或对其过去和现在对人类幸福影响的看法，以及对未来消除或减轻它所引起的弊端的前景之调查》，新版详细讨论了各国人口增长的障碍：延迟结婚、堕胎、杀婴、饥荒、战争、流行病、经济因素等……在马尔萨斯看来，延迟结婚是稳定人口的最佳选择。该书在 1806 年、1807 年、1817 年和 1826 年又出版了四个版本。1805 年，马尔萨斯在西印度群岛公司为其雇员建立的一所新学院中担任历史和政治经济学教授。他发表了《对租金性质和进展的调查》（1815 年）和《政治经济学原理》（1820 年）。1819 年马尔萨斯当选为英国皇家学会会员。1834 年他成为统计学会的创始人之一。同年，他在巴斯附近去世。

马尔萨斯的工作对进化论的发展产生了巨大影响。查尔斯·达尔文 (Darwin) 从贝格尔号回来后，于 1838 年阅读了马尔萨斯关于人口学的书。以下是他在 1859 年出版的名著《论自然选择的物种起源》的序言中所写的内容：

“下一章要讨论的是，全世界所有生物之间的生存斗争，这是它们依照几何级数高度增长的不可避免的结果。这就是马尔萨斯学说，适用于整个动物界和植物界。”

与达尔文同时发展进化论的阿尔弗雷德·罗素·华莱士 (Wallace) 也说，他的想法是在读了马尔萨斯的书后产生的。

与此相反的是卡尔·马克思对马尔萨斯这本书的观点，在他的《资本论》一书的脚注中可以读到：

“假如读者想提醒我们不要忘了 1798 年发表《人口原理》的马尔萨斯，那我也要提醒你们：他这本书最初的版本不过是对笛福、詹姆士·斯图亚特爵士、唐森、富兰克林、华莱士等人的小学生般肤浅的和牧师般拿腔做调的剽窃，其中没有一个他独自思考出来的命题。这本小册子所以轰动一时，完全是由党派利益引起的。法国革命在不列

颠王国找到了热情的维护者；“人口原理”是在十八世纪逐渐编造出来的，接着在一次巨大的社会危机中被大吹大擂地宣扬为对付孔多塞等人学说的万无一失的解毒剂，英国的寡头政府认为它可以最有效地扑灭一切追求人类进步的热望，因而报以热情的喝采。马尔萨斯对自己的成功大为惊奇，于是着手把一些表面地拼凑起来的材料塞进原来的模型中去，又添加了点新东西，不过这些东西不是马尔萨斯发现的，而只是被他据为已有的。”

当然，马尔萨斯的理论并不都是全新的。例如，人口呈几何级数增长的观点常常被归结为他的观点，其实我们在第三章中看到，这一观点早在半个世纪前就为欧拉所熟悉¹。然而，马尔萨斯以论战的方式把它与现实的立法问题联系起来，使它得到了宣传。尤其，马尔萨斯关于限制生育的建议在中国得到了最显著的应用（见第二十五章）。

进一步阅读

1. Condorcet: *Esquisse d'un tableau historique des progrès de l'esprit humain*. Agasse, Paris (1794). gallica.bnf.fr
2. 查尔斯·达尔文: 《物种起源》。
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. 卡尔·马克思: 《资本论》。marxists.org。
6. Simpkins, D.M.: Malthus, Thomas Robert. In: Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 9, 67–71. Scribner (1974)

¹费舍尔（见第十四章和第二十章）将“马尔萨斯参数”称为人口增长率。马尔萨斯确实是在自己的书中提到了苏斯密尔赫的论述。

维尔赫斯特和逻辑方程 (1838)

1838 年，比利时数学家维尔赫斯特提出了“逻辑方程”，它是指数增长方程的一种概括，但有一个人口的最大值。他用几个国家的数据，特别是比利时的数据来估计未知参数。维尔赫斯特的工作在 20 世纪 20 年代才被重新发现。

皮埃尔·弗朗索瓦·维尔赫斯特 (Verhulst) 1804 年出生于布鲁塞尔。他于 1825 年在根特大学获得数学博士学位。他还对政治感兴趣，在意大利治疗肺结核时曾为教皇国的宪法辩护，但没有成功。1830 年革命和比利时独立后，他发表了一篇关于十八世纪爱国者的历史论文。1835 年，他成为布鲁塞尔新成立的自由大学的数学教授。



图 6.1: 维尔赫斯特 (1804–1849).

同年 1835 年，他的同胞统计学家布鲁塞尔观察站主任阿道夫·奎特莱发表了《关于人类及其能力发展》的论文。奎特莱提出，人口不可能长期呈几何级数增长，因为马尔萨斯提到的障碍形成了一种“阻力”，他认为这种阻力（用力学类比）与人口增长速度的平方成正比。这个类比没有任何实际依据，但它启发了维尔赫斯特。

事实上，维尔赫斯特在 1838 年发表了《人口增长规律说明》。以下是其中一段摘录：

“我们知道，著名的马尔萨斯提出了一个原理，即人口趋向于以几何级数增长，在一段时间后，例如每 25 年翻一番。如果抽象地考虑到寻找食物的难度越来越大，这个命题是无可争议的 [……] 因此，人口的实际增长受到国家面积和生育率的限制。结果，人口越来越趋于稳定状态。”

维尔赫斯特可能意识到奎特莱特的机械类比是不合理的，于是提出了以下（仍然有些武断）关于人口 $P(t)$ 在时间 t 的微分方程：

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

当人口 $P(t)$ 与参数 K 相比较小时，我们得到近似方程 $dP/dt \approx rP$ ，其解为 $P(t) \approx P(0)e^{rt}$ ，即指数增长¹。增长率随着 $P(t)$ 接近 K 而下降，如果 $P(t)$ 能超过 K ，它甚至会变成负数。为了得到方程 (6.1) 解的精确表达式，我们可以像丹尼尔·伯努利那样对方程 (4.5) 进行计算。

将方程 (6.1) 除以 P^2 并设 $p = 1/P$ ，我们得到

$$\frac{dp}{dt} = -rp + r/K.$$

设 $q = p - 1/K$ ，得到 $dq/dt = -rq$ 和

$$q(t) = q(0)e^{-rt} = (1/P(0) - 1/K)e^{-rt},$$

所以可以推导出 $p(t)$ 和 $P(t)$ 。

¹人们通常在离散时间模型中谈论几何增长，在连续时间模型中谈论指数增长，其本质上是一回事。

最后，经过重新排列，我们得到

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

在时间 $t = 0$ 时，总人口从 $P(0)$ 逐渐增加到极限 K ，只有当 $t \rightarrow +\infty$ 时才达到极限 K (图6.2)。维尔赫斯特没有给出他所使用的未知参数 r 和 K 的值，而是将他的结果与 1817 年至 1831 年法国人口、1815 年至 1833 年比利时人口、1811 年至 1831 年英格兰埃塞克斯郡人口以及 1796 年至 1827 年俄罗斯人口的数据进行了比较，契合度相当高。

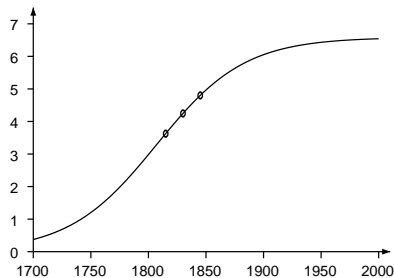


图 6.2: 比利时人口 (百万) 和逻辑曲线。数据点分别对应 1815 年、1830 年和 1845 年。参数值是 1845 年文章中的参数值。

1840 年，维尔赫斯特成为布鲁塞尔皇家军事学院教授。次年他发表了《椭圆函数初论》，并当选为比利时皇家学院院士。1845 年，他继续人口研究，发表了一篇题为《关于人口增长规律的数学探讨》的文章。他首先回顾了马尔萨斯理论，根据这一理论，美国人口每 25 年翻一番 (表6.1)。

表 6.1: 美国官方的人口普查。

年	人口	年	人口
1790	3,929,827	1820	9,638,131
1800	5,305,925	1830	12,866,020
1810	7,239,814	1840	17,062,566

如果计算第 $n + 10$ 年人口与第 n 年人口的比值，我们发现分别为 1.350、1.364、1.331、1.335 和 1.326，这是相当平稳的。因此

人口每 10 年乘以 1.34，每 25 年乘以 $1.34^{25/10} \approx 2.08$ 。因此，美国的人口有每 25 年翻一番的趋势，正如马尔萨斯在近半个世纪前观察到的那样。然而维尔赫斯特补充说：

“我们不会坚持几何级数的假设，因为它只有在非常特殊的情况下才能成立。例如，当一块几乎无限大的肥沃土地碰巧居住着具有先进文明的人时，就像第一批美洲殖民地的情况一样。”

维尔赫斯特在他的文章中还回到了方程 (6.1)，他称之为“逻辑方程”（法语：logistique）。他注意到，只要 $P(t) < K/2$ ，曲线 $P(t)$ 就以正曲率增加（成凸型），然后继续向 K 增加，当 $P(t) > K/2$ 时就以负曲率增加（成凹型），所以曲线的形状是扭曲的字母 S（图 6.2）。

事实上，

$$\frac{d^2P}{dt^2} = r(1 - 2P/K) \frac{dP}{dt}.$$

所以如果 $P < K/2$ ，则 $\frac{d^2P}{dt^2} > 0$ ；如果 $P > K/2$ ，则 $\frac{d^2P}{dt^2} < 0$ 。

维尔赫斯特还解释了如何通过三个不同但间隔相等的年份的人口 $P(t)$ 来估计参数 r 和 K 。如果 P_0 是时间 $t = 0$ 的人口， P_1 是时间 $t = T$ 的人口， P_2 是时间 $t = 2T$ 的人口，那么通过方程 (6.2) 的繁琐计算，可以得到：

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

使用比利时 1815 年、1830 年和 1845 年的估计人口（分别为 362.7 万、424.7 万和 480.1 万），他得到 $K = 658.4$ 万， $r = 2.62\%$ /年。然后用方程 (6.2) 预测比利时的人口在 1851 年初为 499.8 万，1900 年初为 606.4 万（图 6.2）。维尔赫斯特对法国进行了类似的研究，他得到 $K = 3968.5$ 万， $r = 3.2\%$ /年。由于比利时和法国的人口已经在很大程度上超过了这些 K 值，我们看到，逻辑方程只能在几十年

的时间段内成为一个现实的模型，就像维尔赫斯特在 1838 年文章中所说的那样，而不能用于更长的时间段。

1847 年出现了《关于人口增长规律的第二次调查》，其中维尔赫斯特放弃了逻辑方程，而是选择了一个微分方程，即

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

他认为，当人口 $P(t)$ 超过某个阈值时，这个方程就会成立。其解为

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

维尔赫斯特使用同样的比利时人口数据，重新估算参数 r 和 K 。这次他发现最大人口值 $K = 940$ 万。我们看到结果在很大程度上取决于模型的选择！

维尔赫斯特于 1848 年成为比利时皇家学院院长，第二年于布鲁塞尔去世，可能是因为肺结核。尽管维尔赫斯特在模型方程之间犹豫不决，逻辑方程在几十年后还是被不同的人重新独立提出。罗伯特逊 (Robertson) 在 1908 年用它来模拟动物、植物、人类和身体器官的个体生长。1911 年麦肯德瑞克 (McKendrick) 和凯萨维·派伊 (Kesava Pai) 用它来模拟微生物的种群生长。1920 年珀尔 (Pearl) 和瑞德 (Reed) 将其用于美国人口增长，当时美国的人口增长已经开始放缓。1922 年，珀尔终于注意到了维尔赫斯特的工作，从那时起，逻辑方程激发了许多研究（见第十三章，第二十章和第二十四章）。人口最大值 K 最终被称为“承载能力”。

进一步阅读

1. Lloyd, P.J.: American, German and British antecedents to Pearl and Reed's logistic curve. *Pop. Stud.* 21, 99–108 (1967)
2. Pearl, R.: *The Biology of Death*. Lippincott (1922). archive.org
3. 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

4. Quetelet, A.: *Sur l'homme et le développement de ses facultés*. Bachelier, Paris (1835). gallica.bnf.fr
5. Quetelet, A.: Pierre-François Verhulst. *Annu. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 16, 97–124 (1850). archive.org
6. Quetelet, A.: *Sciences mathématiques et physiques au commencement du XIXe siècle*. Mucquardt, Bruxelles (1867). gallica.bnf.fr
7. Verhulst, P.-F.: Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement. *Corresp. Math. Phys.* 10, 113–121 (1838). archive.org
8. 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
9. 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

比耶梅、库尔诺和姓氏的消亡 (1845–1847)

法国统计学家比耶梅在 1845 年明白了如何计算一个姓氏消亡的概率。如果每个男性有若干个儿子，按照给定的概率分布，当儿子的平均数小于或等于 1 时，这个姓氏就会消亡；若平均数大于 1 时，则灭绝概率严格来说小于 1。他的结果证明于两年后发表在他朋友库尔诺写的一本书中。这些作品是近年代才被重新发现的。

伊赫内-儒勒·比耶梅 (Bienaymé) 1796 年出生于巴黎。他曾就读于巴黎综合理工学院，并在财政部任职，做到总督察的高位。受拉普拉斯《概率分析论》的影响，比耶梅抽出时间发表了许多关于概率论应用的文章，如人口和医学统计（婴儿死亡率、出生人数、预期寿命）、司法错误的概率、保险理论和投票制度的代表性等。



图 7.1:
比耶梅 (1796–1878)

1845 年，比耶梅写了一个简短的说明“关于家庭的繁衍规律和持续时间”，发表在巴黎的语言学会公报上。当时一些作者已经就这

个问题写过文章，在《人口原理》第二版中（1803年），马尔萨斯写了一章关于瑞士人口的内容，并指出：

“在伯尔尼镇，从 1583 年到 1654 年，主权委员会接纳了资产阶级家族 487 个，其中 379 个在两个世纪的时间里消亡了，到 1783 年只剩下 108 个家族。”

1842 年，托马斯·杜布莱德 (Doubleday) 更普遍地声称，来自贵族或资产阶级的上层家庭比下层家庭更容易消失。在法国，埃米尔·利特雷 (Littré) 于 1844 年在一篇介绍奥古斯特·孔特 (Comte) 的实证主义哲学的文章中提出了类似的观点，贝诺伊斯顿·德·夏特奥奈夫 (Benoiston de Châteauneuf)，比耶梅的朋友，于 1845 年发表了一篇《论法国贵族家庭的持续时间》的文章。

正是在这一背景下，比耶梅试图解释为什么一个国家的人口呈几何级数增长，而大量的家庭却消失了。为了解答这个问题，他考虑了一个简化的情况，即所有男性成年后拥有 0、1、2、3……个儿子的概率相同。更准确的说，一位男性在 n 代后，其后代冠以他自己姓氏的概率是多少。如果儿子的平均数量少于 1，那么很明显，随着 n 增长到无限大，这个概率应该趋向于零。比耶梅注意到¹，如果儿子的平均数正好是 1，例如，如果没有儿子的概率是 $1/2$ ，而有两个儿子的概率是 $1/2$ ，那么同样的结论仍然是正确的。但在这种情况下，第 n 代有后代的概率趋向零的速度变得缓慢：在这个例子中，35 代后仍为 5%，即如果每个世纪有 3 代，则经过了 11 或 12 个世纪²。比耶梅最后注意到，如果儿子的平均数量大于 1，那么家族的消亡是不确定的：其概率可以通过解一些代数方程来计算。

比耶梅的文章没有包含更多的解释。1847 年，他的朋友安托万·奥古斯丁·库尔诺 (Cournot)，一位数学家和经济学家，他在《关于代数和几何之间对应关系的起源和界限》一书中介绍了一些细节。他以机会游戏的形式提出这个问题，但承认与比耶梅对姓氏消亡的

¹除非每个男性都有一个儿子

²下面将看到，这个概率等于 $1 - x_{35}$ ，其中 $1 - x_{35}$ 与 $x_{n+1} = \frac{1}{2} + \frac{1}{2} x_n^2$ 和 $x_0 = 0$ 。

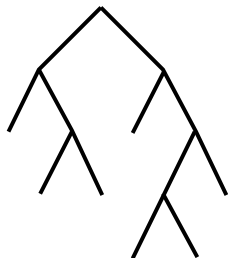


图 7.2: 家庭树的例子。祖先在树的顶端。在每一代中, 男人没有儿子的概率为 $1/2$, 有两个儿子的概率为 $1/2$ 。

研究是相同的。如果我们依然用姓氏来解释, 库尔诺首先考虑男性最多有两个儿子的特殊情况, p_0 、 p_1 和 p_2 分别是有 0、1 或 2 个儿子的概率。当然, $p_0 + p_1 + p_2 = 1$ 。从一个祖先开始, 只经过一代就灭绝的概率, 称之为 x_1 , 显然等于 p_0 。两代内灭绝的概率为

$$x_2 = p_0 + p_1 x_1 + p_2 x_1^2.$$

要么这个家族在第一代就已经灭绝 (概率 p_0), 要么第一代只有一个儿子, 之后没有男性后代 (概率 $p_1 x_1$), 要么第一代有两个儿子, 每个儿子都没有男性后代 (概率 $p_2 x_1^2$)。更系统地说, n 代内灭绝的概率为

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

事实上, 如果第一代有两个儿子 (概率 p_2), 那么这个家族将在 $n-1$ 代后 (即第 n 代) 灭绝, 概率等于 $(x_{n-1})^2$ 。库尔诺注意到 x_n 是一个递增序列, 对于所有 n 来说, $x_n \leq 1$ 。所以 x_n 有一个极限 $x_\infty \leq 1$, 它是方程

$$x = p_0 + p_1 x + p_2 x^2$$

的解。用 $p_1 = 1 - p_0 - p_2$, 这个方程相当于 $0 = p_2(x-1)(x-p_0/p_2)$ 。所以有两个根: $x = 1$ 和 $x = p_0/p_2$ 。平均儿子的数量等于 $p_1 + 2p_2$, 也等于 $1 - p_0 + p_2$, 我们将其称为 \mathcal{R}_0 。有三种情况: 如果 $\mathcal{R}_0 < 1$,

那么 $p_0/p_2 > 1$, 所以 $x = 1$ 是极限 x_∞ 的唯一可能值, 可以肯定的是这个姓氏将灭亡; 如果 $\mathcal{R}_0 = 1$, 两个根都等于 1, 结论是一样的; 如果 $\mathcal{R}_0 > 1$, 那么库尔诺认为 x_∞ 应该等于第二个根 p_0/p_2 , 因为在 $p_0 = 0$ 的特殊情况下, 灭绝概率显然必须为 0。

库尔诺简要地提到了更为普遍的情况, 即男子最多可以有 m 个儿子, 概率分别为 p_0, p_1, \dots, p_m 。结论同样取决于

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

的值, 即相对 1 而言儿子的平均数。 x_∞ 的方程, 即

$$x = p_0 + p_1 x + \dots + p_m x^m,$$

总是有根 $x = 1$ 。它只有另外一个正根, 即当 $\mathcal{R}_0 > 1$ 时, 它的消亡概率 x_∞ 。

遗憾的是比耶梅的文章和库尔诺书中的几页纸在当时完全没有被注意到。这篇文章在 20 世纪 70 年代才被注意到, 其中那几页则在 20 年后才被发现。与此同时, 这个问题及其解决方法已经被其他人重新发现, 这个课题也得到了很大的发展。我们将在第九、第十七和第十八等章节中继续讨论这个问题。

1848 年革命后, 比耶梅不得不辞去财政部的工作。他是巴黎大学概率论的最佳人选, 但这一教席给了别人。尽管如此, 比耶梅在 1850 年后又回到财政部工作, 但于 1852 年辞职。同年晚些时候, 他入选法兰西科学院, 成为统计学领域专家。1853 年, 他证明了一些现代教科书所说的“比耶梅-切比雪夫”不等式。1875 年, 他成为新成立的法国数学学会主席。1878 年于巴黎去世。

进一步阅读

1. Bienaymé, I.J.: De la loi de multiplication et de la durée des familles. *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. Cournot, A.-A.: *De l'origine et des limites de la correspondance entre l'algèbre et la géométrie*. Hachette, Paris (1847). archive.org
5. Doubleday, T.: *The True Law of Population* (1842). archive.org
6. Heyde, C.C., Seneta, E.: *I.J. Bienaymé*. Springer (1977)
7. Kendall, D.G.: The genealogy of genealogy: branching processes before (and after) 1873. *Bull. Lond. Math. Soc.* 7, 225–253 (1975)
8. Littré, É.: *Conservation, révolution et positivisme* (1852). gallica.bnf.fr
9. Malthus, T.R.: *An Essay on the Principle of Population* (1803). archive.org
10. Martin, T.: Antoine Augustin Cournot. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 152–156. Springer (2001)
11. Seneta, E.: Irenée-Jules Bienaymé. In: *Ibid.*, 132–136.

孟德尔与遗传 (1865)

1865 年孟德尔发表了关于豌豆杂交的先锋实验结果。他的分析使用了概率论的基本知识，还考虑了一个自花授精植物种群的动态模型。他的工作直到 1900 年才被重新发现，是遗传学史上的一座里程碑。

约翰·孟德尔 (Mendel) 1822 年出生于摩拉维亚，当时奥地利帝国的一部分，现在从属于捷克共和国。他的父亲是一位农民，高中时孟德尔成绩很好但身体弱，他不愿留在自家农场工作，选择继续读书。1843 年，由于经济原因他进入了位于 Brünn (现在的布尔诺) 的圣托马斯修道院，并在那里改名为格雷戈尔 (Gregor)。他学习神学，也参加了一些农业课程，1847 年被任命为牧师。他在一所中学教了几年书，但没有通过成为正式教师的考试。1851 年至 1853 年，在上级的支持下，他得以在维也纳大学继续学习，那里他参加了物理学、数学和自然科学的课程。此后孟德尔回到布尔诺，在一所技术学校教授物理学。



图 8.1:
孟德尔 (1822-1884)

1856 年至 1863 年，孟德尔在他的修道院花园里对大量植物进

行了一系列实验。1865年，他在布尔诺自然历史学会的两次会议上，作为该学会的会员，介绍了自己的研究成果。其著作《植物杂交实验》于次年在该学会会刊上以德文出版。孟德尔解释了他是如何研究豌豆变化的，豌豆是通过自花授精自然繁殖的植物，选用不同的容易识别的种子形式：圆形或皱纹，黄色或绿色等。他把来自圆籽系的种子和来自皱籽系的种子进行杂交，发现总是得到圆籽的杂交种。他把这种特性称为“圆形种子”显性，“皱纹种子”隐性。以同样的方式发现，“黄色种子”是显性，“绿色种子”是隐性。

孟德尔随后注意到，用杂交种子种植的植物自花授精第一代产生的新种子具有显性或隐性的特征，其比例很显然是随机的。此外他还注意到，通过多次重复实验，平均获得的具有显性特征的种子比具有隐性特征种子多三倍。例如，在第一次实验中共获得 5474 粒圆形种子和 1850 粒皱纹种子，对应的比例为 2.96 比 1；第二次实验共得到 6022 粒黄色种子和 2001 粒绿色种子，对应的比例为 3.01 比 1。¹

孟德尔还注意到以下情况：在用第一代具有显性特征种子培育的植物中，自花授精产生了一些具有显性或隐性特征的植物种子，而另一些植物的种子只具有显性特征。前者的数量是后者的两倍。例如，在由第一代圆形种子生长的 565 株植物中，有 372 株同时给出了圆形和皱纹的种子，而 193 株只给出了圆形的种子，其比例等于 1.93。同样，在由第一代黄色种子生长的 519 株植物中，353 株同时结出黄色和绿色种子，而 166 株只结出黄色种子，比率等于 2.13。

为了解释这些结果，孟德尔有一个绝妙的想法，即把种子的表现特征看作是两个隐性因素联合的结果，这些因素中的每一个都是显性的（写为 A ）或隐性的（写为 a ）。所以有三种可能的组合： AA 、 Aa 和 aa 。含有因子 AA 或 Aa 的种子具有相同的显性特征 A 。具有因子 aa 的种子具有隐性特征 a 。孟德尔还假设在受精过程中，花

¹正如费舍尔（见第十四章）后来注意到的那样，得出实验结果如此接近理论值的概率相当小。孟德尔可能重新组合了他的数据。例如，在关于 $n = 6022 + 2001 = 8023$ 种子的第二个实验中，比值与 3 相差小于 0.01 的概率大约只有 10%。

粉粒和胚珠 (配子) 只传播两个因子中的一个, 每个因子的概率为 $1/2$ 。因此纯系 AA 和 aa 杂交得到的杂交种都具有因子 Aa 和显性特征 A 。杂交种 Aa 的配子以 $1/2$ 的概率传播因子 A , 以 $1/2$ 的概率传播因子 a 。因此, 由杂交种子 Aa 生长出的植物的自花授精得到概率为 $1/4$ 的 AA , 概率为 $1/2$ 的 Aa , 概率为 $1/4$ 的 aa , 如表8.1所示。

表 8.1: 杂交种 Aa 自交的可能结果及其概率作为雄配子 (行) 和雌配子 (列) 传播因素的函数。

因素 (概率)	$A (1/2)$	$a (1/2)$
$A (1/2)$	$AA (1/4)$	$Aa (1/4)$
$a (1/2)$	$Aa (1/4)$	$aa (1/4)$

孟德尔注意到, 比例 $AA : Aa : aa$, 即 $1 : 2 : 1$, 也可以通过计算 $(A + a)^2 = AA + 2Aa + aa$ 的形式得到。由于种子 AA 和 Aa 具有明显的字符 A , 而只有种子 aa 具有明显的字符 a , 所以具有字符 A 的种子确实是具有字符 a 的种子的 3 倍。而且, 平均来说, 种子 Aa 的数量是 aa 的两倍。由前者生长出来的植物自花授精, 得到的种子要么是显性特征 (AA 或 Aa), 要么是隐性特征 (aa)。至于由种子 AA 生长的植物的自花授精, 它总是给出具有显性特征 (的种子 AA)。至此, 所有的观察结果都得到了解释。

孟德尔还考察了以下几代。从 N 个杂交种子 Aa 开始, 为简单起见, 假设每株植物通过自花授精只产生 4 个新的种子, 他计算出第 n 代中种子 $(AA)_n$ 、 $(Aa)_n$ 和 $(aa)_n$ 的平均数, 由表8.2给出。为清楚起见, 结果已除以 N 。

表 8.2: 历代

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
合计	1	4	16	64	256	1,024

这些数字可以简单地从公式中获得

$$(AA)_{n+1} = (Aa)_n + 4(AA)_n, \quad (Aa)_{n+1} = 2(Aa)_n \quad (8.1)$$

和 $(aa)_{n+1} = (Aa)_n + 4(aa)_n$ 。其中, AA 在自花授精后给出 4 个种子 AA ; aa 给出 4 个种子 aa ; Aa 平均给出 1 个种子 AA , 2 个种子 Aa 和 1 个种子 aa 。孟德尔还注意到 $(AA)_n = (aa)_n = 2^{n-1}(2^n - 1)$, $(Aa)_n = 2^n$ 。

事实上, 从第二个方程 (8.1) 和初始条件 $(Aa)_0 = 1$ 可以得出 $(Aa)_n = 2^n$ 。将其代入第一个方程 (8.1), 我们得到 $(AA)y_{n+1} = 4(AA)_n + 2^n$ 。很容易看到, 当 $c = -1/2$ 时, $(AA)_n = c2^n$ 是一个特殊的解。均质方程 $(AA)_{n+1} = 4(AA)_n$ 的一般解是 $(AA)_n = C4^n$ 。最后, 将这两个解相加, 我们看到, 如果 $C = 1/2$, 则 $(AA)_n = C4^n - 2^{n-1}$ 满足初始条件 $(AA)_0 = 0$ 。至于序列 $(aa)_n$, 它与 $(AA)_n$ 满足相同的递归关系和相同的初始条件, 所以 $(aa)_n = (AA)_n$ 。

总之, 杂交种 Aa 在总种群中的比例为 $2^n/4^n = 1/2^n$ 。由于自花授粉, 这个比例在每一代都要除以 2。

孟德尔的工作在他的有生之年完全没有被注意到。几年后, 孟德尔还对其他植物物种进行了类似的实验, 发表了几篇关于气象学的文章, 并调查了蜜蜂的遗传性。1868 年孟德尔成为修道士, 把大部分时间用于行政管理上。他于 1884 年去世。直到 1900 年, 孟德尔的工作才重新被阿姆斯特丹的雨果·德·弗里斯 (de Vries)、图宾根的卡尔·科伦斯 (Correns) 和维也纳的埃里希·冯·蔡尔马克 (von Tschermak) 几乎同时独立地发现。这开启了我们现在所说的遗传学的新时代。

进一步阅读

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

高尔顿、沃森与灭绝问题 (1873–1875)

1873 年，英国统计学家高尔顿和他的同胞数学家沃森在不知道比耶梅的工作的情况下，考虑了姓氏的消亡问题。沃森注意到，与每一代男性人数的概率分布相关的生成函数可以递归计算。但他错误分析了灭绝的概率。

弗朗西斯·高尔顿 (Galton) 生于 1822 年，与孟德尔同年，他出生于英国伯明翰附近，是七个孩子中最小的一个。他的父亲是一位富有的银行家，从母亲家族论起，他是查尔斯·达尔文的表弟。高尔顿于 1838 年开始学医，先是在伯明翰的一家医院，后来到伦敦学习。1840 年夏天，他第一次在欧洲进行长途旅行，最远到达伊斯坦布尔，随后在剑桥大学三一学院学习了四年。他的父亲在 1844 年去世，留下了一笔可观的财富。高尔顿放弃了成为一名医生的想法，他到埃及、苏丹和叙利亚旅行。在接下来的几年里，他始终保持着一种慵懒的生活方式，把时间花在打猎、乘坐气球和轮船旅行或尝试改进电报上。1850 年，他成立了一支前往非洲西南部（现纳米比亚）的探险队，1852 年回到英国，入选了皇家地理学会，那里他可以得到去东非寻找尼罗河源头探险队的消息。在伦敦定居期间，他为旅行者写了一本旅行指南，成为畅销书。1856 年他当选皇家学会会员，当时对气象学非常感兴趣，发明了“反气旋”一词。1859 年在表兄达尔文发表了《物种起源》之后，高尔顿转向研究遗传学。1869 年他发表了《遗传的天才》，书中宣称智力可以通过遗传来传递。

1873 年，瑞士植物学家阿方斯·德·康多尔 (de Candolle) 出版了题为《过去两个世纪的科学史和科学家史》一书，其中载有一篇关于“遗传、变异和选择对人类物种的发展及这一物种的可能未

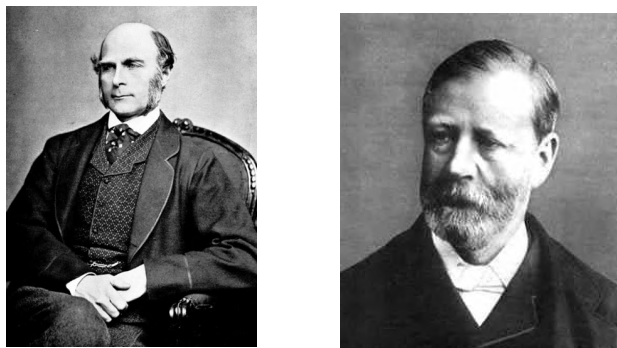


图 9.1: 高尔顿 (左) 和沃森 (右)。

来之影响”的文章。他在该文中发表了以下见解：

“在贝诺伊斯顿·德·沙特纳夫先生、高尔顿和其他统计学家的准确信息和非常理智的意见中，我没有看到他们本应就不可避免的姓氏消亡发表的重要意见。当然，每一个名字都会消亡……一个数学家可以计算出姓氏或头衔的减少是如何发生的，他知道任何一对夫妇生男生女的概率和没有孩子的概率。”

这也是比耶梅在 1845 年研究过的课题。但康多尔并不知道比耶梅的工作，他认为所有的家庭都必将走向灭亡。高尔顿注意到了康多尔书中的上述段落，由于他也不知道比耶梅的工作，高尔顿就把它作为一个公开的问题，提交给《教育时报》的读者。

“问题 4001：一个大国，我们只关注其中的成年男性，人数为 N ，每个人都有不同的姓氏，在一个地区定居。他们的人口规律是，在每一代人中， $a_0\%$ 的成年男性没有男孩子； $a_1\%$ 有一个男孩子； $a_2\%$ 有两个男孩子；以此类推，直到 $a_5\%$ 有五个男孩子。

- 找出 (1) 经过 r 代后, 他们的姓氏中灭绝的比例是多少;
 (2) 有多少个实例表明该姓氏由 m 人持有。”

请注意, 比耶梅没有解决这个问题的第二部分。高尔顿没有从杂志的读者那里得到任何满意答案, 显然他自己也找不到问题的解决办法。于是他请他的朋友, 数学家亨利·威廉·沃森 (Watson) 尝试解决这个问题。

沃森 1827 年生于伦敦, 他的父亲是英国海军的一名军官。他先在伦敦国王学院学习, 1846 年至 1850 年在剑桥大学三一学院转入数学专业, 比高尔顿晚几年。1857 年至 1865 年, 他先后成为三一学院的研究员、伦敦市学院的助理硕士、国王学院的数学讲师和哈罗学校的数学教授。他喜欢登山运动, 1855 年参加了一支探险队, 并登上了瑞士的罗莎山峰。1856 年他被任命为执事, 两年后成为英国圣公会牧师。从 1865 年到退休前, 他一直担任考文垂附近的博克斯维尔和巴顿的校长, 这个职位给他留下了足够的空余时间进行研究。

高尔顿和沃森一起写了一篇题为《关于家庭灭绝的概率》的文章, 1875 年发表在《皇家人类学研究所杂志》上。高尔顿提出了这个问题, 沃森解释了他的计算和得出的结论。他们假设男人最多有 q 个儿子, p_k 是有 k 个儿子的概率 ($k = 0, 1, 2, \dots, q$)。换句话说, 如果我们使用高尔顿的原始符号, $p_k = a_k/100$, 则 $p_0 + p_1 + \dots + p_q = 1$ 。考虑这样的情况: 第 0 代由一个男人组成; 第 1 代由 s 个男人组成, 概率为 p_s 。沃森使用了一个在他的时代很有名的技巧, 这个技巧在很早以前由亚伯拉罕·德·莫伊夫尔提出的, 他引入了生成函数

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

与概率 p_0, \dots, p_q 相关。同样, 让 $f_n(x)$ 是多项式, 其中 x^s 的系数是 n 代中从 0 代的一个人开始有 s 男性的概率, 那么 $f_1(x) = f(x)$ 。沃森注意到

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

一个允许递归计算 $f_n(x)$ 的公式。

事实上, 设

$$f_n(x) = p_{0,n} + p_{1,n}x + p_{2,n}x^2 + \cdots + p_{q^n,n}x^{(q^n)}.$$

注意, 在第 n 代中最多有 q^n 个男人。如果在第 $n-1$ 代有 s 个男人, 编号为 1 到 s , 则称 t_1, \cdots, t_s 为他们的男性后代的数量。在这种情况下, 第 n 代中会有 t 个男人, 概率等于

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

当 $s = 0$ 时, 应该理解, 如果 $t = 0$, 这个概率等于 1, 如果 $t \geq 1$, 则等于 0。因此

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

于是,

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

尤其是姓氏在 n 代内消亡的概率 x_n 等于 $p_{0,n}$, 这与 $f_n(0)$ 相同。先举个例子, 沃森以

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

即 $q = 3$, $p_0 = p_1 = p_2 = 1/3$ 。他用公式 (9.2) 计算了 $n = 1, \dots, 4$

的多项式 $f_n(x)$ 。例如，他得到

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

而且 $f_2(0) = 13/27 \approx 0.481$ 。对于 $n \geq 3$ 的 $f_n(x)$ 的计算变得非常繁琐，繁琐到沃森在 $n = 4$ 时已经犯了错误。由于 $x_5 = f_5(0) = f_4(f_0)$ 可以避免 $f_5(x)$ 的计算，所以他得到了以下灭亡概率的列表 $x_n = f_n(0)$ 。

$$x_1 \approx 0.333, x_2 \approx 0.481, x_3 \approx 0.571, x_4 \approx 0.641, x_5 \approx 0.675.$$

正确的值是 $x_4 \approx 0.632$ 和 $x_5 \approx 0.677$ ，可以用比耶梅推导的简单公式 $x_n = f(x_{n-1})$ 来检验。正如我们将在第十七章中看到的，后一个公式也可以从方程 (9.2) 中推导出来。

沃森注意到，每个男人平均有

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

个儿子，在他的第一个例子中， $\mathcal{R}_0 = 1$ 。因此，人们可以认为，如果初始的男性家庭成员数量足够多，家庭规模就会大致保持不变。尽管如此，沃森声称，当 $n \rightarrow +\infty$ 时，虽然相当缓慢，灭绝概率 x_n 会向 1 收敛。换句话说，整个家族都会像康多尔所说的那样走向灭亡。图9.2a，原文中没有画出来，比耶梅的结果证实了第一个例子的这个结论是正确的。

作为第二个例子，沃森考虑了二项式概率分布。

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

其中的生成函数 (9.1) 为

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

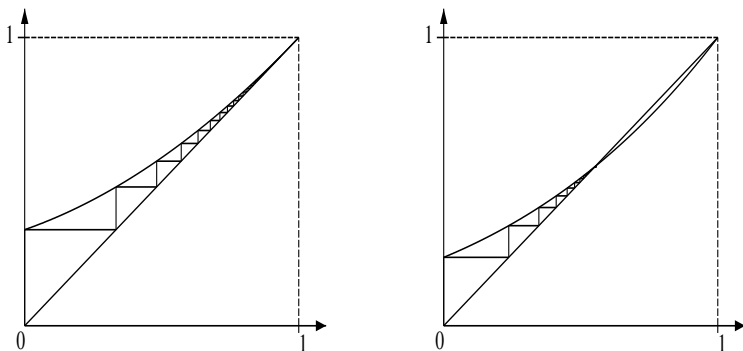


图 9.2: 函数 $y = f(x)$ 和 $y = x$ 的图形。 n 代内的消亡概率 $x_n = f(x_{n-1})$ 是楼梯第 n 级的高度。左: $f(x) = (1 + x + x^2)/3$ 。右: $f(x) = (3 + x)^5/4^5$ 。

他计算了 $f_2(x)$ 和 $x_2 = f_2(0)$ 。这时他意识到 $x_2 = f(x_1)$ ，而且 $x_n = f(x_{n-1})$ 对所有的 n 来说都是如此。但他认为这个公式只对特殊的二项式情形 (9.3) 成立。将它应用于 $q = 5$, $a = 3$ 和 $b = 1$ 的情况下，他得到了

$$x_1 \approx 0.237, x_2 \approx 0.347, x_3 \approx 0.410, \dots x_9 \approx 0.527, x_{10} \approx 0.533 \dots$$

沃森意识到当 $n \rightarrow +\infty$ 时 x_n 必须收敛到一个极限 x_∞ ，它满足

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

他注意到 $x = 1$ 是这个方程的解，但没有意识到当 $\mathcal{R}_0 > 1$ 时可能还有其他解。所以他在康多尔的误导下错误地得出结论，认为在任何情况下都存在消亡 ($x_\infty = 1$)，包括他刚才考虑的数字例子。图9.2b 表明，情况并非如此!

沃森注意到，在这个数字例子中，儿子的平均数大于 1 (可以证明 $\mathcal{R}_0 = qb/(a + b) = 5/4$)，这意味着人口趋向于指数增长。但

这并不能帮助他发现自己的错误。他甚至猜想，对于每一个概率分布 (p_k)，即不仅仅是二项式情况下的概率分布，姓氏的消亡是必然的。我们将在第十七和十八章中再来讨论这个问题。

高尔顿继续对家庭进行统计学研究，出版了一本名为《英国的科学家，他们的天性和教养》一书，书中主要介绍了英国皇家学会会员的家谱。他还对人体测量学产生了兴趣，即测量人体的方法。他利用 1884 年在伦敦举办的一次国际展览，收集了大量的个体数据。他的成果于 1889 年发表在一本名为《自然遗传》的书中，其附录转载了与沃森合作撰写的文章。这本书还介绍了一些新的统计学词汇，如“百分位数”、“四分位数”及“优生学”等词，即从遗传性格的角度对人类进行改良。1888 年后，高尔顿发展了识别指纹的技术，几年后英国警察便开始使用了这项技术。他还继续研究遗传（自然）和环境（培育）对双胞胎的生理和智力特征、几代生长后豌豆的尺寸大小及实验室培育的小鼠颜色的各自作用。这使他提出了两个变量之间的“相关系数”概念。1904 年，高尔顿实验室在伦敦大学学院内成立。1909 年高尔顿被授予爵位，1911 年去世。

沃森出版了几本著作，特别是 1876 年出版了关于气体动力学理论的论文，1885 年和 1889 年出版了两卷本关于电和磁的数学理论论文。他于 1881 年当选为英国皇家学会会员，1903 年在布莱顿去世。

1924 年，卡尔·皮尔森 (Pearson) 在其《高尔顿传》第二卷中总结了关于姓氏消亡的文章，但没有注意到这个错误。这个错误最终在 1930 年被发现（见第十八章）。

进一步阅读

1. De Candolle, A.: *Histoire des sciences et des savants depuis deux siècles*. Georg, Genève (1873). archive.org
2. Galton, F.: *Natural Inheritance*. Macmillan (1889). galton.org
3. Galton, F.: *Memories of my Life*. Methuen & Co. (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

洛特卡和稳定人口理论 (1907–1911)

1907 年，美国化学家阿尔弗雷德·洛特卡开始利用连续时间模型研究出生率、特定年龄死亡率和人口增长率之间的关系。1911 年，他与夏普发表了另一篇关于同一主题的文章，其中包括特定年龄的生育率，给出人口增长率的隐含方程，通常被称为“洛特卡方程”。

阿尔弗雷德·詹姆斯·洛特卡 (Lotka) 的父母是美国人，1880 年出生于曾属于奥匈帝国的伦贝格 (现乌克兰的利沃夫)。他先在法国和德国学习，1901 年获得英国伯明翰大学物理和化学学士学位。之后在莱比锡学习了一年，那里，热力学在化学和生物学中的作用得到了威廉·奥斯特瓦尔德 (Ostwald) 的强调，奥斯特瓦尔德于 1909 年获得诺贝尔化学奖。1902 年洛特卡定居纽约，开始在通用化学公司工作。



图 10.1:
洛特卡 (1880–1949)

1907 年和 1911 年¹，洛特卡在不知道欧拉在同一课题上的研究

¹第二篇文章是与康奈尔大学的数学家夏普 (Sharpe) 合作撰写的。

成果的情况下, 开始了对年龄结构人口的动态研究 (见第三章)。与欧拉不同的是, 他假设时间和年龄是连续变量。设 $B(t)$ 为时间 t 的男性出生率 (单位时间内男性出生的数量), $p(x)$ 为年龄为 x 时还活着的概率, $h(x)$ 为年龄 x 时的生育率, $h(x) dx$ 为一个男性在年龄 x 到 $x + dx$ 之间有一个新生儿子的概率, 其中 dx 无限小。那么

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

是出生时的预期寿命。此外, $B(t-x)p(x) dx$ 是在 $t-x$ 和 $t-x+dx$ 之间出生的男性数量, 这些男性在时间 t 的单位时间内有 $B(t-x)p(x)h(x) dx$ 个儿子。所以, 在时间 t 的男性总出生率为

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

在未知的 $B(t)$ 中寻找这个积分方程的指数解, 其形式为 $B(t) = be^{rt}$, 洛特卡将两边除以 $B(t)$, 得到方程

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

现在人口学家称之为“洛特卡方程”²。当时间和年龄为离散变量时, 欧拉得到了类似的增长率隐式方程 (3.1)。洛特卡注意到, 方程 (10.1) 的右侧是 r 的递减函数, 当 $r \rightarrow -\infty$ 时函数趋向于 $+\infty$, 当 $r \rightarrow +\infty$ 时趋向于 0。因此有一个唯一的 r 值, 称为 r^* , 使得方程 (10.1) 成立。此外, $r^* > 0$, 当且仅当

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

参数 \mathcal{R}_0 (该记号由都柏林和洛特卡在 1925 年引入) 是指一个人一生中可能拥有的儿子数量。

²费舍尔在 1927 年独立地得出了同样的等式, 后来将根 r^* 解释为自然选择进化论中“达尔文适应性”的衡量标准。

洛特卡提出³，无论人口的初始年龄结构如何，单位时间内的男性出生人数确实是这样的：当 $t \rightarrow +\infty$ 时， $B(t) \sim be^{r^*t}$ ，其中 b 是一个常数。那么，总人口由以下方程给出

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

由此可见， $P(t)$ 也像 e^{r^*t} 一样，当 $t \rightarrow +\infty$ 时， $P(t)$ 也会增加或减少：增长率等于 r^* 。此外，人口的年龄结构，由 $B(t-x)p(x)/P(t)$ 给出，趋向于

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

这就是洛特卡所说的“稳定的人口”：年龄金字塔在一段时间内保持相同的形状，但总人口却以指数形式增加或减少。因此，结论与欧拉的离散时间模型相同。洛特卡的研究考虑了生育率的年龄依赖性，所以它在某种意义上说比欧拉的研究更具有普遍性。

洛特卡一生都在研究这个课题。1908年至1909年，他在康奈尔大学继续学习，并获得硕士学位。1909年至1911年在国家标准局工作，1911年至1914年担任《科学美国增刊》杂志编辑。1912年，他收集了自1907年以来发表的有关人口动力学和人口学的文章，获得伯明翰大学的博士学位。第一次世界大战期间，他又为通用化学公司工作，研究如何从大气中固定氮气。1920年，他的一篇关于生物振荡的文章（见第十三章）给约翰·霍普金斯大学的生物计量学教授雷蒙德·珀尔（Pearl）留下了深刻的印象，当时他刚刚“重新发现”了逻辑方程（见第六章）。洛特卡希望能在纽约洛克菲勒医学研究所找到一份工作，他致力于研究罗斯（Ross）建立的疟疾数学模型（见第十二章）。最后，他从约翰·霍普金斯大学获得了两年的奖学金，这使他得以完成《生物物理学要素》一书，于1925年出版。随后，他成为纽约大都会人寿保险公司研究部的负责人。他

³1941年，时任美国布朗大学数学教授的威利·费勒（Feller）严格地证明了这一点。1968年，可朗普（Crump）、莫德（Mode）和杰格斯（Jagers）提出了一种概率方法。

专注于人口问题的数学分析，并与同事、统计学家和公司副总裁路易斯·以色列·都柏林 (Dublin) 合作出版了几本书：《一个人的金钱价值》(1930 年)，《生命的长度》(1936 年) 和《二十五年来卫生进步》(1937 年)。洛特卡当选为 1938 至 1939 年美国人口协会主席。在他的各种统计研究中，“洛特卡定律” (可追溯到 1926 年) 指出，在某一科学领域写过 n 篇文章的作者人数随着 n 的增加而或多或少地减少，就像 $1/n^2$ 。

洛特卡还用法语出版了一本名为《生物关联分析理论》一书。第一部分更多的是哲学性的，出版于 1934 年。第二部分更具技术性，于 1939 年出版，总结了他自 1907 年以来对人类人口学的所有研究。洛特卡在书中还介绍了他对姓氏消亡问题的贡献。1930 年斯特芬森 (Steffensen) 关于这个问题的第一篇文章 (见第十八章) 发表后，他将这个理论应用于 1920 年美国白人人口普查的数据中。他注意到，观察到的儿子数量的分布 $(p_k)_{k \geq 0}$ 对于所有 $k \geq 1$ 来说，可以很好地用一个递减的几何规律来逼近

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

其中 $a = 0.4825$, $b = 0.2126$, $c = 1 - b/(1 - a)$ 。这样， $\sum_{k \geq 0} p_k = 1$ 。相关的生成函数为

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

方程 $x = f(x)$ 的两个解是 $x = 1$ 和 $x = a/c$ 。灭绝概率 x_∞ 是这两个解中最小的一个 (见第七章)。用美国的数据，他发现 $x_\infty \approx 0.819$ ，而平均儿子数量为 $\mathcal{R}_0 = f'(1) = (1 - a)^2/b \approx 1.260$ 。尽管平均子女数 (包括儿子和女儿) 接近 2.5 个，但姓氏消亡的概率仍在 80% 以上。

1942 年，洛特卡当选为美国统计协会主席，1947 年退休，1949 年在新泽西州去世。他 1925 年的书于 1956 年重新出版，新版本的书名稍有不同：《生物数学要素》。

进一步阅读

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
4. Fisher, R.A.: The actuarial treatment of official birth records. *Eugen. Rev.* 19, 103–108 (1927). digital.library.adelaide.edu.au
5. Lotka, A.J.: Relation between birth rates and death rates. *Science* 26, 21–22 (1907) → Smith & Keyfitz (1977).
6. Lotka, A.J.: *Théorie analytique des associations biologiques*, 2^e partie. Hermann, Paris (1939) gallica.bnf.fr
7. Sharpe, F.R., Lotka, A.J.: A problem in age-distribution. *Philos. Mag. Ser. 6*, 21, 435–438 (1911) → Smith & Keyfitz (1977).
8. Smith, D.P., Keyfitz, N.: *Mathematical Demography*. Springer (1977)
9. Tanner, A.: *Von Molekülen, Parasiten und Menschen*. Zürich (2014)

哈代-温伯格定律 (1908)

1908 年英国数学家哈代和德国医学博士温伯格分别发现，在一个无限大的种群中，按照孟德尔定律随机交配，两个等位基因得到的基因型的频率在世代中保持不变。他们的数学模型是种群遗传学的起点之一。

戈弗雷·哈罗德·哈代 (Hardy) 1877 年出生于英国萨里，他的父母是教师。1896 年他开始在剑桥大学三一学院学习数学，1900 年成为该学院的研究员，1906 年成为数学讲师。在他的第一部著作《单变量函数的积分》出版 (1905 年) 之后，1908 年他出版了《纯数学课程》，该书曾多次改版，并被翻译成多种语言。



图 11.1: 哈代 (1877–1947)

当时孟德尔工作的重新发现引起了一些疑虑。一些生物学家想知道，为什么显性特征没有一代比一代更频繁。雷金纳德·普内特 (Punnett) 在 1905 年写了一本名为《孟德尔主义》的书，他向在剑桥和他一起打板球的哈代提出了这个问题。哈代在一篇关于“混合种群中的孟德尔比例”的文章中写下了他的解决方案，该文章于 1908 年发表。为了简化分析，他想象了一个大人口的情况，其中性

伴侣的选择是随机的。此外，他把注意力限制在两个因素（或“等位基因”） A 和 a 上， A 是显性， a 是隐性。对于第 n 代，设 p_n 是“基因型” AA 的频率， $2q_n$ 是 Aa 的频率， r_n 是 aa 的频率。当然， $p_n + 2q_n + r_n = 1$ 。哈代还假设，与其他两种基因型相比，这些基因型都不会导致死亡率过高或生育率下降。第 $n+1$ 代的频率可以很容易地计算出来，注意到第 n 代中随机选择的一个个体以概率 $p_n + q_n$ 传播等位基因 A ：要么基因型是 AA ，等位基因 A 肯定会被传播，要么基因型是 Aa ，等位基因 A 以 50% 的概率被传播。同理，等位基因 a 的传播概率为 $q_n + r_n$ 。因此，我们可以用与构造表 8.1 相同的方法构造表 11.1。

表 11.1: 根据父母等位基因的频率计算第 $n+1$ 代的基因型频率（行：母亲，列：父亲）。

等位基因 频率	A $p_n + q_n$	a $q_n + r_n$
A $p_n + q_n$	AA $(p_n + q_n)^2$	Aa $(p_n + q_n)(q_n + r_n)$
a $q_n + r_n$	Aa $(p_n + q_n)(q_n + r_n)$	aa $(q_n + r_n)^2$

在第 $n+1$ 代中，基因型 AA 、 Aa 和 aa 的频率分别为 p_{n+1} 、 $2q_{n+1}$ 和 r_{n+1} 。所以哈代发现

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

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

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

然后他研究了在什么条件下，基因型的频率可以在各代中保持不变，等于 p 、 $2q$ 和 r 。由于根据定义 $p + 2q + r = 1$ ，我们看到等式 (11.1)-(11.3) 都能得出相同的条件 $q^2 = pr$ 。

例如, 第一个方程给出

$$p = (p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2,$$

相当于 $p(1 - p - 2q) = q^2$, 最后得出 $pr = q^2$ 。

从任意初始条件 $(p_0, 2q_0, r_0)$ 开始, $p_0 + 2q_0 + r_0 = 1$, 哈代注意到了

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

因此, 状态 $(p_1, 2q_1, r_1)$ 已经是一个平衡状态。所以 $(p_n, 2q_n, r_n)$ 在所有 $n \geq 1$ 的情况下都保持等于 $(p_1, 2q_1, r_1)$ 。如果我们设

$$x = p_0 + q_0$$

为等位基因 A 在第 0 代的频率, 那么 $1 - x = q_0 + r_0$ 为等位基因 a 的频率。再用系统 (11.1)–(11.3), 我们可以得到

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

其中所有 $n \geq 1$ (图 11.2)。

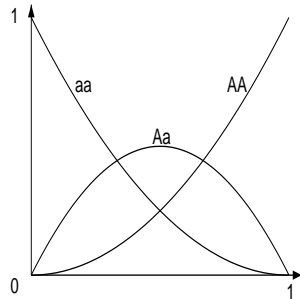


图 11.2: 与基因型 AA 、 Aa 和 aa 的平衡频率相对应的函数 x^2 、 $2x(1-x)$ 和 $(1-x)^2$ 的图表。

总之, 上述假说导致了这样的规律, 即基因型 AA 、 Aa 和 aa 的频率在历代中保持不变。孟德尔的理论并不像最初认为的那样导致显性特征的频率逐渐增加。

若干年后，费舍尔 (Fisher) 坚持这一定律的一个重要推论：对于第一近似值 (即假定模型的假设是现实的)，种群保持一个恒定的遗传变异。这一观察解决了达尔文自然选择进化论提出的问题之一。的确，达尔文和他同时代人一样认为，每一代子女的生理特征是父母双方特征的一种平均值，父母各占一半。后来弗朗西斯·高尔顿和他在生物测量实验室的继任者卡尔·皮尔逊 (Pearson) 利用统计学对这一观点进行了深入研究。如果这是真的，那么种群中这些特性的差异应该在每一代中除以二，而且很快就会出现同质性，以至于解释进化的自然选择是不可能的。然而这种平均化机制需要几年的时间才能被否定，生物统计学家为达尔文的观点辩护，不愿意承认孟德尔定律对理解进化是不可或缺的。

1908 年完成这项工作之后，哈代又回到了纯数学领域。在他的自传《一位数学家的道歉》中，他甚至自豪地声称自己避免了任何实际用途的发现。1910 年，他当选为英国皇家学会会员。1913 年，他发现了印度神童拉马努金 (Ramanujan)，并邀请他到剑桥工作。第一次世界大战后，哈代成为牛津大学教授，并继续与他的同胞李特尔伍德 (Littlewood) 进行富有成效的合作。1931 年至 1942 年间，他再次担任剑桥大学教授。他出版了许多书，常常是合作出版的：《无穷大的次序》(1910)；与马塞尔·里斯 (Riesz) 合作的《狄利克雷级数的一般理论》(1915)；与李特尔伍德和波利亚 (Polya) 合作的《不等式》(1934)；与爱德华·梅特兰·赖特 (E. M. Wright) 合作的《数论介绍》(1938)；《拉马努金》(1940)；与罗戈辛斯基 (Rogosinski) 合作的《傅里叶级数》(1944) 和 1949 年出版的《发散级数》。1947 年哈代在剑桥去世。

几十年后，人们注意到哈代的基因频率定律也在同年的 1908 年被德国医学博士威廉·温伯格 (Weinberg) 发现。温伯格于 1862 年出生于斯图加特。在获得医学博士之前，他曾在图宾根和慕尼黑学习，之后在柏林、维也纳和法兰克福的医院工作了数年。他于 1889 年在斯图加特定居，担任全科医生和产科医生。尽管工作非常繁忙，

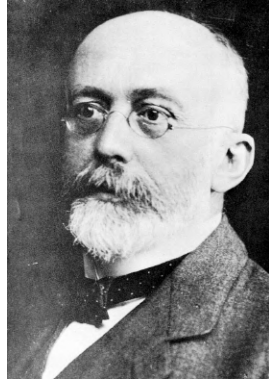


图 11.3:
温伯格 (1862-1937)

他还是抽出时间在德国科学期刊上写了很多文章。1901 年，他从统计学的角度研究了同性双胞胎的频率。他在 1908 年的文章中解释了与哈代发现的相同的定律，该文章发表在当地的科学杂志上，并没有引起人们的注意。但与哈代不同的是，他在接下来的几年里继续进行这项研究，例如发现了对有两个以上等位基因情况的概括。他还为医学统计领域做出了贡献。温伯格于 1937 年去世。在重新发现他 1908 年的文章后，遗传学家将基因型频率的稳定性定律称为“哈代-温伯格定律”。

如今，这一定律经常被这样使用：如果一个罕见的隐性等位基因 a 对存活率或生育率没有影响，并且如果知道基因型 aa 的频率 x^2 ，因为 aa 产生特定的表型，那么我们可以计算 x ，并估计基因型 Aa 的频率为 $2x(1-x) \approx 2x$ 。举个例子，如果 aa 的频率是 $1/20,000$ ，那么我们得到 $x \approx 1/140$ ，所以 $2x \approx 1/70$ 就是基因型 Aa 的频率。隐性等位基因 a ，从表型上看可能非常罕见，但实际上并不稀少。

进一步阅读

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* (1940). archive.org

3. Punnett, R.C.: *Mendelism* (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

罗斯与疟疾 (1911)

1911 年，已经因疟疾的研究而获得 1902 年诺贝尔奖的英国医学博士罗纳德·罗斯研究了一套微分方程系统，模拟了这种疾病的传播。他表明，只有当蚊子的数量超过某个阈值时，疟疾才能持续存在。因此，没有必要杀死所有的蚊子来根除疟疾，只需杀死一定数量的蚊子即可。可马克和麦肯德里克后来也发展了类似的流行病模型。

罗纳德·罗斯 (Ross) 1857 年出生于印度北部，他的父亲是英国军队的一名军官。他在伦敦学习医学，更喜欢写诗和戏剧。在船上当了一年的外科医生后，他于 1881 年进入印度医务部门工作。在印度的医疗工作给了他充足的空闲时间，在此期间，他写了一些文学作品并自学了一部分数学。1888 年休假回到英国后，他获得了公共卫生文凭，并学习了细菌学，这是巴斯德 (Pasteur) 和科赫 (Koch) 几年前创立的一门新学科。回到印度后，罗斯开始研究疟疾。1894 年第二次休假期间，他在伦敦遇到了热带医学专家帕特里克·曼森 (Manson)，曼森在显微镜下向他展示了法国军医阿尔方斯·拉弗朗 (Laveran) 在 1880 年发现的情况：疟疾患者的血液中含有寄生虫。曼森认为这些寄生虫可能来自蚊子，因为他曾在中国发现另一种热带病 (丝虫病) 的寄生虫在这些昆虫身上。他认为人类在饮用被蚊子污染的水时被寄生虫感染。1895 年到 1898 年，罗斯继续他在印度的研究并测试了曼森的想法。1897 年，他在他以前没有研究过的某种蚊子 (按蚊) 的胃中发现了一些与拉弗朗观察到的相似的寄生虫。在疟疾病例罕见的季节，他的上司派他去加尔各答，他决定研究笼中鸟类的疟疾。他在按蚊的唾液腺中发现了寄生虫，并设法通

过让蚊子叮咬实验中健康的鸟类来使之感染：这证明疟疾是通过蚊子叮咬而不是摄入被污染的水来传播的。1899年，罗斯离开印度医疗服务机构，前往一年前成立的利物浦热带医学院任教。1901年他当选为英国皇家学会会员，并因其在疟疾方面的工作于1902年获得诺贝尔生理学或医学奖。他去了非洲、毛里求斯和地中海地区，使抗击蚊子的工作普及化。这种方法在埃及的苏伊士运河沿线、当时正在建设中的巴拿马运河沿线、古巴和马来西亚都很成功，但在其他一些地区则不是特别有效。罗斯于1908年发表了《毛里求斯疟疾预防报告》，并于1910年发表了《疟疾的预防》。



图 12.1:
罗斯 (1857–1932)

尽管罗斯证明了某些蚊子在疟疾传播中的作用，但当他声称只要减少蚊子的数量就可以根除疟疾时，遭到了质疑。1911年出版的《疟疾的预防》一书的第二版中，他试图建立疟疾传播的数学模型以支持自己的说法。他的模型之一是由两个微分方程组成的系统，让我们来介绍一下下面的符号：

- N : 某一地区的总人口数；
- $I(t)$: 在时间 t 感染疟疾的人数；
- n : 蚊子总数 (假定不变)；
- $i(t)$: 感染疟疾的蚊子数量；
- b : 蚊子的叮咬频率；

- p (分别为 p'): 在一次叮咬中, 疟疾从人传给蚊子 (分别由蚊子传给人) 的传播概率;
- a : 人类从疟疾中恢复的速度;
- m : 蚊子死亡率。

在一个小的时间间隔 dt 内, 每只受感染的蚊子叮咬了 $b dt$ 人, 其中相当于 $\frac{N-I}{N}$ 的部分尚未被感染。考虑到传播概率 p' , 有 $b p' i \frac{N-I}{N} dt$ 个新感染的人。在同一时间间隔内, 从疾病中康复的人数为 $a I dt$ 。因此,

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

同样, 每只未感染的蚊子会叮咬 $b dt$ 人, 其中有一部分等于 I/N 的蚊子已经被感染。考虑到传播概率 p , 则有 $b p (n-i) \frac{I}{N} dt$ 个新感染的蚊子。同时, 假设感染不影响死亡率, 则死亡的蚊子数量为 $m i dt$ 。所以

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

由于疟疾在大多数受感染的国家永久存在, 罗斯只考虑了他的两个方程系统的稳定状态: 受感染的人类数量 $I(t)$ 和受感染的蚊子数量 $i(t)$ 随时间保持不变 ($dI/dt = 0$ 和 $di/dt = 0$)。首先, 总有 $I = 0$ 和 $i = 0$ 的稳定状态, 这相当于没有疟疾。其次, 罗斯寻找一个稳定状态, 使 $I > 0$ 和 $i > 0$, 发现

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

将稳态方程除以乘积 $I \times i$, 问题就变成了两个未知数 $1/I$ 和 $1/i$ 的线性方程系统。

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

其解决方案很容易得到。

可以注意到，如果蚊子的数量超过临界阈值， $I > 0$ ， $i > 0$

$$n > n^* = \frac{a m N}{b^2 p p'}$$

在这种情况下，稳定状态对应的是疾病流行的情况，即永久存在。罗斯的结论是，如果蚊子的数量 n 减少到临界值 n^* 以下，那么剩下的唯一稳定状态是 $I = 0$ 和 $i = 0$ ，所以疟疾应该消失。特别是没有必要消灭所有的蚊子来消除疟疾。这正是罗斯想通过他的模型强调的一点。

为了说明他的理论，罗斯为他的模型的参数寻找合理的数值，他假设

- 蚊子的死亡率是这样的：十天后只有三分之一的蚊子还活着；所以 $e^{-10m} = \frac{1}{3}$ ， $m = (\log 3)/10$ 每天；
- 3 个月后仍有一半的人被感染，所以每天 $e^{-90a} = 1/2$ ， $a = (\log 2)/90$ ；
- 每天八只蚊子中就有一只蚊子叮咬，所以每天 $e^{-b} = 1 - 1/8$ ， $b = \log(8/7)$ ；
- 感染的蚊子在感染后的前十天内通常没有传染性，因为寄生虫要经过几个阶段的转化。由于三分之一的蚊子可以存活十天，罗斯假设也有大约三分之一的感染蚊子具有传染性： $p' = 1/3$ 。
- $p = 1/4$ 。

然后，罗斯可以用公式 (12.1) 计算出人类人口中受感染的部分 I/N ，作为蚊子和人类人口之间的比率 n/N 的函数。他在一个表格中展示了他的结果，该表格相当于图12.2。

曲线的形状表明，如果比率 n/N 略高于临界值 n^*/N ，受感染人的比例已经高于 50%。但当比率 n/N 进一步增加时，这个比例并没有太大变化。这就解释了为什么以前从来没有人注意到蚊子的数量和疟疾的存在之间的相关性。然而，罗斯注意到，阈值 n^*/N

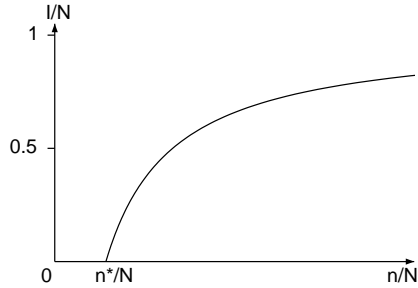


图 12.2: 感染人类的比例 I/N 是蚊子和人类数量之比 n/N 的函数。

的数值对叮咬率 b 的微小变化非常敏感，但这并没有改变图12.2中曲线的整体形状。他的定性解释比定量结果更重要，因为定量结果受制于参数数值的不确定性。

为了解释罗斯¹发现的临界值 n^* ，考虑在一个没有疟疾的人类和蚊子群体中引入一个受感染的人。这个人平均在等于 $1/a$ 的时间内保持感染状态。他在单位时间内被叮咬了 bn/N 次，所以在被感染期间平均被叮咬了 $bn/(aN)$ 次，所以他平均感染了 $bpn/(aN)$ 只蚊子。每只受感染的蚊子平均生活在等于 $1/m$ 的时间内，叮咬 b/m 人，并感染 bp'/m 人。总的来说，从第一个被感染的人传染给蚊子以及从这些蚊子传染给其他人之后，新感染人的平均数量是前面两个结果的乘积，即：

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

这个 \mathcal{R}_0 是由于一个原发性人类病例而产生的继发性人类病例的数量。因此，在时间上连续发生的感染过程也可以通过连续几代来考虑。只有当 $\mathcal{R}_0 > 1$ 时，疟疾才能“入侵”人群，这个条件恰恰相当于 $n > n^*$ 。

最后，罗斯论证了数学模型在流行病学中更普遍的应用

“事实上，所有的流行病学都与疾病在不同时间或不同地

¹这种解释在罗斯工作后很久才被强调。

点的变化有关，如果要从科学的角度来考虑，就必须用数学的方法来考虑，无论涉及多少变量。说一种疾病取决于某些因素并不能说明什么，除非我们能够估计出每个因素对整个结果的影响程度。而数学的治疗方法实际上不过是将仔细的推理应用于有争议的问题上。”

罗斯于 1911 年被授予骑士称号。他搬到伦敦，在第一次世界大战期间成为英国军队的顾问。1923 年，他出版了自传《回忆录》，其中全面描述了伟大的疟疾问题及其解决方案。1926 年罗斯热带病研究所成立（现为伦敦卫生和热带医学学院的一部分），他成为该研究所的所长。罗斯于 1932 年在伦敦去世。

进一步阅读

1. G.H.F.N.: Sir Ronald Ross, 1857-1932. *Obit. Not. Fellows Roy. Soc.* 1, 108-115 (1933)
2. Ross, R.: *The Prevention of Malaria*, 2nd edn. John Murray, London (1911) archive.org
3. Ross, R.: *Memoirs with a Full Account of the Great Malaria Problem and its Solution*. John Murray, London (1923) archive.org
4. Rowland, J.: *The Mosquito Man, The Story of Sir Ronald Ross*. Roy Publishers, New York (1958)

洛特卡、沃尔泰拉和捕食者-猎物系统 (1920–1926)

1920年，阿尔弗雷德·洛特卡研究了一个捕食者-猎物模型，并表明种群可以永久地振荡下去。他在1925年出版的《物理生物学要素》一书中发展了这项研究。1926年，意大利数学家维多·沃尔泰拉碰巧对同一模型感兴趣，以回答生物学家翁贝托·安科纳提出的一个问题：为什么在第一次世界大战期间，渔民在亚得里亚海捕到的掠食性鱼类较多，而当时的捕捞量却很少？

1920年，洛特卡发表了一篇文章，题为《关于有机系统中某些节律性的重复变化的分析说明》。多年来他一直对一些化学反应感兴趣，这些反应在实验室的实验中表现出奇怪的短暂振荡。这篇文章的目的是要表明，两个生物物种的系统甚至可以永久地振荡。他所考虑的例子是一个以植物为食的草食性动物种群，与化学动力学中使用的方程相类比。设 $x(t)$ 为植物的总质量， $y(t)$ 为草食动物在时间 t 的总质量。洛特卡使用下列微分方程系统作为模型

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

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

其中参数 a 、 b 、 c 和 d 均为正数。参数 a 是没有草食动物时植物的增长率，而 c 是没有植物时草食动物的数量减少率。 $-bxy$ 和 dxy 表示动物和植物越多，从植物向动物转移的质量就越高（转移包括一些质量损失，所以 $d \leq b$ ）。设 $dx/dt = 0$ 和 $dy/dt = 0$ ，洛特卡注意到有两种稳定状态。

- $(x = 0, y = 0)$, 草食动物的数量已经灭绝, 不再有植物。
- $(x = c/d, y = a/b)$, 草食动物和植物共存。

他在还没有证明的情况下写道, 如果在时间 $t = 0$ 时, $(x(0), y(0))$ 不是这两种稳态之一, 那么函数 $x(t)$ 和 $y(t)$ 就会周期性地振荡: 在所有 $t > 0$ 的情况下, 有一个数 $T > 0$, 使 $x(t + T) = x(t)$ 和 $y(t + T) = y(t)$ (图13.1)¹。例如, 如果植物非常丰富, 那么草食动物的数量会增加, 导致植物的总质量减少。当这个质量不足以养活草食动物时, 一些动物会因饥饿而死亡, 植物的总质量会再次开始增长, 直到达到与初始值相等的水平。这种现象将不断重复。

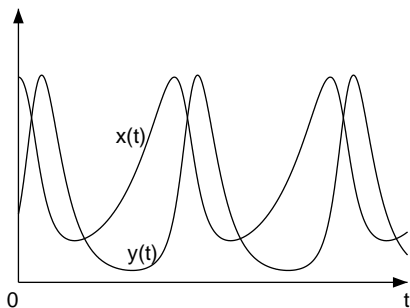


图 13.1: 植物总质量 $x(t)$ 和草食动物总质量 $y(t)$ 随时间的摆动。

洛特卡在 1920 年发表的第二篇题为《从质量作用定律得出的无阻尼振荡》的文章中进一步研究了 this 模型。他解释了为什么系统能以周期性的方式振荡, 是因为点 $(x(t), y(t))$ 必须保持在平面内的封闭轨迹上, x 在横轴上, y 在纵轴上, 更准确地说是在 $x \geq 0$ 和 $y \geq 0$ 的象限内 (图13.2)。

事实上, 将方程 (13.1) 除以方程 (13.2), 经过重新排序后, 我

¹期限 T 取决于初始条件, 但洛特卡在 1925 年才意识到这个事实。

们得到

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

整合后可获得

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

其中 K 是一个常数, 只取决于初始条件。因此, 点 $(x(t), y(t))$ 停留在曲线 $dx - c \log x = a \log y - by + K$ 上, 这条曲线恰好是一条封闭的曲线 (图13.2)。

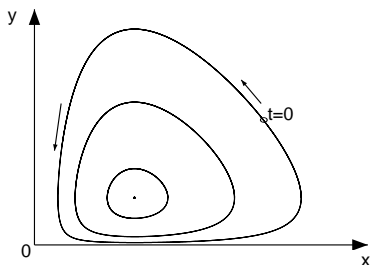


图 13.2: 图中横轴为植物的总质量 $x(t)$, 纵轴为草食动物的总质量 $y(t)$ 。围绕稳定状态的两条封闭曲线对应不同的初始条件。

$(x(t), y(t))$ 的轨迹绕着稳态 $(c/d, a/b)$ 逆时针旋转, 通过研究 dx/dt 和 dy/dt 的符号可以很容易看出。在接近稳态时, 系统表现出小的振荡, 其周期等于 $2\pi/\sqrt{ac}$ 。

事实上, 设

$$x = \frac{c}{d} + x^*, \quad y = \frac{a}{b} + y^*,$$

其中 $|x^*| \ll \frac{c}{d}$, $|y^*| \ll \frac{a}{b}$ 。那么

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

由这两个方程，我们得到

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

这些方程与物理学中简单的钟摆振荡是一样的，周期为 $\frac{2\pi}{\sqrt{ac}}$ 。

雷蒙德·珀尔 (Pearl) 将洛特卡 1920 年的第一篇文章传送给“美国国家科学院院刊”，并帮助他从约翰·霍普金斯大学获得了两年的奖学金，写了一本名为《生物物理学要素》一书。该书于 1925 年出版，在总结 1920 年的工作部分还提到两个物种的系统，一个宿主和一个寄生虫物种或一个猎物与一个捕食者物种，可以用同一个模型 (13.1)–(13.2) 来描述。遗憾的是，洛特卡的书在出版时并没有引起人们注意。然而著名数学家沃尔泰拉在研究一个渔业问题时，很快独立地重新发现了同一个模型。

维多·沃尔泰拉 (Volterra) 于 1860 年出生于安科纳的犹太人聚居区，在意大利统一前不久，当时该城市仍属于教皇国。他是一名独生子女，父亲是一位布商，在维多两岁时去世，没有给家里留下钱。沃尔泰拉在中学时是个好学生，尽管贫穷他还是设法继续学习，先是在佛罗伦萨大学，后来又在比萨高等师范学院学习。1882 年，他获得物理学博士学位，并在第二年成为比萨大学的力学教授。他于 1892 年加入都灵大学，1900 年转任罗马大学的数学物理学教授，1905 年成为参议员。他在罗马或外国大学所做的许多讲座都以书的形式出版，《关于数学物理学最新进展的三堂课》(克拉克大学，1909 年)；《积分和微分方程课程》(罗马，1910 年)；《线函数课程》(巴黎，1912 年) 和《可互换函数理论》(普林斯顿，1912 年)。第一次世界大战期间，他在意大利军队担任军官，领导战争发明局。战后他积极参加了意大利数学联盟 (1922 年) 和意大利国家研究委员会 (1923 年) 的成立，成为后者的第一任主席。他还成为国际地中海科学研究委员会主席 (1923 年) 和“意大利猗猗之眼国家科学院”主席 (1924 年)。他与约瑟夫·佩雷斯 (Pérès) 合作撰写的另一本

专著《关于组合函数和可置换函数的课程》于 1924 年出版。



图 13.3: 沃尔泰拉 (1860–1940) 1900 年获剑桥大学荣誉博士学位。

1925 年, 65 岁的沃尔泰拉对动物学家翁贝托·德安科纳(d’Ancona, 后来成为他的女婿) 的一项研究产生了兴趣, 该研究是关于 1905–1923 年期间亚得里亚海三个港口 (的里雅斯特、菲乌姆² 和威尼斯) 渔业中软骨鱼类 (如鲨鱼和鳐鱼) 的上岸比例。安科纳注意到, 这些鱼的比例在第一次世界大战期间有所增加, 而当时的捕捞量已经有所减少 (表13.1)。

软骨鱼是小鱼的捕食者, 捕鱼量的减少似乎有利于捕食者物种。沃尔泰拉不知道洛特卡的工作, 他用同样的模型来解释这一观察结果。

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

其中 $x(t)$ 代表猎物的数量, $y(t)$ 代表捕食者的数量。他和洛特卡同样注意到, 这个系统可以以周期性的方式振荡, 周期 T 取决于初始条件 (x_0, y_0) 。他还注意到

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

对一个周期 T 进行积分 (使 $x(0) = x(T)$ 和 $y(0) = y(T)$), 他得到

² 现在克罗地亚的里耶卡。

表 13.1: 第一次世界大战之前、期间和之后, 的里雅斯特、菲乌姆和威尼斯渔业中软骨鱼的百分比。

年	1910	1911	1912	1913	1914	1915	1916
的里雅斯特	5.7	8.8	9.5	15.7	14.6	7.6	16.2
菲乌姆	-	-	-	-	11.9	21.4	22.1
威尼斯	21.8	-	-	-	-	-	-

年	1917	1918	1919	1920	1921	1922	1923
的里雅斯特	15.4	-	19.9	15.8	13.3	10.7	10.2
菲乌姆	21.2	36.4	27.3	16.0	15.9	14.8	10.7
威尼斯	-	-	30.9	25.3	25.9	25.8	26.6

了

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

因此, 一个时期内猎物数量和捕食者数量的平均值与初始条件无关。此外, 如果捕鱼量减少, 猎物的增长率 a 增加, 而捕食者的灭绝率 c 减少。因此, $x(t)$ 的平均值减少, $y(t)$ 的平均值增加: 捕食者的比例增加。这正是在亚得里亚海的渔业统计数据中观察到的情况。

沃尔泰拉于 1926 年首次用意大利文发表了他的文章。几个月后, 英文摘要出现在《Nature》上。洛特卡向沃尔泰拉和其他科学家通报了他对捕食者-猎物系统研究的优先性, 但他 1920 年的文章和 1925 年的书并不总是被提及。洛特卡当时已经在一家保险公司工作, 他的工作重点是人类人口统计学。沃尔泰拉继续研究捕食者-猎物系统的变种长达十年。1928-1929 年, 他在巴黎新成立的亨利·波卡尔研究所 (Poincaré) 举行了一系列讲座, 这些讲座的笔记于 1931 年出版, 标题为《关于生存竞争的数学理论课程》。1935 年沃尔泰拉与安科纳合作出版了另一本书《从数学角度看生物关联》。

虽然捕食者-猎物模型似乎能正确解释渔业数据, 但有关生态学

中简化模型的现实性的争论才刚刚开始,至今仍在科学界有所争议。现在捕食者-猎物模型也被称为洛特卡—沃尔泰拉模型,是生态学中最常引用的模型之一。

1931年,沃尔泰拉因拒绝效忠于墨索里尼而失去了罗马大学的教授职位,并被排除在意大利科学院之外,而当时他是科学院最有名的成员之一。那之后他主要在意大利之外的欧洲旅行并发表演讲。他与佩雷斯一起出版了《函数通论》的第一卷(1936年),与赫斯汀斯基(Hostinský)合著了《无穷小线性运算》一书(1938年)。1940年沃尔泰拉于罗马去世。

进一步阅读

1. Goodstein, J.R.: *The Volterra Chronicles*. American Mathematical Society (2007)
2. Guerraggio, A., Nastasi, P.: *Italian Mathematics between the Two World Wars*. Birkhäuser (2005)
3. Israel, G., Gasca, A.M.: *The Biology of Numbers*. Birkhäuser (2002)
4. Kingsland, S.E.: *Modeling Nature*, University of Chicago (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* (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 (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 (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)

费舍尔和自然选择 (1922)

1922年，英国数学生物学家罗纳德·费舍尔发表了一篇关于种群遗传学的非常有影响力的文章。本章只考虑文章中的一个部分，该部分着重于包括自然选择在内的哈代-温伯格模型的一个变体。费舍尔表明，如果杂合子受到青睐，那么两个等位基因可以共存。如果两个纯合子中的一个被偏爱，那么另一个等位基因就会消失。根本问题是解释为什么有些基因可以有几个等位基因。

罗纳德·艾尔默·费舍尔 (Fisher) 1890年出生于伦敦，是六个孩子中最小的一个。他的父亲是一位拍卖师，后来宣布破产。1909年至1913年，费舍尔在剑桥大学冈维尔和凯斯学院学习数学和物理学。当时遗传学发展很快。1911年起，费舍尔参加了由高尔顿发起的优生学协会会议。他开始关注与高尔顿和孟德尔工作有关的统计问题。大学毕业后，他在加拿大的一个农场工作了一个夏天，然后在伦敦市的商业和综合投资公司工作。由于他的极度近视，第一次世界大战没能如愿参加。那些年，他一直在中学任教，闲暇时间打理农场并继续从事研究工作。他获得了将相关系数与孟德尔遗传学联系起来的重要新成果。1919年，他开始在专注于农业的罗瑟姆斯特德实验站担任统计员。

1922年，费舍尔发表了一篇题为《关于优势比率》的文章。比起其它几个重要的新观点，这篇文章考虑了一个数学模型，将孟德尔定律和达尔文的进化论所强调的自然选择思想相结合。费舍尔考虑了与哈雷相同的情况，有两个等位基因 A 和 a ，并采用随机交配的方式。他假设基因型为 AA 、 Aa 和 aa 的个体在成年前的死亡率不

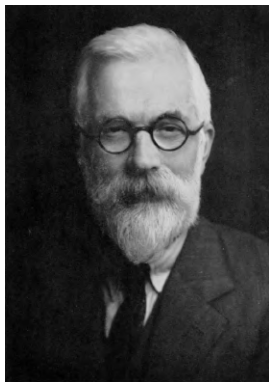


图 14.1:
费舍尔 (1890–1962)

同,从而模仿自然选择。设 p_n 、 $2q_n$ 和 r_n 为第 n 代成年个体中三种基因型的频率,则第 $n+1$ 代中分别有 $(p_n+q_n)^2$ 、 $2(p_n+q_n)(q_n+r_n)$ 和 $(q_n+r_n)^2$ 个新生儿具有这些基因型。设 u 、 v 和 w 分别为从出生到成年的生存概率,那么在第 $n+1$ 代的成年个体中,基因型的频率分别为 p_{n+1} 、 $2q_{n+1}$ 和 r_{n+1} ,其结果是

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

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

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

为方便起见,令

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

因为 $p_n + 2q_n + r_n = 1$, 我们看到当 $u = v = w$ 时(即没有自然选择时),系统(14.1)-(14.3)还原为哈雷所认为的系统(11.1)-(11.3)。

设 $x_n = p_n + q_n$ 为第 n 代成年个体中等位基因 A 的频率,那么 $q_n + r_n = 1 - x_n$ 为等位基因 a 的频率。再加上(14.1)和(14.2),我们可以得到

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

这个方程可以改写成以下形式

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

至少有两种稳定状态，其中频率 x_n 在历代中保持不变： $x = 0$ (种群完全由同型 aa 组成) 和 $x = 1$ (种群完全由同型 AA 组成)。

利用方程 (14.4)，我们可以证明，如果同种型 AA 比其他两种基因型 ($u > v$ 和 $u > w$) 有更好的存活机会，那么等位基因 a 将逐渐从种群中消失。如果我们知道两种等位基因共存，这种情况在自然界应该不是很常见。但是，如果杂合的 Aa 比同源的 AA 和 aa 具有选择优势 ($v > u$ 和 $v > w$)，那么这三种基因型可以在种群中共存。这是最常见的情况，它可以解释育种者对杂交种“活力”的观察。

事实上，当 $u > v$ 时，稳态 $x = 1$ 是稳定的。因为当 x_n 接近 1 时， $x_{n+1} - x_n \approx (1 - x_n)(u - v)/u$ ，人口趋向于这个稳态。当 $u < v$ 时，稳态 $x = 1$ 是不稳定的，在这种情况下，存在第三个稳态

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

其中 $0 < x^* < 1$ 。另外我们可以检查这个稳态是稳定的，稳态 x^* 对应的是三种基因型之间的混合。

因此，把孟德尔定律和自然选择的假说（这里指三种基因型的不同存活概率）简单地结合起来，我们就可以解释基因型共存或消失的两种情况。在费舍尔之后，这个模型也被霍尔丹 (Haldane, 见第十七章) 和苏厄尔·赖特 (S. Wright, 见第十九章) 所发展。

为迎接第二十章，需注意，如果 A 是完全显性的，而同源的 aa 与其他两种基因型相比处于劣势，数字 $u : v : w$ 的比例为 $1 : 1 :$

$1 - \varepsilon$ ，那么方程 (14.4) 就变成了

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

其中 $\varepsilon \ll 1$ 。如果杂合子 Aa 的存活率位于两个同源子存活率的中间，那么 $u : v : w$ 的数字比例为 $1 : 1 - \varepsilon/2 : 1 - \varepsilon$ ，并且

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

其中 $\varepsilon \ll 1$ 。

在罗瑟姆斯特德、费舍尔分析了有关作物产量和气象学的长期数据后，他在统计方法上也做出了巨大贡献。1925年，他出版了一本名为《研究工作者的统计方法》一书，该书非常成功，多次重印。1929年，他当选英国皇家学会的会员。1930年费舍尔出版了《自然选择的遗传理论》一书，这是人口遗传学史上的一个重要里程碑。1933年他成为伦敦大学学院的优生学教授，接替卡尔·皮尔逊在高尔顿实验室的工作。1943年，他调任剑桥大学担任遗传学教授，这次是接替庞尼特（见第十一章）。他还出版了几本书：《实验设计》（1935年）、《近亲繁殖理论》（1949年）和《统计方法与科学推断》（1956年）。1952年费舍尔被授予骑士称号，1959年退休后定居澳大利亚，1962年在阿德莱德去世。我们将在第二十章讲述他的另一部分工作内容。

进一步阅读

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

尤尔和进化 (1924)

1924 年，英国统计学家尤尔研究了一个进化模型，即种可以通过小突变产生新种，属可以通过大突变产生新属。他的目的是解释属内物种数量的分布，大多数属只含一个种，少数属含大量的种。尤尔在他的模型中引入的随机“出生过程”至今仍是研究系统发育树和其他许多领域的基本工具。

乔治·乌德尼·尤尔 (Yule) 1871 年出生于苏格兰，他的父亲曾在英国驻印度的行政部门担任高级职务。16 岁时，尤尔开始在伦敦大学学院学习，成为一名工程师。1892 年，他改变方向，在物理学家海因里希·赫兹 (Hertz) 的指导下，在波恩做了一年研究，几年前赫兹就证明了电磁波的存在。尤尔回到英国时，卡尔·皮尔逊 (Pearson) 给他提供了一个大学学院应用数学助教的职位。尤尔追随皮尔逊，开始专注于统计学的研究。1911 年，他发表了《统计学理论导论》，该书重复出版了 14 次。第二年他转到剑桥大学，研究工作涉及统计学理论，也涉及农业和流行病学的应用。1922 年，他成为英国皇家学会的研究员。

1924 年，尤尔发表了一篇题为《基于威利斯博士结论的进化数学理论》的文章。威利斯 (Willis) 是英国皇家学会的同事，他曾在 1922 年出版了题为《年龄和面积，物种的地理分布和起源研究》一书。他曾研究过动植物分类中不同属之间的物种分布。他整理的的数据表明，大多数属只包含一个种，越来越少的属包含较多的种，仍有少数属包含大量的种。表 15.1 显示了有关蛇类、蜥蜴类和两个甲虫科 (蛹虫科和角马科) 的数据。当时已知的 1580 种蜥蜴被分为 259 个属，105 个属只含 1 个种，44 个属含 2 个种，23 个属含 3 个

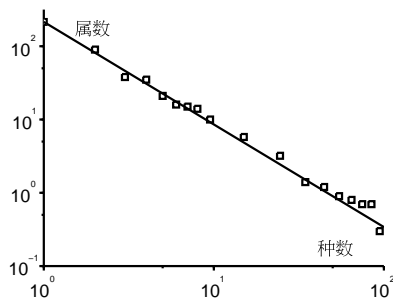


图 15.1:
尤尔 (1871–1951)

种等，只有 2 个属含百个种以上。对于其他动植物科来说，按所含种数分布的属的形态非常相似。

尤尔建议威利斯试着把他的数据用对数标尺绘制成图，这得到一个惊人的结果（图15.2）：含有 n 个种的属的数量 Q_n 的对数随着 $\log(n)$ 或多或少地线性递减。换句话说，有常数 $\alpha > 0$ 和 $\beta > 0$ ，使得 $Q_n \approx \alpha n^{-\beta}$ ：分布遵循“幂律”。在 1924 年的文章中，尤尔寻找一个可以解释这种统计分布的进化数学模型。

图 15.2: 属的数量与其所含物种数量的函数关系，采用十进制对数标示蝇虫科的数据。为了平滑 n (物种数) 较大时的波动，对 n 值范围的属数进行统计，如表15.1。因此，单个值 n 的平均属数可以小于 1。



为此¹，他首先设想了一个连续时间的随机模型，用于计算一个

¹ 麦肯德里克（见第十六章）在 1914 年发表的一篇论文中已经开始研究这种种群动力学模型。

表 15.1: 数据由威利斯整理。

	物种的数量		属的数量		
	昆虫科	角马科	蛇类	蜥蜴类	
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	
总	627	1024	293	259	

属内物种数量的增长 (图15.3)。从时间 $t = 0$ 时只有一个物种开始, 假设一个物种在“小”时间间隔 dt (进化的时间尺度) 内通过突变产生一个同属新物种的概率等于 $r dt$, 且 $r > 0$ 。

设 $p_n(t)$ 为时间 t 有 n 个物种的概率 (n 为整数, t 是实数)。为了计算 $p_n(t + dt)$, 尤尔考虑了几种情况:

- 如果在时间 t 时有 $n - 1$ 个物种, 则每个物种在 t 和 $t + dt$ 之间产生一个新物种的概率为 $r dt$; 在极限 $dt \rightarrow 0$ 时, 时间

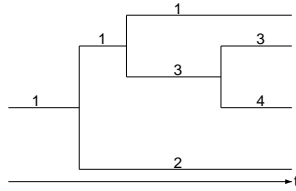


图 15.3: 模拟一个属内物种数量的进化。物种 1 产生物种 2 和 3。物种 3 产生物种 4。

$t + dt$ 将有 n 个物种的概率为 $(n - 1) r dt$;

- 如果在时间 t 时有 n 个物种, 那么时间 $t + dt$ 将有 $n + 1$ 个物种的概率为 $n r dt$ 。

因此 $p_n(t)$ 由以下微分方程组给出

$$\frac{dp_1}{dt} = -r p_1, \quad \frac{dp_n}{dt} = (n - 1) r p_{n-1} - n r p_n \quad (15.1)$$

其中所有 $n \geq 2$ 。由第一个方程得到 $p_1(t) = e^{-rt}$, 其中 $p_1(0) = 1$ 。可以证明, 满足初始条件 $p_n(0) = 0$ 的第二个方程解为

$$p_n(t) = e^{-rt} (1 - e^{-rt})^{n-1} \quad (15.2)$$

其中所有 $n \geq 2$ (图15.4)。所以在某个固定的时间 t , 概率 $(p_n(t))_{n \geq 1}$ 的分布是几何级的, 两个连续项之间的比值等于 $1 - e^{-rt}$ 。

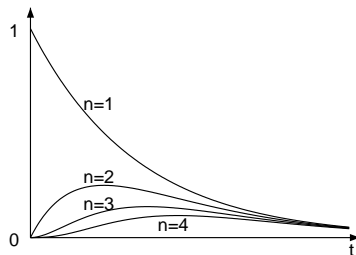


图 15.4: 在 $1 \leq n \leq 4$ 的情况下, 在时间 t 内同一属内有 n 个物种的概率 $p_n(t)$ 。

事实上, 我们首先注意到, 方程 (15.1) 等于

$$\frac{d}{dt} [p_n e^{nr t}] = (n-1) r p_{n-1} e^{nr t}, \quad (15.3)$$

由此我们可以先后计算出 $p_2(t)$, $p_3(t)$ 我们得到 $p_2(t) = e^{-rt} (1 - e^{-rt})$, 则 $p_3(t) = e^{-rt} (1 - e^{-rt})^2$, 这说明公式 (15.2) 可能是一般解。最后我们检查一下, 这个公式确实是方程 (15.3) 的解。

尤尔从公式 (15.2) 中推导出, 随着时间的推移, 预期的物种数量呈指数级增长

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

事实上, 我们首先注意到, 对于 $|x| < 1$

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

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

特别是, 如果 T 是由 $e^{rT} = 2$ 定义的加倍时间, 那么在时间 $t = T$ 时物种数量的概率分布 $(p_n(t))_{n \geq 1}$ 的比值为 $1/2$ 的几何分布 $\frac{1}{2}, \frac{1}{4}, \frac{1}{8}, \frac{1}{16} \dots$ 在时间 $t = kT$ 时, 它是一个比值为 $1 - 1/2^k$ 的几何分布, 且 $p_1(kT) = 1/2^k$ 。

在属于同一属的物种数量增长的同时, 尤尔还考虑了一个由较大突变导致新属产生的类似过程。设 $s dt$ 为一个现有属在一个小的时间间隔 dt 内产生一个新属的概率。如前所述, 假设在时间 $t = 0$ 时只有一个属, 则在时间 t 的预期属数为 e^{st} 。在时间 t 的单位时

间内产生的平均属数为导数 se^{st} 。在 $t \rightarrow +\infty$ 的限制下²，时间 t 存在于 x 和 $x + dx$ 单位时间内的属的平均数就是 $se^{s(t-x)} dx$ 。一个随机选择的属在时间 t 存在于 x 和 $x + dx$ 单位时间内的概率是 $se^{-sx} dx$ 。

如果一个在时间 t 随机选择的属在 x 和 $x + dx$ 单位时间内存在过，那么根据公式 (15.2)，这个属包含 n 个物种的概率等于 $e^{-rx}(1 - e^{-rx})^{n-1}$ ，其中所有 $n \geq 1$ 。因此，在时间 t 随机选择的一个属包含 n 个物种的概率 q_n 为

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

设 $u = r/s$ 。简单计算可知， $q_1 = 1/(1 + u)$ ，且

$$q_n = \frac{1}{1+u} \frac{u}{1+2u} \frac{2u}{1+3u} \dots \frac{(n-1)u}{1+nu} \quad (15.4)$$

其中所有 $n \geq 2$ 。

事实上，我们有

$$(1 - e^{-rx})^{n-1} = (1 - e^{-rx})^{n-2} (1 - e^{-rx}).$$

所以

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

分部积分，我们得到

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

公式 (15.4) 表明，概率序列 $(q_n)_{n \geq 1}$ 是递减的。所以在 $n = 1$ 时达到最大值：大多数属只包含一个种，这正是数据所显示的。此

² 尤尔还考虑了这种情况：与 e^{st} 的翻倍时间相比， t 不能被假设得特别大，因为计算有点复杂，而最后的结果却没有太大区别。

外, 当 n 趋向于无穷大时, q_n 向 0 的下降是相对缓慢的, 因为 $q_n/q_{n-1} \rightarrow 1$ 。这可能解释了为什么有些属包含了大量的物种。更准确地说, 尤尔证明了 $\log q_n$ 随着 $\log(n)$ 的增加而线性下降。

介绍欧拉的伽马 (Gamma) 函数:

$$\Gamma(z) = \int_0^{+\infty} t^{z-1} e^{-t} dt.$$

于是当 n 为整数时

$$\Gamma(n+1) = n! = n \times (n-1) \times \cdots \times 2 \times 1,$$

且 $\Gamma(z+1) = z\Gamma(z)$, 因此公式 (15.4) 的形式为

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

另外斯特林 (Stirling) 之近似值给出:

$$\log \Gamma(n) \approx n \log n - n - \frac{1}{2} \log n + C,$$

C 是常量。同样地:

$$\log \Gamma\left(n + 1 + \frac{1}{u}\right) \approx n \log n - n + \left(\frac{1}{u} + \frac{1}{2}\right) \log n + C.$$

最后

$$\log q_n \approx -\left(1 + \frac{1}{u}\right) \log n + C'.$$

例如考虑蜥蜴的情况, 参数 u 可以通过只包含一个种的属的比例 $q_1 = 1/(1+u)$ 来估计。根据表15.1我们有 $q_1 = 105/259$, 所以 $u \approx 1.467$ 。然后可以计算出理论概率 q_n 和含有 n 个种的属的预期数量 Q_n 。方法是将 q_n 与总种数相乘, 即 259 种 (表15.2)。尤尔注意到, 鉴于模型的简单性, 观察和计算之间的一致性相对较好, 但

模型没有考虑物种在数百万年的进化中所经历的大灾难³。

表 15.2: 蜥蜴数据与理论比较 (259 属, 1580 种);

每个属的物种数量	观察到的属的数量	计算出的属的数量
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
总	259	259

1931 年后, 尤尔逐渐从剑桥大学退休, 并开始对以句子长度的统计分布来确定书籍作者的工作感兴趣。他特别将其应用于约翰·格朗特出版的书, 可能是受到威廉·佩蒂的启发 (见第二章)。1944 年他出版了《文学词汇的统计研究》一书。尤尔于 1951 年去世。

如今, 尤尔的模型仍被用来分析“系统发育树”(物种的系谱树)。由于分子生物学的新数据, 这些类似于图15.3中的系统发育树已为人们所熟知。但是, 由方程 (15.1) 定义的随机过程的应用并不

³对于含有 100 个物种以上的属的数量, 尤尔通过考虑 t 与函数 e^{st} 的倍增时间相比不大, 得到了比表15.2更好的拟合度。

限于进化理论。这个过程是种群动力学中许多模型的组成部分，从微观层面（例如模拟细菌的繁殖）到宏观层面（模拟流行病的开始）。它被称为“纯生过程”或“尤尔过程”。一个简单的变体包括在任何小的时间间隔 dt 内死亡的概率 $m dt$ ：那么这个“出生和死亡过程”在时间 t 的预期种群数量为 $e^{(r-m)t}$ 。至于概率分布 (15.4)，它有时被称为尤尔分布。带有尾部满足幂律的分布在科学的各个领域都引起了广泛的关注。具有幂律程度分布的随机网络中的流行病研究只是其中一个例子。

进一步阅读

1. Aldous, D.J.: Stochastic models and descriptive statistics for phylogenetic trees, from Yule to today. *Stat. Sci.* 16, 23–34 (2001) 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
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

麦肯德里克和可马克关于流行病模型的研究 (1926–1927)

1926 年麦肯德里克研究了一个随机流行病模型，并找到了一种计算流行病达到一定最终规模的概率方法。他还发现了在连续时间框架下管理年龄结构人口的偏微分方程。1927 年，可马克和麦肯德里克研究了一个确定性流行病模型，得到了最终流行病规模的方程，该方程强调了人口密度的某个阈值。传染病的大流行可以发生在这个阈值之上，但不能低于这个阈值。这些工作在当代流行病学中仍被大量使用。

安德森·格雷·麦肯德里克 (McKendrick) 1876 年出生于爱丁堡，是五个孩子中的最小一个。他在格拉斯哥大学学习医学，父亲是生理学教授。1900 年，他加入了印度医疗队。在去印度之前，他陪同罗纳德·罗斯在塞拉利昂执行防治疟疾的任务，随后在苏丹的军队中服役了 18 个月。到达印度后，他被任命为孟加拉一所监狱的医生，在那里他尝试控制痢疾。1905 年加入了在卡索里（印度北部）新成立的中央医学研究所，在研究狂犬病的同时也学习数学。1920 年他被一种热带疾病感染，回到爱丁堡，后来成为皇家医学院实验室的主管。

1926 年，麦肯德里克发表了一篇关于《数学在医学问题上的应用》的文章，其中包含了一些新的想法。他特别介绍了一个流行病的连续时间数学模型，其中考虑到了感染和恢复的随机性。

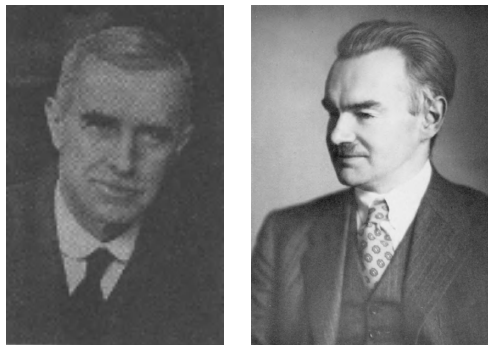


图 16.1: 麦肯德里克 (1876–1943) 和可马克 (1898–1970)

设定一个规模为 N 的人口, 最初只有一个感染者。人们可以依次经历三种状态 (图16.2): 易感染状态 S 、感染状态 I 和恢复状态 R ¹。

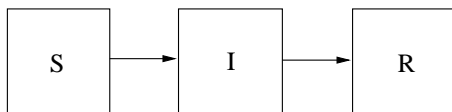


图 16.2: 可能的状态: 易感者 (S)、感染者 (I)、恢复者 (R)。

令 $p_{i,r}(t)$ 为人口在时间 t 时正好有 i 人处于 I 状态和 r 人处于 R 状态的概率, 其中 i 和 r 是整数, $1 \leq i + r \leq N$ 。在这种情况下, 人口处于状态 (i, r) 。易感人群的数量为 $s = N - i - r$ 。根据罗斯关于疟疾的工作 (见第十二章), 麦肯德里克假设, 在一个小的时间间隔 dt 内, 发生一次新的感染的概率等于 $asidt$ (即与易感人群的数量和感染者的数量成正比), 一次新的康复概率等于 $biddt$, a 和 b 都是正数。为了计算 $p_{i,r}(t + dt)$, 需要区分几种情况。

- 人口在时间 t 时处于 $(i - 1, r)$ 状态, 在 t 和 $t + dt$ 之间, 一个

¹伯努利的模型 (见第四章) 包括状态 S 和 R , 但不包括 I , 感染持续时间远短于平均预期寿命。

新的感染将人口移至 (i, r) 状态; 该事件的概率为 $a s (i-1) dt$,
 $s = N - (i-1) - r$;

- 人口在时间 t 时处于 (i, r) 状态, 在 t 和 $t + dt$ 之间, 一个新的感染将人口转移到 $(i + 1, r)$ 状态; 该事件的概率为 $a s dt$,
 $s = N - i - r$ 。
- 人口在时间 t 时处于 $(i + 1, r - 1)$ 状态, 一次新的恢复使人口在 t 和 $t + dt$ 之间进入 (i, r) 状态; 该事件的概率为 $b(i + 1) dt$;
- 人口在时间 t 时处于 (i, r) 状态, 一次新的恢复使人口在 t 和 $t + dt$ 之间进入 $(i - 1, r + 1)$ 状态; 该事件的概率为 $b i dt$ 。

因此, 麦肯德里克得到的方程为

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

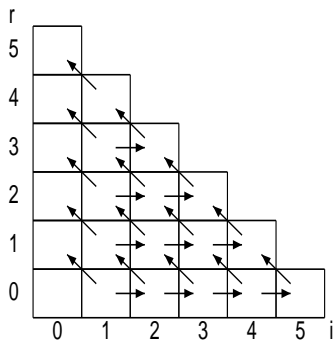
其中 $1 \leq i + r \leq N$ 。当 $i = 0$ 时, 右端的第一项缺失, 而当 $r = 0$ 时, 第三项缺失。除了 $p_{1,0}(0) = 1$ 之外, 所有 (i, r) 的初始条件为 $p_{i,r}(0) = 0$ 。

通过这个模型, 麦肯德里克设法计算出当 n 个人被感染时, 疫情结束的概率, 也就是当 $t \rightarrow +\infty$ 时, $p_{0,n}(t)$ 的极限。事实上, 没有必要求解系统 (16.1)。只需注意到, 只要有 i 感染者和 r 康复者, 在一个小的时间间隔 dt 内, 新的感染者的概率是 $a(N - i - r) i dt$, 而新的康复者的概率是 $b i dt$ 。所以, 从状态 (i, r) 到状态 $(i + 1, r)$ 或状态 $(i - 1, r + 1)$ 的过渡概率 (正如“马尔科夫链”理论中所说的) 分别为:

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

其中所有 $i \geq 1$ (图16.3)。

图 16.3: 显示了 $N = 5$ 时种群可能的状态 (i 在横轴上, r 在纵轴上) 以及由于感染 (水平箭头) 或恢复 (其他箭头) 可能的转变。



设 $q_{i,r}$ 为流行期间人口经过状态 (i, r) 的概率。因为当 $t = 0$ 时, $(i, r) = (1, 0)$, 所以我们有 $q_{1,0} = 1$ 。其他状态则是在感染后或恢复后达到的

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

当 $i = 0$ 或 $i = 1$ 时, 右边的第一项缺失。当 $r = 0$ 时, 第二项缺失。根据这个公式, 我们可以先计算出 $(q_{i,0})_{2 \leq i \leq N}$, 然后计算出 $(q_{i,1})_{0 \leq i \leq N-1}$, 再计算出 $(q_{i,2})_{0 \leq i \leq N-2}$ 等等。疫情最终感染 n 人的概率为 $q_{0,n}$ 。1926 年这样的计算是相当繁琐的, 所以麦肯德里克把自己的计算局限在人口数量非常小的例子上, 例如一个家庭: 在 $N = 5$ 人, $b/a = 2$ 的情况下, 他得到了表 16.1。最大的概率对应的是家庭中只有一个人被感染的情况和整个家庭被感染的情况。

表 16.1: 当 $b/a = 2$ 时, 一个五口之家的流行病感染 n 人的概率。

n	1	2	3	4	5
$q_{0,n}$	0.33	0.11	0.09	0.13	0.34

1926 年的同一篇文章还包含了当时时间被认为是一个连续变量时人口问题的新表述。对于 dx 无限小, 设 $P(x, t) dx$ 是时间 t 时年

龄在 x 和 $x + dx$ 之间的人口, $m(x)$ 为年龄 x 时的死亡率。那么

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

其中 h 无限小。引入函数 $P(x, t)$ 的偏导数:

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

由此得

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

麦肯德里克得到以下偏微分方程

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

这样的方程很自然地出现在由连续变量构成的人口问题中, 比如人口学中的年龄问题 (见第二十五章) 或流行病学中的感染后时间问题。

1921 年, 威廉·奥格威·克马克 (Kermack) 被任命为爱丁堡皇家医学院实验室化学部的负责人。克马克于 1898 年出生于苏格兰的一个小镇, 他曾在阿伯丁大学学习, 并在牛津的一个工业实验室开始从事有机化学领域的研究。1924 年爱丁堡实验室发生爆炸, 他完全失明, 在同事和学生的帮助下, 他继续从事化学工作。克马克还开始与麦肯德里克合作, 进行流行病的数学建模。1927 年开始, 他们一起发表了一系列“流行病数学理论的贡献”的文章, 他们研究了确定性流行病模型, 其中 N 为人口规模, 且 N 足够大。假设如 1926 年的文章, 人可以是易感者、感染者或康复者, 如果疾病是致命的, 那么第三种状态实际上就是死亡人口数量。设 $S(t)$, $I(t)$ 和 $R(t)$ 分别是三种状态下的人数, 该模型 (以简化形式) 是由三个

微分方程组成的一个系统

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

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

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

因此, 在 1926 年的随机模型中, 单位时间内的新感染人数与易感者人数和感染者人数都成正比。在疫情开始时, 在时间 $t = 0$ 时, 一定数量的人被感染: $S(0) = N - I_0$, $I(0) = I_0$, $R(0) = 0$, 其中 $0 < I_0 < N$ 。

虽然系统 (16.2)-(16.4) 没有封闭的解, 但它的一些特性可以被证明。

- 总人口 $S(t) + I(t) + R(t)$ 保持不变, 等于 N ;
- $S(t)$ 、 $I(t)$ 和 $R(t)$ 保持正值 (因为这些都代表人数);
- 当 $t \rightarrow +\infty$ 时, $S(t)$ 减少到极限 $S_\infty > 0$, $I(t)$ 趋于 0, $R(t)$ 增加到极限 $R_\infty < N$;
- 此外, 以下公式隐含地给出了 S_∞

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

因此也是最终的疫情规模 $R_\infty = N - S_\infty$ 。

事实上, 我们首先看到

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

所以

$$S(t) + I(t) + R(t) = S(0) + I(0) + R(0) = N.$$

等式 (16.2) 和 (16.3) 可以改写为:

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

由此可见, 一边是 $S(t) = S(0) e^{-a \int_0^t I(\tau) d\tau} > 0$, 而另一边 $I(t) = I(0) e^{a \int_0^t S(\tau) d\tau - b t} > 0$ 。等式 (16.2) 和 (16.4) 表明函数 $S(t)$ 是递减的, 而函数 $R(t)$ 是递增的 (特别是 $R(t) \geq 0$)。由于 $S(t) \geq 0$ 和 $R(t) \leq N$, 当 $t \rightarrow +\infty$ 时, 函数 $S(t)$ 和 $R(t)$ 确实有极限。由于 $I(t) = N - S(t) - R(t)$, $I(t)$ 在 $t \rightarrow +\infty$ 时也有一个极限, 这个极限只能是零, 这可以通过积分 (16.4) 看出。等式 (16.2) 也表明了

$$-\frac{d}{dt} [\log S] = a I.$$

从 $t = 0$ 到 $t = +\infty$ 进行积分, 我们发现

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

等式 (16.3) 可改写为:

$$\frac{dI}{dt} = -\frac{dS}{dt} - b I.$$

从 $t = 0$ 到 $t = +\infty$ 进行积分得

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

结合这两个结果, 我们得到公式 (16.5), 这表明 $S_\infty > 0$ 。

当初始感染人数 I_0 与人口数量 N 相对比较少时, 即通常在一个城市的疫情开始时, 公式 (16.5) 可以用 $S_\infty = N - R_\infty$ 改写为:

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

根据定义

$$\mathcal{R}_0 = \frac{a N}{b}.$$

只有当 $\mathcal{R}_0 > 1$ 时, 方程 (16.6) 才有正解。所以可马克和麦肯德里克得出以下结论: 只有当 $\mathcal{R}_0 > 1$ 时, 流行病才会感染人口中不可忽视的一部分。人口密度有一个阈值 $N^* = b/a$, 低于这个阈值就不会发生大流行。

当人口数量 N 刚好超过这个阈值时 ($N = N^* + \varepsilon$), 将会发生小幅度的流行。由 (16.6) 可知, $R_\infty \approx 2\varepsilon$ 。所以 $S_\infty \approx N^* - \varepsilon$: 疫情使易感人群低于阈值 N^* , 就像它最初高于阈值一样。

事实上, 使用近似值 $-\log(1-x) \approx x + \frac{x^2}{2}$, 方程 (16.6) 变为

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

所以

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

如同罗斯的疟疾模型 (第十二章), 条件 $\mathcal{R}_0 > 1$ 有一个简单的解释。由于 aN 是流行初期一个感染者在单位时间内感染的人数, $1/b$ 是平均感染期, 所以 $\mathcal{R}_0 = aN/b$ 是流行病初期, 由一个感染者引起的二次感染的平均数量。

对于致命性疾病, $R(t)$ 是流行病开始以来的累计死亡人数, dR/dt 是单位时间内的死亡人数。克马克和麦肯德里克注意到, 在他们的数学模型中, 函数 dR/dt 的图形确实具有人们期望的流行病的钟形曲线 (图16.4)。

为了画出 dR/dt , 他们用 (16.2) 除以 (16.4) 得到

$$\frac{dS}{dR} = -\frac{a}{b} S,$$

所以

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

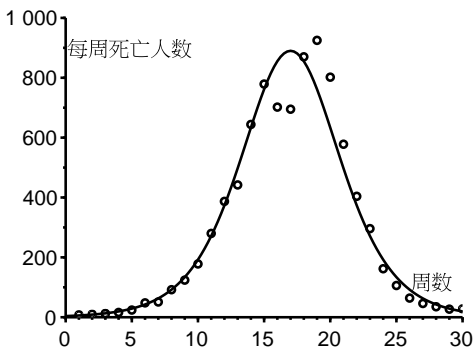


图 16.4: 曲线 dR/dt 作为时间的函数和 1905-1906 年孟买鼠疫流行期间每周死亡人数的数据。

将其代入方程 (16.4), 并使用 $S(t) + I(t) + R(t) = N$, 他们得到的方程是:

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

上式仍然无法明确解决。然而, 如果 $\frac{a}{b} R(t)$ 在整个流行期间保持较小, 则近似的 $\exp(-u) \approx 1 - u + u^2/2$ 可得

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

这是一个所谓的黎卡提方程, 它有两个常数解, 一个是正的 R_+ , 一个是负的 R_- , 由 (16.8) 右手边的 R 的二阶多项式的根给出。设 $\tilde{R}(t)$ 是 (16.8) 的精确解, 并设 $Q(t) = \tilde{R}(t) - R_+$ 。那么 $Q(t)$ 满足一个伯努利微分方程, 与丹尼尔·伯努利和维尔赫斯特遇到的那些方程类似 (见 (4.5) 和 (6.1))。因此可以直接改编公式 (6.2) 得到 $Q(t)$ 。一个容易但繁琐的计算表明, dQ/dt 的形式是

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

其中 α 、 β 和 γ 是常数，它们以复杂的方式依赖于模型的参数。由于 $dR/dt \approx d\tilde{R}/dt = dQ/dt$ ，克马克和麦肯德里克可以选择 (α, β, γ) 来拟合他们的数据。当然，现代计算机和软件可以很容易地对微分方程 (16.7) 进行数值求解，而无需经过这些近似。

这样得到的 dR/dt 的曲线与 1905 年 12 月至 1906 年 7 月孟买鼠疫流行期间每周死亡人数的数据很吻合 (图 16.4)。

克马克和麦肯德里克还考虑了更普遍的模型，其中传染性 $a(x)$ 取决于感染后的时间 x ，恢复率 $b(x)$ 也取决于 x 。给出最终疫情规模的方程 (当初始感染病例数较少时) 仍然是 (16.6)，但是

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

参数 \mathcal{R}_0 的解释与前一种情况相同：它是指在疫情开始时，由于一个感染者而导致的二次感染的平均数。请注意人口学中 \mathcal{R}_0 的公式 (16.9) 和洛特卡公式 (10.2) 的相似性：年龄由感染后的时间代替，生存率由仍被感染的概率 $e^{-\int_0^x b(y) dy}$ 代替，生育率由接触率 $N a(x)$ 代替。

克马克和麦肯德里克在 20 世纪 30 年代发展了其他几个流行病的数学模型。这些模型仍然是现在流行病学中大多数更复杂的模型之基础。参数 \mathcal{R}_0 仍然在模型分析中起着核心作用。

麦肯德里克于 1941 年退休，1943 年去世。1930 年至 1933 年间，克马克与爱丁堡大学数学系的威廉·麦克雷亚 (McCrea) 和埃德蒙·惠特克 (Whittaker) 共同撰写了几篇关于数学物理学的文章。在 20 世纪 30 年代和 40 年代，克马克的 chemist 团队试图合成具有抗疟活性的新分子，但成效有限。1938 年，克马克与菲利普·埃格勒顿 (Eggleton) 合著了一本关于基本生物化学的流行书《我们的物质》。1944 年，克马克被选为英国皇家学会会员，并于 1949 年在阿伯丁大学担任生物化学系主任，后来担任了理学院院长。克马克于 1968 年退休，1970 年去世。

进一步阅读

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
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

霍尔丹和突变 (1927)

费舍尔在 1922 年文章的另一节考虑了一个突变基因的问题，该基因可以以给定的概率分布传给随机数量的后代。遗传学的这个问题在数学上与姓氏灭绝的问题相同。费舍尔表明，如果概率分布是泊松分布，且突变基因没有选择优势，那么突变基因可以非常缓慢地从种群中消失。1927 年，英国生物学家霍尔丹进一步推动了这一模型的研究，并表明突变优势基因维持自身的概率是其选择优势的两倍。他还对灭绝问题进行了更严格的论证。

约翰·波顿·桑德森·霍尔丹 (Haldane) 1892 年出生于牛津，他的父亲是牛津大学的生理学教授。霍尔丹曾在伊顿学院学习，1911 年后在牛津大学新学院学习，第一年专注于数学，后来转入人文科学。他的学习因第一次世界大战而中断，期间他在法国和伊拉克服役，受伤后被派往印度担任军事教官。1915 年，他发表了第一篇文章，讨论他在战前开始的小鼠遗传实验。1919 年，他成为新学院的研究员，教授生理学并像他父亲一样研究呼吸学。1923 年，他加入剑桥大学霍普金斯的生物化学实验室，主要研究酶的动力学¹。他还出版了一部科幻小说《代达罗斯或科学与未来》(1923 年)，以及一篇题为《卡利尼克斯，化学战的辩护》的文章(1925 年)。1924 年至 1934 年，他写了十篇题为“自然和人工选择的数学理论”的一系列文章。

在 1927 年发表的该系列文章第五篇中，霍尔丹重新考虑了费

¹弗雷德里克·高兰·霍普金斯 (Hopkins)，因其在维生素方面的工作于 1929 年获得诺贝尔生理学及医学奖。

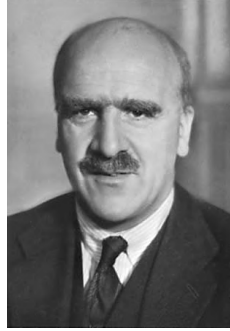


图 17.1:
霍尔丹 (1892-1964)

舍尔于 1922 年研究的另一个遗传模型，一个侧重于突变的模型。费舍尔曾研究过突变基因侵入种群或消失的概率，这个问题在形式上与比耶梅、高尔顿和沃森关于姓氏灭绝的问题相同。但费舍尔没有提到这些作品，尽管他可能读过高尔顿与沃森在 1889 年高尔顿的《自然继承》一书附录中转载的文章。与第九章一样，称 p_k 为一个基因从第一代传给 k 个后代的概率 ($k \geq 0$)。费舍尔还考虑了生成函数 $f(x) = p_0 + p_1 x + p_2 x^2 + \cdots + p_k x^k + \cdots$ ，只是他没有固定 k 的任何上限：总和可以包括无限多的项。他意识到，从第 0 代的一个带有突变基因的个体开始，这个基因在 k 个个体中的概率是 x^k 的系数，其中 $f_1(x) = f(x)$ 为第 1 代， $f_2(x) = f(f(x))$ 为第 2 代， $f_3(x) = f(f(f(x)))$ 为第 3 代等等。这样一来，就可以清楚地看到，下面的等式是成立的

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

这个方程比沃森的方程 $f_n(x) = f_{n-1}(f(x))$ 更实用。特别是，从 (17.1) 可以看出， n 代内的灭绝概率 $x_n = f_n(0)$ 满足迭代公式 $x_n = f(x_{n-1})$ ，这一点比耶梅已经注意到了。

举个例子，费舍尔考虑了一个植物的突变基因可以产生 N 个种子的情况，每个种子存活下来产生新植物的概率为 q 。得到 k 个

带有突变基因的后代的概率 p_k 是二项式:

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

其中所有的 $0 \leq k \leq N$, 且如果 $k > N$, 则 $p_k = 0$ 。生成函数为

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

设 $\mathcal{R}_0 = Nq$ 为存活下来产生一株新植物的平均种子数。当 N 大而 q 小时, 则

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

概率分布 (p_k) 趋于

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

称为泊松分布。然后使用 $x_0 = 0$,

$$x_n \approx e^{\mathcal{R}_0(x_{n-1}-1)}$$

及数值 $N = 80$ 和 $q = 1/80$, 费舍尔计算了 n 代内灭绝的概率。在这种情况下, $\mathcal{R}_0 = Nq = 1$ 。繁琐的计算后表明, $x_{100} \approx 0.98$: 一个没有选择优势的突变基因, 即 $\mathcal{R}_0 = 1$, 消失得很慢, 100 代后该基因仍有 2% 的机会存在于种群中。1922 年后, 费舍尔没有进一步推动这个模型的研究。

继续费舍尔的工作, 霍尔丹在 1927 年的文章中首次注意到, 对于任何概率分布 (p_k), 使 $p_0 > 0$, 当携带突变基因 \mathcal{R}_0 的后代平均数严格大于 1 时, 即突变基因具有选择优势时, 方程 $x = f(x)$ 在区间 $(0, 1]$ 内正好有两个根。此外, 灭绝概率 x_∞ (这是 $n \rightarrow +\infty$ 时 x_n 的极限) 是 $x = f(x)$ 的两个根中最小的一个: 该基因在种群中定居的概率不为零。与比耶梅和库尔诺不同, 霍尔丹为这个结论提供了一个证明。

事实上，我们在区间 $[0, 1]$ 上有 $f'(x) \geq 0$ 和 $f''(x) \geq 0$ 。换句话说，函数 $f(x)$ 是递增的和凸型的。假设 $f(0) = p_0 > 0$ 和

$$f'(1) = \mathcal{R}_0 = p_1 + 2p_2 + 3p_3 + \cdots > 1,$$

那么方程 $f(x) = x$ 在区间 $(0, 1]$ 中正好有两个解： $x = 1$ 和 x^* ，使得 $0 < x^* < 1$ 。霍尔丹接着提到加布里埃尔·柯尼希斯 (Koenigs) 在 1883 年的一篇文章，该文章表明如果 $x_n = f(x_{n-1})$ 和 $x_n \rightarrow x_\infty$ ，那么 $x_\infty = f(x_\infty)$ 和 $|f'(x_\infty)| \leq 1$ 。当 $f'(1) > 1$ 时，唯一的可能是 $x_\infty = x^*$ 。

对于 $f(x) = e^{\mathcal{R}_0(x-1)}$ 的泊松分布和 \mathcal{R}_0 刚好略大于 1 的情况，消亡概率 x_∞ 非常接近 1， $f(x_\infty) = x_\infty$ 等价于

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

因此，

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

霍尔丹的结论是，突变基因不灭绝的概率是其选择优势 $\mathcal{R}_0 - 1$ 的两倍。费舍尔在其 1930 年的书中（没有引用霍尔丹）以 $\mathcal{R}_0 = 1.01$ 的情况为例，得出突变基因有 2% 的机会不灭绝。

霍尔丹于 1932 年成为英国皇家学会会员。他离开剑桥大学，成为伦敦大学学院的遗传学教授，后来又成为生物测量学教授。他当时对人类遗传学特别感兴趣：如突变率的估计、染色体的遗传图谱等。除了他的科学著作（1927 年与朱利安·赫胥黎合著的《动物生物学》，1930 年的《酶》，1932 年的《进化的原因》和 1954 年的《遗传学的生物化学》）外，他还在报刊上发表了大量的科学文章（例如关于生命的起源）和一些论文（1932 年的《人的不平等》、1935 年的《一个生物学家的哲学》、1938 年的《马克思主义哲学与科学》、1938 年的《遗传与政治》和 1947 年的《科学的进步》）。西班牙内战期间，霍尔丹多次访问西班牙，试图说服自己的国家建造防空洞。第二次

世界大战期间，他致力于研究潜水艇内部的呼吸问题。自 1942 年以来，霍尔丹一直是英国共产党员，由于受李森科的影响，苏联官方拒绝接受孟德尔遗传学，于是他在 1950 年退出。1957 年，他定居印度，在那里继续研究，先是在加尔各答的印度统计研究所工作，之后工作于布巴内斯瓦尔，后来他成为印度公民。霍尔丹于 1964 年去世。

进一步阅读

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

埃尔朗和斯特芬森关于消亡问题的论述 (1929–1933)

1929年，丹麦电话工程师埃尔朗再次考虑了姓氏消亡的问题。他的同胞统计学家斯特芬森研究出了这个问题的完整解决方案。他特别表明，每一代人的后代数量的期望值呈指数增长，从而在随机性和确定性的人口模型之间架起了桥梁。

阿格纳·克拉鲁普·埃尔朗 (Erlang) 于 1878 年出生在丹麦的隆堡市，他的父亲是一位校长。1896 年至 1901 年，年轻的埃尔朗在哥本哈根大学学习数学、物理和化学。随后他在中学里教了几年书，同时对数学尤其是概率论保持兴趣。1908 年，他遇到了哥本哈根电话公司的首席工程师、业余数学家詹森 (Jensen)，詹森说服他加入该公司的新研究实验室。埃尔朗开始发表文章，介绍概率论在电话管理方面的应用。1917 年，他发现了一个等待时间的公式，很快被全世界的电话公司采用。他的文章最初以丹麦语发表，后来被翻译成多种语言。

1929 年，埃尔朗对比耶梅、高尔顿和沃森在他之前研究过的姓氏灭亡问题，以及费舍尔和霍尔丹研究过的突变基因问题产生了兴趣。和他的前辈一样，他并不了解所有已经发表的作品。他再次称 p_k 为一个个体有 k 个后代的概率，他注意到 n 代内灭绝的概率 x_n 满足于

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

其中 $x_0 = 0$ 。他还注意到，总体灭绝概率 x_∞ ，即 $n \rightarrow +\infty$ 时 x_n



图 18.1:
埃尔朗 (1878–1929)

的极限，是方程

$$x_{\infty} = f(x_{\infty})$$

的一个解。他意识到 $x = 1$ 总是一个解，当后代平均数量 $\mathcal{R}_0 = f'(1)$ 大于 1 时，在 0 和 1 之间还存在另一个解，但他似乎搞不清楚这两个解中哪一个是正确的。和高尔顿一样，他在 1929 年把这个问题提交给了丹麦的《数学杂志》。

“问题 15：设一个人有 k 个孩子的概率是 p_k ，其中

$$p_0 + p_1 + p_2 + \cdots = 1,$$

求他的家族灭亡概率。”

不幸的是，埃尔朗在 1929 年同年去世，享年 51 岁。事实上，他死时没有孩子¹。

哥本哈根大学精算数学教授约翰·弗雷德里克·斯特芬森 (Steffensen) 接手了埃尔朗的问题。他于 1930 年在同一本丹麦杂志上发表了她的解决方案：正比如耶梅和霍尔丹已经注意到的那样，灭亡的概率 x_{∞} 总是封闭区间 $[0, 1]$ 内方程 $x = f(x)$ 的最小根。斯特芬森的证明在现代教科书中可以找到。

¹为了纪念他，国际电话协商委员会于 1946 年决定将电话流量强度的计量单位称为“erlang”。“Erlang”也是爱立信公司的一种编程语言的名字。

事实上, 我们看到, 消亡概率 x_∞ 是 $x = f(x)$ 在闭区间 $[0, 1]$ 中的一个解。设 x^* 是这样的最小解, 根据定义, $x^* \leq x_\infty$ 。斯特芬森首先注意到 $x^* = f(x^*) \geq p_0 = x_1$ 。通过归纳, 假设 $x^* \geq x_n$, 那么 $x^* = f(x^*) \geq f(x_n) = x_{n+1}$ 。因为函数 $f(x)$ 是递增的, 所以 $x^* \geq x_n$ 对所有 n 来说都是如此。取极限 $x^* \geq x_\infty$, 所以 $x_\infty = x^*$ 。

斯特芬森还给出了一个更正式的解释, 即当后代的平均数 $\mathcal{R}_0 = f'(1)$ 小于或等于 1 时, 为什么 $x = 1$ 是 $x = f(x)$ 的唯一一根 (图18.2a), 以及在 $\mathcal{R}_0 > 1$ 的情况下, 为什么只有一个不同于 $x = 1$ 的根 (图18.2b)。注意 $\mathcal{R}_0 = f'(1)$ 是函数 $f(x)$ 在 $x = 1$ 处的斜率。

他注意到, 对于 $x = f(x)$ 的任何根。

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

假设 $x \neq 1$, 除以 $1 - x$, 我们得到了

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

当 x 从 0 增加到 1 时, 方程 (18.1) 的右边从 $1 - p_0$ 增加到 $\mathcal{R}_0 = f'(1)$ 。如果 $\mathcal{R}_0 < 1$, 那么方程 (18.1) 就没有解。如果 $\mathcal{R}_0 \geq 1$, 并且如果我们排除了 $p_1 = 1$ 这种微不足道的情况, 那么方程 (18.1) 的右边是 x 的严格递增函数。否则就不会有 $k \geq 2$ 的情况, 使得 $p_k \neq 0$, \mathcal{R}_0 将等于 $p_1 < 1$ 。总之, 当 $\mathcal{R}_0 \geq 1$ 时, 方程 (18.1) 在区间 $[0, 1]$ 中有且仅有一个解。

1930 年, 兼任丹麦精算协会和丹麦数学协会主席的斯特芬森应邀访问伦敦大学, 他的英国同事埃尔德顿 (Elderton) 向他介绍了高尔顿和沃森的工作。1933 年, 斯特芬森在亨利·庞加莱学院的年刊上发表了一篇新文章, 他曾于 1931 年在该学院召开过一次会议,

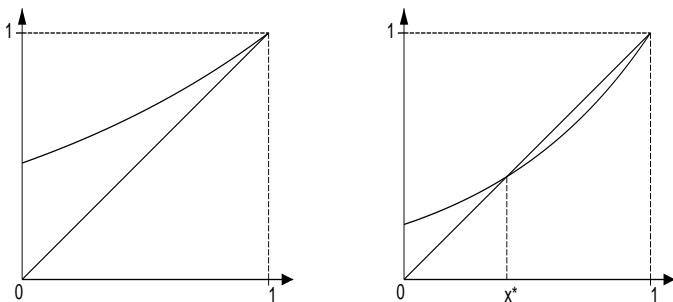


图 18.2: 在第十七章的例子中, 函数 $y = x$ 和 $y = f(x)$ 的图形, $f(x) = e^{\mathcal{R}_0(x-1)}$, $\mathcal{R}_0 = 0.75 < 1$ (左) 或 $\mathcal{R}_0 = 1.5 > 1$ (右)。

他用丹麦语总结了他文章的结果, 并与沃森的结果进行了比较。他还表明, 第 n 代后代数量的数学期望值等于 $(\mathcal{R}_0)^n$ 。

事实上, 设 $p_{k,n}$ 为从第 0 代的一个个体开始, 在第 n 代有 k 个后代的概率。在 1930 年的文章中, 斯特芬森像他的前辈们一样注意到了生成函数

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

相对于第 n 代, 满足 $f_1(x) = f(x)$ 和

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

设 M_n 为第 n 代后代数量的期望值, 则

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

由推导公式 (18.2), 我们得到了

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

所以

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

由于 $M_1 = f'_1(1) = f'(1) = \mathcal{R}_0$, 因此, 对于所有 n 有 $M_n = (\mathcal{R}_0)^n$.

因此, 后代的预期数量根据 \mathcal{R}_0 大于还是小于 1 而呈几何级数增加或减少。后代的预期数量与欧拉、马尔萨斯等人所考虑的人口增长的确定性模型一样。然而, 即使当 $\mathcal{R}_0 > 1$ 时, 也存在着一个非零的概率 x_∞ , 即这个家族会灭亡。这种可能性不会发生在确定性模型中。

斯特芬森和他的前辈们所研究的随机过程仍然是许多更现实的种群动态模型的基本要素。我们将在第二十章最后一次提到这个问题。至于斯特芬森, 他一直担任哥本哈根大学的教授直到 1943 年, 于 1961 年去世。

进一步阅读

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
4. Heyde, C.C.: Agner Krarup Erlang. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 328–330. Springer (2001)

5. Ogborn, M.E.: Johan Frederik Steffensen, 1873–1961. *J. R. Stat. Soc. Ser. A* 125, 672–673 (1962)
6. Steffensen, J.F.: Om Sandssynligheden for at Afkommet uddør. *Mat. Tidsskr. B*, 19–23 (1930) → Guttorp (1995)
7. Steffensen, J.F.: Deux problèmes du calcul des probabilités. *Ann. Inst. Henri Poincaré* 3, 319–344 (1933) archive.numdam.org

赖特和随机遗传漂移 (1931)

1931 年美国生物学家赖特发展了种群遗传学中的随机模型研究，该模型的基础与哈迪-温伯格定律中的假设相同，只是没有假设种群无限大，基因型的频率不再是恒定的。两个等位基因中的一个事实上会消失，但也许是在很长时间之后。对这一模型的解释仍然是赖特和费舍尔之间争论的话题，后者估计自然选择在进化中发挥的作用比随机性更重要。

苏厄尔·赖特 (Wright) 1889 年出生于美国的马萨诸塞州。他在伊利诺伊州的一所小学院完成了本科学业，他父亲在那里教授经济学。在伊利诺伊大学厄巴纳分校获得生物学硕士学位，并在冷泉港实验室上了暑期班后，赖特在哈佛大学攻读博士学位，研究豚鼠毛色的遗传。1915 年至 1925 年，他在华盛顿的美国农业部畜牧司继续从事豚鼠的近亲繁殖实验。他开发了“路径系数法”来分析这些实验，后来他加入芝加哥大学的动物学系。

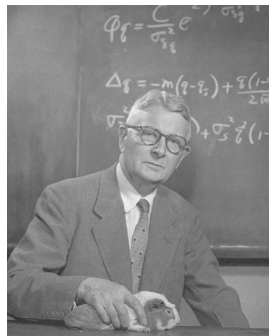


图 19.1:
赖特 (1889–1988)

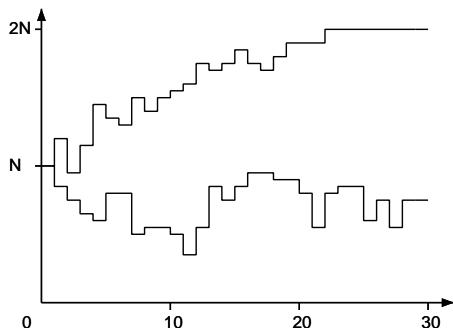
受费舍尔 1922 年发表的关于种群遗传学文章 (见第十四章) 的

启发, 赖特在 1925 年写了一篇题为《孟德尔种群的进化》的长文, 最终于 1931 年发表。他特别研究了一个数学模型, 该模型也隐约出现在费舍尔 1930 年出版的《自然选择的遗传理论》一书中。与哈迪-温伯格定律一样, 这个模型考虑的是一个位点只有两个可能的等位基因 A 和 a 的情况, 但没有假定种群是无限大的。问题的关键是取消这一假设是否对种群的遗传组成有一定影响。所以, 设 N 为个体总数, 若所有世代的个体数都相同, 每个个体有两个等位基因, 那么每代种群中共有 $2N$ 个等位基因。该模型还假设交配是随机发生的。如果在第 n 代中有 i 个等位基因 A 和 $2N - i$ 等位基因 a , 那么在第 $n + 1$ 代中随机选择的等位基因 A 的概率为 $\frac{i}{2N}$, a 的概率为 $1 - \frac{i}{2N}$ 。因此, 在第 $n + 1$ 代中等位基因 A 的数量将等于 j , 概率为¹

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

其中二项式系数 $\binom{2N}{j}$ 等于 $\frac{(2N)!}{j!(2N-j)!}$ 。设 X_n 是第 n 代中等位基因 A 的数量, 它是一个随机变量 (图19.2)。

图 19.2: 两个模拟结果显示, 如果 $N = 20$, $X_0 = 10$, 30 代期间等位基因 A 的数量 X_n 的变化。



我们可以证明, 在知道 $X_n = i$ 的情况下, X_{n+1} 的期望值等于

¹这种作为马尔科夫链的表述是由马莱科 (Malécot) 1944 年提出来的。

i ，这让人联想到哈迪-温伯格定律，即等位基因 A 的频率在历代中保持不变。

事实上，考虑生成函数

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

如果 $X_n = i$ ，那么 X_{n+1} 的期望值为

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

然而，在这个模型中，有可能从初始条件 $X_0 = i$ 开始， $0 < i < 2N$ ，事件 $X_n = 0$ 在一定代数后偶然发生。在这种情况下，所有的等位基因都是 a 类型， X_n 在未来的所有世代中都将保持等于 0。如果 $X_n = 2N$ ，在一定代数后，等位基因 A 也会发生同样的固定情况。总之当种群像哈迪-温伯格模型那样被假定为无限大时，这两个等位基因不会消失，因为它们的频率保持不变。当考虑到种群的有限规模时，如在费舍尔-赖特模型中，两个等位基因的频率会发生波动，其中一个等位基因可以（而且会）消失。

从 $X_0 = i$ 开始，可以很容易地计算出种群固定在状态 $X = 0$ 的概率 Q_i 。事实上， Q_i 必须满足以下“边界条件”

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

此外：

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

因为 $p_{i,j} Q_j$ 是固定在状态 $X = 0$ 的概率，从 $X_0 = i$ 开始，经过 $X_1 = j$ 。由于 $\sum_j p_{i,j} = 1$ ，我们用 (19.2) 看到， $Q_i = 1 - \frac{i}{2N}$ 是系统 (19.3)-(19.4) 的解。因此，从规模为 N 的种群中的 i 个等位基因

A 开始, 系统向只包含等位基因 a 的种群进化的概率等于 $1 - \frac{i}{2N}$ 。同样, 它向只含有等位基因 A 的种群演化的概率等于 $\frac{i}{2N}$ 。

赖特设法表明, 在两种极端状态之一的固定化之前所经过的代数大约是 $2N$ 代 (图19.3)。对于有几百万个体的种群来说, 这个时间是如此之长, 以至于等位基因的频率可以被认为是几乎不变的, 就像哈代-温伯格定律一样。

事实上, 假设第 0 代种群中存在 i_0 个 A 类型的等位基因, 那么 $u_i^{(n)}$ 就是第 n 代种群中存在 i 个 A 类型等位基因的概率

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

其中所有 $j = 0, \dots, 2N$ 。我们已经看到, 当 $n \rightarrow +\infty$ 时,

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

其中所有 $0 < i < 2N$ 。赖特注意到, 如果 $u_i^{(n)} = v$, 对于所有 $i = 1, \dots, 2N - 1$, 则

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

因为 $p_{0,j} = p_{2N,j} = 0$ 。当 N 足够大时

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

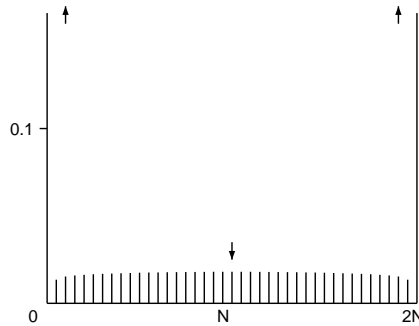
积分的值是通过连续的部分积分得到的。结合 (19.5) 和 (19.6),

对于 $0 < j < 2N$ ，我们最终得出了

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

所以，对于所有 $0 < j < 2N$ 的概率 $u_j^{(n)}$ ，每一代以约 $1/2N$ 的速度下降。如果 N 很大，这个速度非常慢。例如，如果 N 是百万数量级，则几乎没有下降。

图 19.3: 如果 $N = 20$, $X_0 = 10$, 经过 30 代后, 种群中存在于 i 个等位基因 A 的概率 (横轴上 $i = 0, \dots, 2N$)。



1922 年，费舍尔已经试图估计这个固定率 ($1/2N$)，但漏掉了一个系数 2。无论如何，两位科学家对繁殖种群的典型大小 N 存在分歧。对于进化论来说，赖特的工作表明，小种群中的随机遗传漂移可能是物种起源的一种机制。从事物种分类工作的生物学家确实注意到，物种或亚种之间的差异在自然选择方面往往没有明显的解释。这一观点在 20 世纪 40 年代和 50 年代遭到费舍尔和他的同事福特 (Ford) 的强烈反对，他们都认为与自然选择相比，随机遗传漂移可以忽略不计。他们特别提到了自己对牛津大学附近的一个小型孤立的飞蛾种群 (*Panaxia dominula*) 的基因频率波动的研究，在那里，某种基因的三种基因型 (普通同型、异型和稀有同型) 可以通过视觉来区分。另一个著名的关于自然选择和随机漂移各自影响的争论集中在头孢菌 (*Cepaea*) 属的蜗牛身上。现在更现实的进化模

型结合了随机漂移、选择、突变、迁移、非随机交配等因素。随机漂移的作用后来被日本科学家木村資生以其“分子进化的中性理论”再次强调。另一个发展是“凝聚理论”(由约翰·金曼 Kingman 于 1982 年提出), 该理论将基因的祖先向前追溯到它们有一个共同祖先的地方。

赖特于 1934 年成为美国国家科学院院士, 他与西奥多西·多布赞斯基 (Dobzhánskiĭ) 合作多年, 研究死亡谷地区苍蝇 (假黑果蝇 *Drosophila pseudoobscura*) 自然种群的遗传学。他于 1955 年从芝加哥大学退休, 又在威斯康星大学麦迪逊分校担任了 5 年教授。1968 年至 1978 年, 他出版了四卷本的论文, 总结了他在《进化和种群的遗传学》方面的工作。赖特于 1984 年获得巴尔赞奖, 1988 年去世, 享年 98 岁。

进一步阅读

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. University of Chicago Press (1969)

基因的传播 (1937)

1937年，罗纳德·费舍尔和三位俄罗斯数学家柯尔莫哥洛夫、彼得罗夫斯基和皮斯库诺夫独立研究了一个用于优势基因地理传播的偏微分方程。他们表明，根据基因的优势和扩散系数，基因频率就像一个以明确定义的速度传播的波。他们的工作是反应-扩散方程理论的起点。

1937年，有两篇文章发表，介绍了研究种群动态中空间异性的新方法。费舍尔是第一篇文章的作者，题为《优势基因的推进波》，发表在《优生学年鉴》上。他研究了一个有利基因在种群中的空间传播。作为一种简化，他把空间缩小到只有一个维度，设 $u(x, t)$ 为在时间 t 位于点 x 的人口中拥有有利基因的比例，所以 $0 \leq u(x, t) \leq 1$ 。为了包括自然选择，他使用了连续时间变量方程 (14.6)， $\frac{\partial u}{\partial t} = au(1-u)$ ，其中 a 是一个正参数。对于一个给定的 x 值，我们认识到维尔赫斯特的逻辑方程（见第六章），其解 $u(x, t)$ 在 $t \rightarrow +\infty$ 时趋向于 1。此外，费舍尔假设位于 x 点的个体后代具有有利基因，他们不会停留在同一个点上，而是随机地分散在 x 的附近。通过与物理学的类比，他认为必须在 $u(x, t)$ 的方程中加入一个扩散项，从而得到偏微分方程：

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

当选择系数 a 为零时，这就简化为傅立叶（Fourier）在热学理论中引入的扩散方程，后来被菲克用于物理粒子的扩散。1904年，罗纳德·罗斯开始考虑种群动力学中的随机扩散问题。他当时想知道蚊子的密度是如何随着离繁殖地的距离增加而减少的。这个问题已经

引起了卡尔·皮尔逊和雷利勋爵 (Rayleigh) 的注意。到 1937 年, 特别是在爱因斯坦的布朗运动的研究之后, 关于扩散方程的科学文献有了很大的发展。

费舍尔表明, 存在 $u(x, t) = U(x + vt)$ 形式的方程 (20.1) 的解, 满足三个条件:

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

只要 $v \geq v^*$, 其中

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

这些解决方案将具有有利基因的稳态 $u = 1$ 与没有这种基因的稳态 $u = 0$ 联系起来。它们代表的是以速度 v 向 x 的递减值方向传播的波。事实上, $u(x - vT, t + T) = u(x, t)$: 在时间 t 时处于 x 位置的那部分波在时间 $t + T$ 时移动到 $x - vT$ 位置。

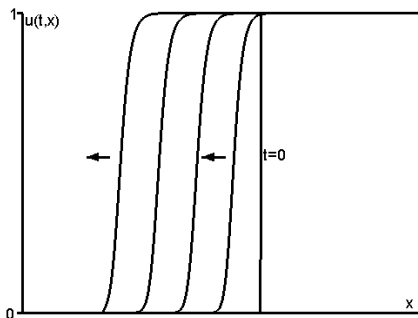


图 20.1: 一个有利基因以 v^* 的速度从右向左传播。时间 $t = 0$ 时的基因频率 $u(t, x)$ 为阶梯函数。

事实上, 设 $z = x + vt$, 费舍尔注意到, 如果 $u(x, t) = U(z)$, 则

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

如果 u 是方程 (20.1) 的解, 那么

$$v U'(z) = a U(z) (1 - U(z)) + D U''(z). \quad (20.2)$$

当 u 接近 0 时, 即当 $z \rightarrow -\infty$ 时, 费舍尔预计 $U(z) \rightarrow 0$, $U'(z) \rightarrow 0$. 将 k 称为 $U'(z)/U(z)$ 的极限, 当 $z \rightarrow -\infty$ 时, 我们从洛必达法则 (L'Hôpital) 知道 $U''(z)/U'(z)$ 也趋于 k . 因此:

$$U''(z)/U(z) = [U''(z)/U'(z)] \times [U'(z)/U(z)] \rightarrow k^2.$$

将方程 (20.2) 除以 $U(z)$ 并让 z 趋向于 $-\infty$, 我们得到一个二阶方程

$$D k^2 - v k + a = 0.$$

但 k 必须是一个实数。所以这个方程的判别式必须是非负数: $v^2 - 4aD \geq 0$, 或者是 $v \geq 2\sqrt{aD} = v^*$. 因此, $v \geq v^*$ 是一个以速度 v 传播的波存在的必要条件, 也是一个充分条件, 如下所述。

费舍尔注意到, 在一大类初始条件下, 只有完全以速度 v^* 传播的波才会被选中。例如, 对于阶跃函数: 当 $x < 0$ 时, $u(x, 0) = 0$; 当 $x \geq 0$ 时, $u(x, 0) = 1$ 。图中 20.1 显示了这种不连续的初始条件是如何逐渐变成以速度 v^* 向 x 减小方向传播的平滑波。

同年 1937 年, 除了费舍尔的工作, 安德烈·尼古拉耶维奇·柯尔莫哥洛夫 (Kolmogorov)、伊万·格奥尔基耶维奇·彼得罗夫斯基 (Petrovskij) 和尼古拉·谢苗诺维奇·皮斯克诺夫 (Piskunov) 也研究了显性基因的传播问题。

柯尔莫哥洛夫 1903 年出生于俄罗斯的坦波夫。在莫斯科国立大学学习数学期间, 他做了一些关于三角数列的重要工作。他于 1929 年成为数学和力学研究所的研究员, 1931 年成为大学教授。他致力于研究随机过程及其与微分和偏微分方程的联系。1933 年, 他发表

了一篇论文，奠定了概率论的现代基础。他的研究兴趣包括拓扑学、近似理论、马尔科夫链、布朗运动以及生物问题的应用。1935 年，他发表了一篇关于遗传学的文章，讨论了哈迪、费舍尔和赖特的研究成果。1936 年他发表了一篇关于洛特卡-沃尔泰拉系统的泛化的文章。

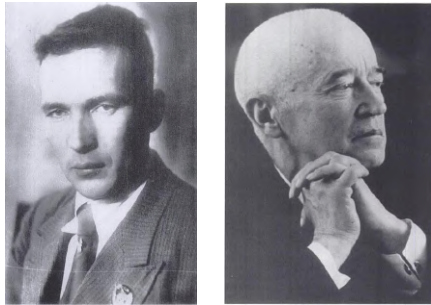


图 20.2: 柯尔莫哥洛夫 (1903–1987) 和彼得罗夫斯基 (1901–1973)

彼得罗夫斯基 1901 年生于塞夫斯克。他在莫斯科国立大学学习数学，1933 年成为该校教授。他主要从事偏微分方程理论和实代数曲线的拓扑学研究，也写了一些关于常微分方程和概率论的文章。1908 年出生的皮斯库诺夫，是另一位曾在莫斯科国立大学学习数学的学生。

20 世纪 30 年代，柯尔莫哥洛夫与莫斯科的人口遗传学先驱塞瑞布罗夫斯基 (Serebrovskij) 有联系。当时，由于农学家李森科 (Lysenko) 的崛起，孟德尔遗传学在苏联变得越来越危险。李森科成功地说服了斯大林，认为孟德尔遗传学只是“资产阶级的伪科学”，原定于 1937 年在莫斯科召开的第七届国际遗传学大会被取消，许多苏联遗传学家被处决或被送进劳改营。

柯尔莫哥洛夫、彼得罗夫斯基和皮斯库诺夫在 1937 年发表在《莫斯科国立大学公报》上的题为《物质数量增加时的扩散方程研究及其在生物问题上的应用》的文章中，还是使用了一个基于孟德尔

遗传学的数学模型，他们的模型是一个偏微分方程，其形式为

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

其中 $u(x, t)$ 是在点 x 和时间 t 的有利基因的频率。假设函数 $f(u)$ 满足以下几个条件： $f(0) = f(1) = 0$ ；如果 $0 < u < 1$ ，则 $f(u) > 0$ ， $f'(0) > 0$ ；如果 $0 < u \leq 1$ ，则 $f'(u) < f'(0)$ 。作者展示了一个类似于费舍尔的结果，但有一个更严格的证明：如果初始条件是 $0 \leq u(x, 0) \leq 1$ ，那么若 $x < x_1$ ，则 $u(x, 0) = 0$ ；若 $x > x_2 \geq x_1$ ，则 $u(x, 0) = 1$ 。基因的传播速度为

$$v^* = 2\sqrt{f'(0)D}.$$

搜索解 $u(x, t) = U(z)$ ，其中 $z = x + vt$ ，可以得到方程 (20.2) 的明显推广

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

这个二阶微分方程可以被改写为一阶微分方程组

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

回顾一下， $U(z)$ 应该是这样的：当 $z \rightarrow -\infty$ ， $U(z) \rightarrow 0$ ；当 $z \rightarrow +\infty$ ， $U(z) \rightarrow 1$ 。在系统 (20.4) 的稳态 ($U = 0, p = 0$) 附近，我们有 $f(U) \approx f'(0)U$ 。所以 (20.4) 可以用线性系统来近似表示

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

寻找 $U(z) = U_0 e^{kz}$ 和 $p(z) = p_0 e^{kz}$ 形式的指数解，得到特征方程

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

与费舍尔的文章中的特征方程一样。同样， k 必须是实数（否则 u 将振荡并取负值）。因此 $v \geq 2\sqrt{f'(0)D} = v^*$ 。那么 k 的两

个根就是实数和正数。如果 $v > v^*$, 这两个根是不同的, 稳态 $(U = 0, p = 0)$ 是一个不稳定的节点。如果 $v = v^*$, 两个根是相同的, $(U = 0, p = 0)$ 是一个不稳定的退化节点, 如图20.3所示。同理, 系统 (20.4) 在稳态 $(U = 1, p = 0)$ 附近导致线性系统

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

由此可得特征方程

$$Dk^2 - vk + f'(1) = 0.$$

由于 $f'(1) \leq 0$, 所以判别式为 $v^2 - 4Df'(1) \geq 0$ 。如果 $f'(1) < 0$, 则有两个符号相反的实根, $(U = 1, p = 0)$ 是一个鞍点。如果 $f'(1) = 0$, 则一个根为零, 另一个根为正值 (见图20.3)。详细的分析表明, 事实上对于所有 $v \geq 2\sqrt{f'(0)D}$, 有一条唯一的积分曲线连接着 $(U = 0, p = 0)$ 和 $(U = 1, p = 0)$ 这两个稳定状态, 如图20.3的特殊情况。

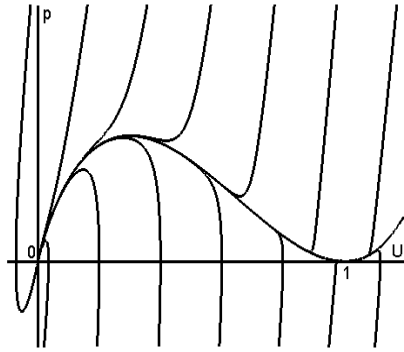
柯尔莫哥洛夫、彼得罗夫斯基和皮斯库诺夫继续严格证明了偏微分方程 (20.3) 有一个满足初始条件的唯一解 $u(x, t)$, 这个解是这样的:

- 对于所有 x 和 $t > 0$, $0 < u(x, t) \leq 1$;
- 如果 $u(x, 0)$ 是 x 的增函数, 那么 $u(x, t)$ 对所有 $t > 0$ 来说都是 x 的增函数;
- $u(x, t)$ 趋近于以速度 v^* 传播的波的波廓。

这些证明太长了, 仅在此作以总结。

注意, 费舍尔使用的函数 $f(u) = au(1-u)$ 确实满足所有这些条件, 并且 $f'(0) = a$ 。受方程 (14.5) 的启发, 柯尔莫哥洛夫、彼得罗夫斯基和皮斯库诺夫考虑了函数 $f(u) = au(1-u)^2$, 它满足同样的条件并给出同样的传播速度。

图 20.3: 图中 (U, p) 显示了系统 (20.5) 的一些积分曲线, 特别是连接 $(U = 1, p = 0)$ 和 $(U = 0, p = 0)$ 的唯一曲线, 它是给出传播波形状的曲线。这里, $f(u) = au(1-u)^2, a = 1, D = 1, v = v^* = 2$ 。



费舍尔以及柯尔莫哥洛夫、彼得罗夫斯基和皮斯库诺夫的文章是构建遗传学、生态学和流行病学中许多地理扩散数学模型的起点。这些模型被称为“反应-扩散系统”。

至于柯尔莫哥洛夫, 从 1938 年开始, 他还研究了比耶梅、高尔顿、沃森、费舍尔、霍尔顿、埃尔朗和斯特芬森所考虑的姓氏消亡问题: 他把所有这些著作中共同的随机过程称为“分支过程”。1939 年, 他成为苏联科学院院士。后来他为流体力学中的湍流问题 (1941 年)、与天体力学有关的动力系统理论 (1953 年) 和信息理论 (1956 年开始) 作出了重要贡献。他还参与了一本百科全书以及高中和大学教科书的写作, 帮助建立了一所实验中学, 并编辑了一本科普杂志。他获得了许多国际奖项 (包括 1962 年的巴尔赞奖和 1980 年的沃尔夫奖), 1987 年柯尔莫哥洛夫在莫斯科去世。

彼得罗夫斯基在 1940 年成为莫斯科国立大学机械和数学系的主任。他从 1951 年开始担任该大学的校长, 直到 1973 年去世。1946 年, 他成为苏联科学院的正式成员, 并担任 1966 年在莫斯科举行的国际数学家大会的主席。他还撰写了关于常微分方程、偏微分方程和积分方程的教科书。皮斯库诺夫成为一所军事学院的教授, 他编写的微分和积分的教科书被许多工业大学采用。皮斯库诺夫于 1977

年去世。

进一步阅读

1. Fisher, R.A.: The wave of advance of advantageous genes. *Ann. Eugen.* 7, 355–369 (1937) digital.library.adelaide.edu.au
2. Kolmogorov, A.N., Petrovskii, I.G., Piskunov, N.S.: Étude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique. *Bull. Univ. État Moscou Math. Mec.* 1, 1–26 (1937) → V.M. Tikhomirov (ed.) *Selected Works of A.N. Kolmogorov*, vol. 1, 242–270. Kluwer (1991).
3. Oleinik, O.A.: I.G. Petrowsky and modern mathematics. In: *I. G. Petrowsky Selected Works*, Part I, 4–30. Gordon and Breach (1996)
4. Pearson, K.: *Mathematical Contributions to the Theory of Evolution, XV, A Mathematical Theory of Random Migration* (1906) archive.org
5. Rosenfeld, B.A.: Reminiscences of Soviet Mathematicians. In: Zdravkovska, S., Duren, P.L. (eds.) *Golden Years of Moscow Mathematics*, 2nd edn., 75–100. Am. Math. Soc. (2007)
6. Shiryaev, A.N.: *Selected Works of A.N. Kolmogorov*, vol. 2 (1992)
7. Shiryaev, A.N.: Andrei Nikolaevich Kolmogorov (1903–1987). In: *Kolmogorov in Perspective*, 1–88. Am. Math. Soc. (2000)

莱斯利矩阵 (1945)

1945 年，英国生态学家莱斯利分析了一个年龄结构的啮齿类动物种群的矩阵模型，从而将洛特卡的工作调整为离散时间框架。他强调增长率对应一个特征值，稳定的年龄结构对应一个特征向量。他还从数字上估计了褐鼠的净繁殖率 \mathcal{R}_0 。

帕特里克·霍尔特·莱斯利 (Leslie) 于 1900 年出生于苏格兰爱丁堡附近，曾在牛津大学基督教堂学院学习，1921 年获得生理学学士学位。由于健康问题，他未能完成医学研究，在病理系做了几年细菌学助理后，转而从事统计工作。他于 1935 年加入查尔斯·埃尔顿 (Elton) 成立的新研究中心：动物种群局。这个中心的目的是通过实地研究和实验室实验来研究动物种群的波动。大部分的研究都是针对啮齿类动物：利用加拿大哈德逊湾公司的档案分析野兔及其天敌猞猁的周期，跟踪英国灰松鼠以牺牲红松鼠为代价的领土扩张，收集牛津附近的田鼠数据等等。莱斯利将洛特卡建立的人类人口统计学方法应用于田鼠的数据中。第二次世界大战期间，该中心的研究重点是筒仓中的老鼠及鼠类的控制方法。



图 21.1: 莱斯利 (1900–1972)

1945 年莱斯利在由高尔顿、皮尔逊和韦尔登于 1901 年创办

的《Biometrika》杂志上发表了他最著名的文章，这篇文章的标题是《论矩阵在某些人口数学中的应用》。莱斯利考虑了一个动物种群中雌性数量增长的模型，例如老鼠的种群（也可以是人类），该种群以 $K + 1$ 个年龄组划分， $P_{k,n}$ 是在时间 n 时年龄 k 的雌性数量 ($k = 0, 1, \dots, K; n = 0, 1, \dots$)。设 f_k 为 k 年龄时的生育率，或者更准确的说是 n 和 $n + 1$ 之间每个雌性所生女儿的数量， K 是生育率不为零的最大年龄 ($f_K > 0$)， s_k 为年龄 k 的个体至少生存到年龄 $k + 1$ 的概率，那么种群的年龄结构由以下方程组给出

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

所有的数 f_k 都是正数，且 s_k 满足 $0 < s_k < 1$ 。在十九世纪末二十世纪初，数学家们习惯于把这种方程组以简化的形式书写，即¹

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

其中 P_n 为列向量 $(P_{0,n}, \dots, P_{K,n})$ ， M 为方阵 (即 $K + 1$ 行和 $K + 1$ 列的数表)

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

为了理解系统 (21.1) 作为时间函数的行为，莱斯利寻找一个几何级数递增或递减的解决方案 $P_n = r^n V$ ，数字 r 和向量 V 必须满足以下条件

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

¹ $P_{k,n+1} = M_{k,0} P_{0,n} + M_{k,1} P_{1,n} + \dots + M_{k,K} P_{K,n}$ 对所有 k 而言。

在这种情况下, r 被称为“特征值”, V 是矩阵 M 的“特征向量”。换句话说, 关键是找到年龄分布 V , 在每个时间步长上乘以常数 r 。按照洛特卡的术语, 这种分布被称为“稳定分布”。回到更常用的符号, 方程 (21.2) 可以改写为

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

由此可见

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

将其代入第一个方程, 简化为 V_0 并乘以 r^K , 莱斯利得到了特征方程

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

这是一个次数为 $K+1$ 的变量 r 的多项式方程, 所以有 $K+1$ 个实根或复数根 r_1, \dots, r_{K+1} 。此外莱斯利注意到 (使用笛卡尔的多项式符号规则), (21.3) 只有一个正实根, 称其为 r_1 。

莱斯利还提出, 在大多数生物学上的现实条件下 (使用佩龙和弗罗贝尼乌斯的正矩阵理论), 特征值 r_1 严格地大于所有其他实数或复数特征值的模数 (称它们为 r_2, \dots, r_{K+1})。此外, (21.3) 的所有根通常是不同的, 对于每个特征值 r_i , 可以找到一个相关的特征向量。设 Q 是大小为 $K+1$ 的方阵, 其 $K+1$ 列分别包含与 r_1, \dots, r_{K+1} 相关联的特征向量, 则 $MQ = QD$, 其中 D 是对角矩阵 $[r_1, \dots, r_{K+1}]$ 。

$$M = Q D Q^{-1}$$

和

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

注意, D^n 是对角矩阵 $[(r_1)^n, \dots, (r_{K+1})^n]$, 且

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

当 $n \rightarrow +\infty$ 时, 因为 $r_1 > |r_i|$ 对于所有的 $i \neq 1$ 。因此, 当 $n \rightarrow +\infty$ 的时候,

$$P_n / (r_1)^n \rightarrow Q \mathcal{D} Q^{-1} P_0.$$

年龄结构向量 P_n 的每个分量都像 $(r_1)^n$ 一样增加或减少, 如果 $r_1 > 1$, 则种群数量按指数增加; 如果 $r_1 < 1$, 则按指数减少。从方程 (21.3) 中, 我们可以很容易地证明, 当且仅当参数 \mathcal{R}_0 严格大于 1 时, 条件 $r_1 > 1$ 为真, 其中

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

请注意, $s_0 s_1 \dots s_{k-1}$ 是至少存活到 k 岁的概率。所以参数 \mathcal{R}_0 是一只雌性一生所生女儿的平均数, 类似于公式 (10.2)、(12.2) 和 (16.9)。本模型是洛特卡工作的一种离散时间的类似模型 (见第十章), 也是对欧拉工作的概括, 包括随年龄变化的生育率 (见第三章)。

莱斯利用一位美国同事发表的褐鼠生育率和存活率系数 f_k 和 s_k 的数据说明了他的方法。经过一些统计运算, 以合理的方式完成数据, 他得到 $\mathcal{R}_0 \approx 26$ 。

莱斯利对种群动力学问题的矩阵公式如今仍被许多生物学家使用, 现代计算机和科学软件可以计算任何矩阵的特征值和特征向量, 从而大大简化了计算过程。人们可以很容易地计算参数 \mathcal{R}_0 和增长率 r_1 。

第二次世界大战后, 莱斯利用他的方法计算了其他动物物种的增长率: 鸟类、甲虫等。他还研究了随机模型、物种间竞争模型和捕捉-再捕捉数据的分析。他于 1967 年退休, 同年查尔斯·埃尔顿也退休了。后来动物种群局不再是一个独立的研究中心, 它成为牛津大学动物学系的一部分。莱斯利于 1972 年去世。

进一步阅读

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

渗滤和流行病 (1957)

1957 年，哈默斯利和布罗德本特考虑了“流体”在一个无限的正方形网络中的传播，其中两个相邻节点以一定的概率连接。在可能的例子中，他们提到了果园中流行病的传播。他们表明，有一个临界概率，低于这个概率就不会有大规模的流行病发生，而高于这个概率流行病则会大规模发生。他们的文章是渗流理论的起点。

约翰·迈克尔·哈默斯利 (Hammersley) 1920 年出生于苏格兰，他的父亲在一家出口钢铁的美国公司工作。他开始在剑桥大学伊曼纽尔学院学习，但 1940 年不得不去参军，从事火炮计算的改进工作。1948 年完成学业后，他成为牛津大学设计和分析实验小组的助理。1955 年加入位于牛津附近哈维尔的原子能研究机构。



图 22.1:
哈默斯利 (1920–2004)

西蒙·拉尔夫·布罗德本特 (Broadbent) 生于 1928 年，他在剑桥学习工程学，在牛津大学马格达伦学院学习数学（在那里他还写诗），并在伦敦帝国学院开始攻读统计学博士学位，研究“对偏离

均匀分散的一些测试”。在攻读博士学位期间，他得到了英国煤炭利用研究协会的一些支持，研究可能与煤炭生产有关的统计问题。

1954年，由原子能研究机构主办的蒙特卡洛方法研讨会在伦敦皇家统计学会举行。这些方法由约翰·冯·诺依曼 (von Neumann) 斯坦尼斯·乌拉姆 (Ulam) 和尼古拉斯·梅特罗波利斯 (Metropolis) 在洛斯阿拉莫斯实验室于 20 世纪 40 年代发起，使用随机的计算机模拟来估计未知的数学量。哈默斯利在伦敦研讨会上提交了他与哈维尔的同事莫顿 (Morton) 合作准备的一篇文章，这篇文章也发表在《皇家统计学会杂志》上。在研讨会发言后的讨论中，布罗德本特提到了一个有趣的问题，可以用一些蒙特卡洛方法来研究：给定一个二维或三维的有规律的孔隙网络，使两个相邻的孔隙以概率 p 相连，如果从其中一个孔隙引入气体，那么网络中被气体填充的比例是多少？布罗德本特其实是在考虑为煤矿工人设计防毒面具，特别是考虑防毒面具发挥作用所需的孔隙大小。

随后，哈默斯利开始与布罗德本特一起研究这个防毒面具问题。他们意识到，这只是一个尚未被研究的问题系列的原型：一种“流体”（其含义取决于上下文）在随机介质中的确定性传播。哈默斯利将其称为“渗流”，类似于咖啡壶中发生的情况。在原子能研究机构，哈默斯利也有机会使用当时最强大的计算机来测试蒙特卡洛方法的渗流问题。

1957年，布罗德本特和哈默斯利终于发表了第一篇关于渗流的数学理论文章。在他们考虑的例子中，有一个是种群动态模型，即流行病在一个果园中的传播。假设一个很大的果园的树木被放置在一个正方形网络的节点上，在给定感染树的四棵最近的树中，每棵树都有概率 p 被感染。问题是，是否大量的树木会被感染，或者疫情是否会保持在局部范围内。当然，这取决于概率 p ，而概率 p 又与树木之间的距离，即网络网格的宽度有关。

布罗德本特和哈默斯利研究了极限情况，即果园是无限大的，覆盖整个平面，开始时只有一棵树被感染，设 $f(p)$ 为无限数量的树从

这个源头被感染的概率。人们期望 $f(p)$ 是 p 的递增函数, $f(0) = 0$, $f(1) = 1$ 。他们的主要结论是, 存在一个临界概率 p^* , $0 < p^* < 1$, 这样就

- 如果 $p < p^*$, 那么 $f(p) = 0$, 所以只有有限数量的树木被感染;
- 如果 $p > p^*$, 那么 $f(p) > 0$, 无限多的树木可能被感染。

证明涉及到要对比从传染源开始的不同“自避步道”的数量。这些路径穿过一定数量的相邻树 (记得每棵树有四颗相邻树), 而访问任何树不超过一次。长度 n 的自避路径是一条概率为 p^n 的感染路径, 因为感染可以以概率 p 从每一棵被访问的树传播到下一棵树。现在, 设 $q(j, n)$ 为概率, 即在所有 n 阶梯自避步道中, 正好有 j 这样的步道是感染路径。如果有无限多的感染树, 那么对于所有的整数 n , 至少存在一个 n 阶梯自避步道是感染路径。所以对于所有 n 来说,

$$0 \leq f(p) \leq \sum_{j=1}^{+\infty} q(j, n) \leq \sum_{j=1}^{+\infty} j q(j, n).$$

但是 $\sum_{j=1}^{+\infty} j q(j, n)$ 是长度为 n 的自避步道的预期感染路径数, 这个数等于 $p^n s(n)$, 其中 $s(n)$ 是 n 阶梯式自避步道的总数。哈默斯利可以在另一篇论文中证明, 当 $n \rightarrow +\infty$ 时, $s(n)$ 像 $e^{\kappa n}$ 一样增长, 其中 κ 称为连接常数。如果 $p < e^{-\kappa}$, 那么随着 $n \rightarrow +\infty$, $p^n s(n)$ 趋向于 0, 并且 $f(p) = 0$ 。因此 $p^* \geq e^{-\kappa} > 0$ 。

因此, 实际操作中, 树的间距不要太近, 以在发生疫情时将 p 控制在 p^* 以下为佳。但树木越近, 每公顷产量越高, 所以需找到一个折中的办法。

正如布罗德本特和哈默斯利所注意到的那样, 渗透过程中临界概率的存在与分支过程中阈值的存在有一定的相似性 (见第七章)。

我们可以尝试用数值方法来估计临界概率 p^* 。为此，固定一个 p 值，用一个大小为 $N \times N$ ， N 足够大的有限正方形网络来替代无限网络。例如，假设网络中间的树被感染了。有了计算机，人们可以随机选择哪些树可以感染其它树。图22.2显示了随机选择的感染路径，使用的是图中的边。在图22.2a 中， p 小于 p^* ，在图22.2b 中， p 大于 p^* 。我们可以很容易地确定哪些树会被感染：从位于中心的被感染的树开始，通过一条边的路径可以到达这些树。它们在图中用小黑方块标记。

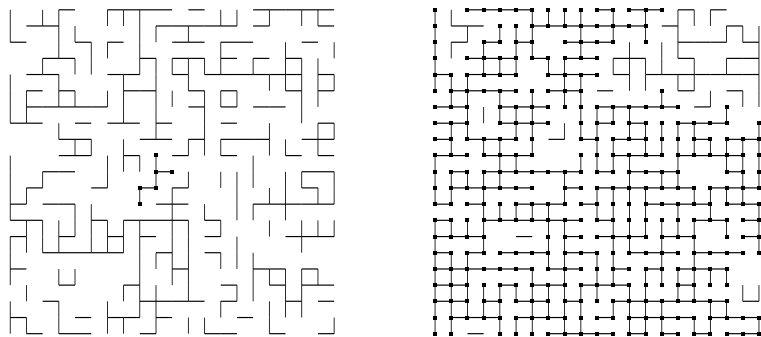


图 22.2: $p = 0.4$ [左] 或 $p = 0.55$ [右] 的渗流。

然后可以检查疫情是否至少已经到达 $N \times N$ 网络的边界。如果是这样，并且 N 足够大，可以认为被感染的树木的数量是“几乎无限的”。重复这种模拟很多次，就可以找到感染树的数量是无限的概率 $f(p)$ 的近似值（这就是蒙特卡洛方法）。最后，让 p 在 0 和 1 之间变化，可以得到阈值 p^* 的近似值，即如果 $p > p^*$ ，满足 $f(p) > 0$ 的最小的值。

布罗德本特和哈默斯利的文章只包含了阈值 p^* 存在的证明。在接下来的几年里，哈默斯利继续发展渗流的数学理论，而布罗德本

特则转向其他课题。随着 20 世纪 70 年代计算机的发展, 运行上述模拟变得更加容易 (图 22.3)。于是人们猜想, $p^* = 1/2$ 。这一结果最终在 1980 年由康奈尔大学的哈里·克斯汀 (Kesten) 证明。

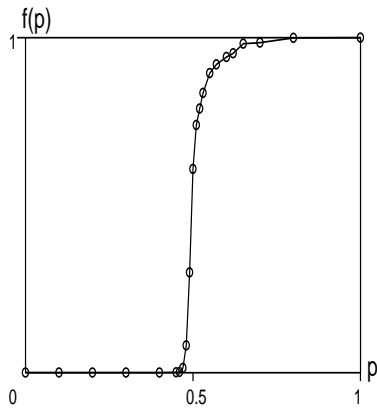


图 22.3: 无限多的树木被感染的概率 $f(p)$ 是 p 的函数。该曲线是在 200×200 的网络上运行 1000 次模拟得到的。

1959 年至 1969 年, 哈默斯利在牛津大学经济和统计研究所工作, 成为三一学院的研究员。1964 年, 他与大卫·汉斯科姆 (Handscomb) 合作出版了《蒙特卡洛方法》一书。1976 年, 他当选为英国皇家学会会员, 1987 年退休, 但他继续访问牛津工业与应用数学中心。2004 年哈默斯利去世。

布罗德本特于 1957 年在帝国理工学院获得博士学位。他在一家工业公司, 即联合玻璃瓶制造厂找到一份工作。在工业界工作十年后, 他开始是一家新闻机构, 伦敦新闻交易所工作, 该机构从事科学读者研究。1969 年, 该机构被美国广告公司李奥贝纳收购, 布罗德本特致力于研究如何衡量广告的有效性, 并就这一主题出版了几本书: 《花费广告的钱》(1975 年)、《广告预算》(1989 年)、《负责任的广告》(1997 年) 和《何时做广告》(1999 年)。1980 年, 他帮助创办了广告效果奖。之后在芝加哥李奥贝纳的总部担任了几年

的品牌经济总监，还经营着自己的咨询公司 (BrandCon Limited)，布罗德本特于 2002 年去世。

进一步阅读

1. Grimmett, G., Welsh, D.: John Michael Hammersley. *Biogr. Mem. Fellows R. Soc.* 53, 163–183 (2007)
2. Broadbent, S.R.: Discussion on symposium on Monte Carlo methods. *J. R. Stat. Soc. B* 16, 68 (1954)
3. Broadbent, S.R., Hammersley, J.M.: Percolation processes I: Crystals and mazes. *Proc. Camb. Philos. Soc.* 53, 629–641 (1957)
4. Broadbent, T.: Simon Broadbent – The man with a sense of fun who gave advertising a value. *Campaign*, 26 April 2002. www.campaign-live.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)

博弈论与进化 (1973)

1973 年，梅纳德·史密斯和普莱斯发表了一篇文章，分析了为什么动物在种内冲突中避免使用它们最危险的武器。他们的模型使用了博弈论，这是最早将这一数学理论应用于进化问题的模型之一。

约翰·梅纳德·史密斯 (Maynard Smith) 1920 年出生于伦敦。他的父亲是一名外科医生，在他 8 岁时去世。梅纳德·史密斯曾在伊顿学院学习，并在剑桥大学三一学院转向工程研究，当时他是英国共产党的成员。1939 年，战争爆发后，他欲自愿参军，但因视力不好被拒绝。他完成了他的工程学研究，并在军用航空器的设计方面工作了几年。最后他决定转向生物学，在伦敦大学学院学习遗传学，导师是霍尔丹。1952 年，他成为动物学讲师。1956 年匈牙利事件发生后，他退出了共产党。1958 年出版了第一部著作《进化论》，1965 年他成为新成立的苏塞克斯大学的生物学教授，随后又出版了另外两本书，《生物学中的数学思想》(1968 年) 和《进化论》(1972 年)。

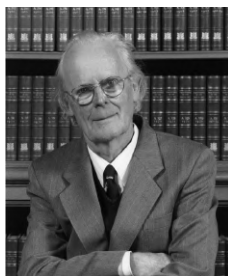


图 23.1: 梅纳德·史密斯 (1920–2004)

乔治·R·普莱斯 (Price) 1922 年生于美国。他在芝加哥大学

学习化学，在为制造原子弹的曼哈顿计划工作后，于 1946 年获得博士学位。1950 年，他成为明尼苏达大学的医学副研究员。后来他作为独立记者为多家杂志社工作，之后回到 IBM 从事研究工作。1967 年，在接受了甲状腺癌治疗后，他回到英国定居并转向研究一个完全不同的课题：进化生物学。从 1968 年起，他在伦敦大学学院的高尔顿实验室工作，在这个新领域的第一篇论文《选择和协方差》，在汉密尔顿 (Hamilton) 的帮助下发表于 1970 年的《自然》杂志上，其中包含了现在称为普莱斯方程的内容。

普莱斯还向自然杂志提交了另一篇论文，这次是关于动物冲突。由于它的格式不适合这个杂志，作为审稿人梅纳德·史密斯建议他准备一个较短的版本。普莱斯开始从事其它工作，而梅纳德·史密斯则开始自己发展普莱斯的想法，最后梅纳德·史密斯和普莱斯联合发表了一篇题为《动物冲突的逻辑》的文章，自然杂志于 1973 年发表，这篇文章对博弈论在进化生物学中的应用做出了有趣的贡献。在此之前，博弈论主要是为经济学和政治学而发展的，尤其是在约翰·冯·诺依曼和奥斯卡·摩根斯特恩 (Morgenstern) 1944 年出版的《博弈论与经济行为理论》一书之后。梅纳德·史密斯和普莱斯的出发点是以下问题：为什么同种动物之间的冲突，它们很少用自己掌握的“武器”（角、爪、毒液等）来杀死同族？按照达尔文生命斗争的观点，更具攻击性的动物应该赢得更多的战斗，并拥有更多的后代，从而导致“武器”的使用升级。请注意，当时正值冷战时期，所以这个话题也有政治色彩。

梅纳德·史密斯和普莱斯设想了一连串的游戏，在这些游戏中，两种动物可以竞争同一种资源，例如在有利的生存环境中争夺一块地盘。梅纳德·史密斯在 1982 年出版的《进化与博弈论》一书中使用了简化表述，即每种动物都采用“鹰战略”或者“鸽子战略”。在下文中，我们只谈鹰和鸽子，但我们指的是同一物种的动物所采取的策略。设 $V > 0$ 为资源的价值，即如果 \mathcal{R}_0 为动物的正常平均后代数量，则竞争的赢家平均拥有 $\mathcal{R}_0 + V$ 个后代。

如果一只鹰遇到另一只鹰，它们就会争夺资源：赢家得到价值 V 的资源，输家付出“成本” $C > 0$ 。两只鹰各自赢得竞争的概率等于 $1/2$ ，输掉竞争的概率亦相同。因此，两只鹰之间打斗的预期回报是 $\frac{1}{2}(V - C)$ 。然而，如果一只鹰与一只鸽子相遇，那么鹰获得资源 V ，鸽子不战而逃，成本为 0 。最后，如果两只鸽子相遇，其中一只鸽子得到资源 V ，另一只鸽子不战而逃，成本为 0 。两只鸽子各有相同的获胜概率 $1/2$ ，因此两只鸽子相遇时的预期报酬为 $V/2$ 。报酬可以概括为表23.1。

表 23.1: 鹰和鸽子之间博弈的预期收益。

	博弈苍鹰	博弈鸽子
苍鹰的收益	$\frac{1}{2}(V - C)$	V
鸽子的收益	0	$V/2$

更为普遍的，我们想象可以采取两种策略之一的个体之间的争斗，称它们为 1 和 2 ，其预期报酬矩阵为 $(G_{i,j})_{1 \leq i,j \leq 2}$ 。在上面的例子中，鹰遵循策略 1 ，鸽子遵循策略 2 ，

$$G_{1,1} = \frac{1}{2}(V - C), \quad G_{1,2} = V, \quad G_{2,1} = 0, \quad G_{2,2} = V/2.$$

在 1973 年的原文中，梅纳德·史密斯和普莱斯其实已经用计算机模拟测试了两种以上的可能策略（这些策略被称为“鹰”、“鼠”、“霸王”、“报复者”和“攻击者-报复者”）。

想象一下，现在有一个同种动物的大种群，在第 n 代中，鹰的比例为 x_n ，鸽子的比例为 $1 - x_n$ 。第 n 代中鹰的平均后代数量等于

$$R_1(n) = \mathcal{R}_0 + x_n G_{1,1} + (1 - x_n) G_{1,2}. \quad (23.1)$$

同样的，鸽子的平均后代数量等于

$$R_2(n) = \mathcal{R}_0 + x_n G_{2,1} + (1 - x_n) G_{2,2}. \quad (23.2)$$

因此，整个种群的平均后代数为

$$R(n) = x_n R_1(n) + (1 - x_n) R_2(n).$$

抛开有性繁殖可能带来的微妙因素，我们看到，鹰在下一代中的比例是

$$x_{n+1} = x_n R_1(n)/R(n). \quad (23.3)$$

因此，如果 $R_1(n) > R(n)$ ，那么 $x_{n+1} > x_n$ ；如果 $R_1(n) < R(n)$ ，则 $x_{n+1} < x_n$ 。有三种可能的稳定状态： $x = 0$ ， $x = 1$ 和

$$x^* = \frac{G_{1,2} - G_{2,2}}{G_{2,1} - G_{1,1} + G_{1,2} - G_{2,2}}$$

其中 $0 < x^* < 1$ 。在鹰和鸽子的博弈中，如果 $V < C$ ，则 $x^* = V/C < 1$ 。

事实上，显然 $x = 0$ 是 (23.3) 的稳态。如果 $x \neq 0$ 是另一个稳态，那么

$$R_1 = R = x R_1 + (1 - x) R_2.$$

所以要么 $x = 1$ ，要么 $R_1 = R_2$ 。后一种可能性相当于

$$x G_{1,1} + (1 - x) G_{1,2} = x G_{2,1} + (1 - x) G_{2,2},$$

从而得到稳态 x^* 。

稳态 $x = 1$ 对应的是 100% 的个体遵循策略 1 的种群，如果不是少数遵循策略 2 的个体入侵，这个稳态是稳定的。从 (23.3) 中，我们看到这个条件等同于所有 x_n 足够接近 1 时，皆有 $R_1(n) > R(n)$ 。由于 $R(n) = x_n R_1(n) + (1 - x_n) R_2(n)$ ，所以对于所有 x_n 足够接近 1 的情况下，这个条件变成了 $R_1(n) > R_2(n)$ 。观察 R_1 和 R_2 的表达式 (23.1)-(23.2)，我们得出的结论是：当且仅当以下两个条件之一得到满足时， $x = 1$ 是稳定的

- $G_{1,1} > G_{2,1}$;
- $G_{1,1} = G_{2,1}$ 和 $G_{1,2} > G_{2,2}$ 。

如果是这样, 则说策略 1 是一个进化稳定的策略。在鹰鸽博弈中, 条件 $G_{1,2} > G_{2,2}$ 始终为真。所以, 当且仅当 $G_{1,1} \geq G_{2,1}$, 即 $V \geq C$ 时, 鹰策略是进化稳定的。

稳态 $x = 0$ 对应的是所有个体都遵循策略 2 的种群, 如果我们交换指数 1 和 2, 这种情况与前一种情况是对称的。在鹰鸽博弈中, 我们有 $G_{1,2} = V > G_{2,2} = V/2$, 所以稳态 $x = 0$ 总是不稳定的。在鸽子群中引入少量的鹰, 则会导致鹰的逐步入侵。

同样可以证明, 只要 $0 < x^* < 1$, 第三个稳态 x^* 总是稳定的。在鹰鸽博弈中,

$$x^* = V/C$$

对应的是既有鹰又有鸽的混合种群。

总之, 在鹰鸽博弈中, 有两种情况。如果 $V \geq C$, 即如果资源的价值大于可能的成本, 那么只要初始条件 $x(0)$ 满足 $0 < x(0) < 1$, 种群会趋向于有鹰而无鸽的稳定状态。那么鹰的策略是一种进化上稳定的策略。相反, 如果 $V < C$, 那么种群会趋向于混合稳定状态。其中鹰的比例为 x^* , 鸽子的比例为 $1 - x^*$ 。所以这个模型确实可以解释为什么当 $V < C$ 时, 具有较少攻击性行为的个体可以生存。此外, 公式 $x^* = V/C$ 还表明, 失败者的成本 C 越高, 鹰在种群中的比例 x^* 越小。因此, 拥有最危险“武器”的物种很少将其用于种内争斗: 它们更喜欢无害的仪式性争斗, 在这种争斗中, 竞争动物试图给对方留下深刻印象, 但避免可能造成真正伤害的争斗。

1973 年梅纳德·史密斯和普莱斯原创文章讨论了进化稳定策略的概念, 主要使用计算机模拟动物竞争, 记录不同策略的回报。使用诸如 (23.3) 这样的动态方程的方法是后来发展起来的, 特别由泰勒 (Taylor) 和乔克 (Jonker) 提出。此后许多作者将博弈论的思想应用于进化生物学的问题, 或者反过来将动态进化的方法应用到博弈论的经典问题上。除了有关动物冲突的问题, 我们还可以举出亲代投资或性别比 (出生时雄性和雌性数量的比例) 的问题, 后者早在 1884 年就被卡尔·杜辛 (Düsing) 研究过, 罗纳德·费舍尔在

1930年出版的《自然选择的遗传理论》一书中也有研究。其他一些模型则侧重于“囚徒困境”或“石头—剪刀—布”游戏的动态方面。人们还意识到，进化稳定策略的概念与博弈论中的纳什均衡概念密切相关。

普莱斯曾是一个坚定的无神论者，1970年有过一次神秘的经历，皈依了基督教。1974年他放弃了研究，因为他觉得“[他]所做的那种理论性的数学遗传学与人类问题并不十分相关”。后来他把自己所有的东西都给了无家可归的人，几个月后自杀。

相比之下，梅纳德·史密斯继续这一思路的研究，并于1977年当选为英国皇家学会会员。他出版了很多书：《生态学模型》（1974年）、《性别的进化》（1978年）、《进化和博弈论》（1982年）、《生物学的问题》（1986年）、《达尔文说对了吗？》（1988年）和《进化遗传学》（1989）。他还与萨特马里（Szathmári）合作出版了《进化的主要转变》（1995年）和《生命的起源：从生命的诞生到语言的起源》（1999年）。他于1985年退休。1999年，他获得瑞典皇家科学院颁发的克拉福德（Crafoord）生物科学奖，以表彰他对“进化生物学概念发展的基本贡献”。2003年，他与哈珀（Harper）合作出版了《动物信号》一书。史密斯于2004年在苏塞克斯去世。

进一步阅读

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. Maynard Smith, J., Price, G.R.: The logic of animal conflict. *Nature* 246, 15–18 (1973)
5. Maynard Smith, J.: *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press (1982)

6. Schwartz, J.: Death of an altruist: Was the man who found the selfless gene too good for this world? *Lingua Franca* 10, 51–61 (2000)
bio.kuleuven.be/ento/pdfs/schwartz2000.pdf
7. Sigmund, K.: John Maynard Smith and evolutionary game theory. *Theor. Pop. Biol.* 68, 7–10 (2005)
8. Taylor, P.D., Jonker, L.B.: Evolutionary stable strategies and game dynamics. *Math. Biosci.* 40, 145–156 (1978)
9. Von Neumann, J., Morgenstern, O.: *Theory of Games and Economic Behavior*. Princeton University Press (1944) archive.org

混沌人口 (1974)

1974 年，澳大利亚物理学家、生态学家罗伯特·梅研究了离散时间逻辑方程，将其作为种群动态模型。他注意到，出现了意想不到的分叉，渐变行为甚至可能是混乱的。因此，即使是一个简单的确定性模型，长期预测也是不可能的。梅的文章是启动“混沌理论”的文章之一。

罗伯特·麦克雷迪·梅 (May) 1936 年出生于澳大利亚。1959 年在悉尼大学学习理论物理并获得博士学位后，他在哈佛大学的应用数学系工作了两年。回到澳大利亚后，他成为理论物理学教授。1971 年，在普林斯顿高等研究院访问时，他改变了研究课题，开始关注动物种群动力学。1973 年，他成为普林斯顿大学的动物学教授，同年出版了名为《模型生态系统的稳定性和复杂性》一书。



图 24.1:
罗伯特·梅 (1936-2020)

1974 年，梅在《科学》杂志上发表了题为《具有非重叠世代的生物种群：稳定点、稳定周期和混沌》的文章，其中表明，种群动力学中非常简单的数学模型可以以混沌的方式表现。

要了解这个问题的由来，必须要追溯到大约十年前。1963 年，在美国麻省理工学院 (M.I.T.) 工作的美国气象学家爱德华·洛伦

兹 (Lorenz) 在他的计算机上进行数值模拟时注意到, 一个只有三个微分方程的大气层简化模型可以以一种惊人的方式运行: 初始条件的微小变化可以完全改变模拟的最终结果, 从而也改变了气象预报。数学家亨利·庞加莱在研究了太阳系中的行星运动后, 实际上在二十世纪初就已经想到了这种可能性, 远远早于计算机时代。但在 20 世纪 70 年代初, 只有少数研究人员开始更仔细地研究这一奇怪特性。当时马里兰大学的詹姆斯·约克 (Yorke) 正在思考洛伦兹的工作, 并在此背景下引入了“混沌”一词, 他和他的学生李天岩一起写的《周期三意味着混沌》一文发表于 1975 年¹。

梅这一边, 更专注于模型,

$$p_{n+1} = p_n + a p_n(1 - p_n/K), \quad (24.1)$$

其中 a 和 K 为正参数, p_n 代表第 n 年的动物种群规模。当 p_n 与承载力 K 相对比较小时, 其动态接近于几何增长 $p_{n+1} \approx (1+a)p_n$ 。完整的方程是维尔赫斯特提出的逻辑方程的一种离散时间的模拟 (见第六章)。但与后者不同的是, 梅表明离散时间方程可以有一个更令人惊讶的行为, 用一个简单的袖珍计算器做加法和乘法就可以很容易地观察到这一点 (图 24.2)。梅纳德·史密斯在 1968 年出版的《生物学中的数学思想》一书中已经考虑过方程 (24.1)。但是, 尽管他尝试了几个 a 的数值, 却并没有意识到有一些特别的东西。

图 24.2 与梅的 1974 年文章中的图相似。表明当 $0 < a < 2$ 时, 种群 p_n 趋于稳定状态。当 $2 < a \leq 2.449$ 时 (上界 2.449 是一个近似值), 种群 p_n 趋向于周期为 2 的循环; 当 $2.450 \leq a \leq 2.544$ 时, 种群 p_n 趋向于周期为 4 的循环。当 $2.545 \leq a \leq 2.564$ 时, p_n 趋向于周期为 8 的循环等等。随着 n 的增加, p_n 趋向于周期为 2^n 的参数 a 的区间越来越小, 但永远不会超过 2.570。当 $a \geq 2.570$ 时, p_n 可以表现为“混沌”状态。

¹值得注意的是, 一个更普遍的结果由沙科夫斯基 (Sharkovskij) 在 1964 年证明, 但他发表在乌克兰数学杂志上的文章并不为人所知。

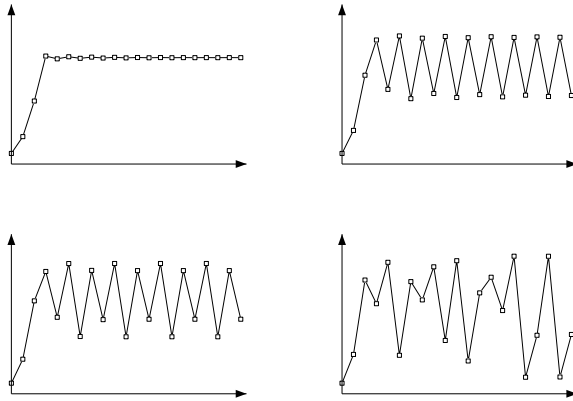


图 24.2: 在所有图中, n 在横轴上, p_n 在纵轴上, $p_0 = K/10$ 。这些线是通过连接坐标为 (n, p_n) 的点得到的。左上角: $0 < a < 2$ (稳态)。右上角: $2 < a \leq 2.449$ (周期为 2 的循环)。左下角: $2.450 \leq a \leq 2.544$ (周期为 4 的循环)。右下角: $2.570 \leq a \leq 3$ (混沌)。

1976 年梅写了一篇关于这个问题的评论, 发表在《自然》杂志上, 题为《具有非常复杂动态的简单数学模型》。在那里, 他不仅收集了自己的成果, 也收集了其他研究者的成果。首先, 设

$$x_n = \frac{a p_n}{K(1+a)}$$

和 $r = 1 + a$ (使 $r > 1$), 我们看到方程 (24.1) 可以改写成更简单的形式

$$x_{n+1} = r x_n (1 - x_n). \quad (24.2)$$

为了使这个方程在种群动力学中具有意义, x_n 对于所有 n 来说应该是正数。所以我们假设初始条件 x_0 满足 $0 \leq x_0 \leq 1$, 并且 $r \leq 4$ 。后一个条件保证了 (24.2) 的右边保持在 0 和 1 之间。值得注意的是, 早在 1947 年, 斯坦尼斯拉夫·乌拉姆和约翰·冯·诺依曼就已

经将混沌情况下的 $r = 4$ 用作随机数生成器。如果我们引入函数

$$f(x) = r x(1 - x),$$

那么方程 (24.2) 可以改写为 $x_{n+1} = f(x_n)$, 稳态是 $x = f(x)$ 的解。从图形上看, 这些曲线是 $y = f(x)$ 和 $y = x$ 的交点 (图 24.3)。请注意, $x = 0$ 总是一个稳定状态。由于 $r > 1$, 还存在另一个稳态 $x^* > 0$, 使得 $x^* = r x^*(1 - x^*)$, 即 $x^* = 1 - 1/r$ 。

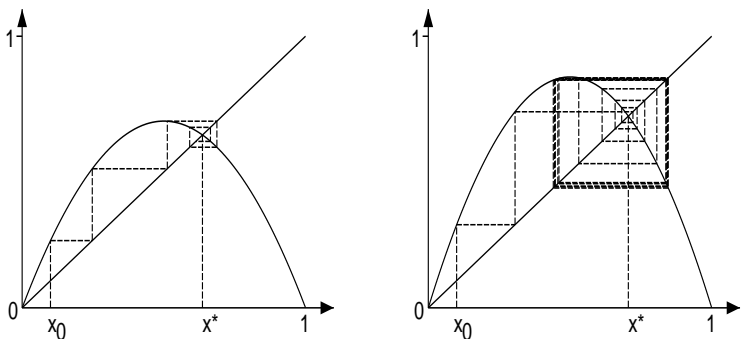


图 24.3: 函数 $y = f(x)$, 直线 $y = x$, 稳态 x^* , 序列由 $x_{n+1} = f(x_n)$ 定义。左边: $r = 2.75$, 序列趋于 x^* 。右边: $r = 3.4$, 稳态 x^* 是不稳定的, 序列趋向于周期 2。

因为 $r > 1$, 稳态 $x = 0$ 是不稳定的。事实上, 当 $x_n \approx 0$ 时, 我们有 $x_{n+1} \approx r x_n$, 所以 x_n 趋向于远离 0。至于稳态 x^* , 它只有在 $1 < r < 3$ 的情况下才是局部稳定的。

事实上, 设 $y_n = x_n - x^*$, 那么 (24.2) 等同于 $y_{n+1} = (2 - r - r y_n) y_n$ 。如果 x_n 接近 x^* , 那么 y_n 接近于 0, $y_{n+1} \approx (2 - r) y_n$ 。但是如果 $y_{n+1} = k y_n$, 那么 $y_n = k^n y_0$ 。所以当 $n \rightarrow +\infty$ 时,

$y_n \rightarrow 0$, 当且仅当 $-1 < k < 1$ 。这里, 当且仅当 $-1 < 2-r < 1$, 即 $1 < r < 3$ 时, 稳态 x^* 是局部稳定的。

当 $1 < r < 3$ 时, 可以证明对于所有初始条件 $0 < x_0 < 1$, 序列 x_n 确实趋向于 x^* (图24.3a)。但是当 $3 < r \leq 4$ 时, 会发生什么? 要回答这个问题, 首先要注意 $x_{n+2} = f(x_{n+1}) = f(f(x_n))$, 引入函数

$$f_2(x) = f(f(x)) = r^2 x(1-x)(1-rx(1-x))$$

并考虑方程 $x = f_2(x)$ 的解, 这被称为函数 $f_2(x)$ 的固定点。从图形上看, 这些点是曲线 $y = f_2(x)$ 和 $y = x$ 的交点 (如图24.4)。

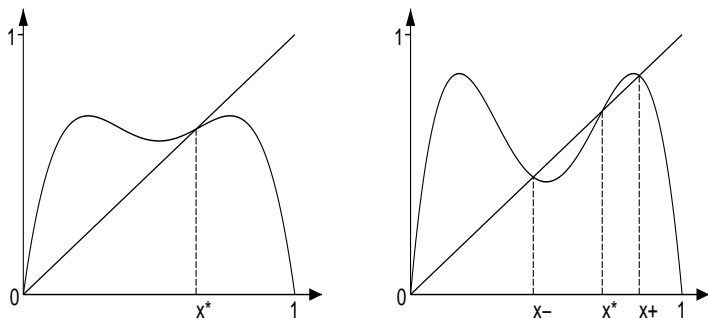


图 24.4: 曲线 $y = f_2(x) = f(f(x))$ 和 $y = x$ 以及稳态 x^* 。左边: $r = 2.75$ 。右边: $r = 3.4$ 和方程 $x = f_2(x)$ 的另外两个解 x_- 和 x_+ 。

如果 $x = f(x)$, 那么 $x = f(f(x)) = f_2(x)$ 。所以 $x = 0$ 和 $x = x^*$ 也是函数 $f_2(x)$ 的固定点。但当 $r > 3$ 时, 函数 $f_2(x)$ 有另外两个固定点, x_- 和 x_+ , 使得 $f(x_-) = x_+$, $f(x_+) = x_-$ 。

事实上, 我们注意到

$$f_2'(x) = f'(f(x)) f'(x),$$

所以 $f_2'(x^*) = [f'(x^*)]^2$ 。但

$$f'(x) = r(1 - 2x), \quad x^* = 1 - 1/r,$$

所以

$$f'(x^*) = 2 - r, \quad f_2'(x^*) = (2 - r)^2.$$

因此函数 $f_2(x)$ 在 $x = x^*$ 处的斜率是这样的, 当 $r > 3$ 时, $f_2'(x^*) > 1$ 。但由于 $f_2(0) = 0$, $f_2'(0) = r^2 > 1$, $f_2(1) = 0$, 我们从图中24.4b 可以看出, 方程 $x = f_2(x)$ 必然还有两个解 x_- 和 x_+ , 其中 $0 < x_- < x^*$ 和 $x^* < x_+ < 1$ 。另一种得出同样结论的方法是解方程 $x = f_2(x)$, 它是一个 4 次的多项式方程, 有两个已知根: $x = 0$ 和 $x = x^*$ 。另外两个解 x_- 和 x_+ 是如下多项式的根

$$x^2 - \frac{1+r}{r}x + \frac{1+r}{r^2} = 0. \quad (24.3)$$

如果判别式为正值, 即如果 $r > 3$, 它们就是实数。由于

$$f_2(f(x_-)) = f(f(f(x_-))) = f(f_2(x_-)) = f(x_-),$$

所以 $f(x_-)$ 也是 $f_2(x)$ 的固定点。但 $f(x_-) \neq x_-$ 因为 x_- 不是 $f(x)$ 的固定点。此外我们有 $f(x_-) \neq x^*$, 因为否则我们会

$$x_- = f(f(x_-)) = f(x^*) = x^*.$$

由于 $f(x_-) \neq 0$, 我们得出 $f(x_-) = x_+$ 的结论。同理, $f(x_+) = x_-$ 。

因此对于 $r > 3$, 我们看到, 例如 $x_0 = x_-$, 那么 $x_1 = x_+$,

$x_2 = x_-$, $x_3 = x_+$, 等等。我们还可以证明, 对于几乎每一个初始条件 $0 < x_0 < 1$, 序列 x_n 随着 $n \rightarrow +\infty$ 趋向于周期为 2 的循环 $(x_-, x_+, x_-, x_+ \dots)$ (图24.3b 和 24.4b)。只要 r 低于临界值 $r_1 = 1 + \sqrt{6} \approx 3.449$, 其中 $f'_2(x_-) = -1$, 这个周期就会保持稳定。

事实上, 通过使用 (24.3), 我们可以看到

$$\begin{aligned} f'_2(x_-) &= f'(f(x_-)) f'(x_-) = f'(x_+) f'(x_-) \\ &= r^2 (1 - 2x_+)(1 - 2x_-) = r^2 (1 - 2(x_+ + x_-) + 4x_+x_-) \\ &= r^2 \left(1 - 2 \frac{1+r}{r} + 4 \frac{1+r}{r^2} \right) = -r^2 + 2r + 4. \end{aligned}$$

所以如果 $-r^2 + 2r + 5 = 0$, 特别是 $r = 1 + \sqrt{6}$, 则 $f'_2(x_-) = -1$ 。

对于 $r_1 < r < r_2$, 一个周期为 4 的循环变得稳定: 如下函数有四个新的固定点出现 (图24.5a)

$$f_4(x) = f_2(f_2(x)) = f(f(f(f(x)))).$$

对于 $r_2 < r < r_3$, 它是一个长度为 8 的循环, 依此类推。当 $n \rightarrow +\infty$ 时, 数字 r_n 趋向于一个极限 $r_\infty \approx 3.570$ 。当 $r_\infty < r \leq 4$ 时, 系统甚至可以是混沌的! 图中24.5b 显示的是分支图, 它给出了动力学的复杂性的一个概念²。

梅最后强调, 即使是非常简单的动力系统也会有非常复杂的行为。这并不是专门针对方程 $x_{n+1} = r x_n (1 - x_n)$, 同样的“倍周期序列”导致的混沌现象也出现在其他具有“凸点”形状的函数 $f(x)$ 的方程中。例如, 在种群生物学中使用的另一个方程就是这种情况: $x_{n+1} = x_n \exp(r(1 - x_n))$ 。

这项研究表明, 如果许多有关人口动力学的数据集难以分析, 人们不应感到惊讶。该模型还表明, 确定性和随机性模型之间的区

² 这张图是通过为每个给定的 r 值绘制坐标为 $(r, x_{200}), (r, x_{201}), \dots, (r, x_{220})$ 的点得到的, 其中 $x_{n+1} = f(x_n)$, $x_0 = 0.1$ 。如果 x_n 趋向于稳定状态, 我们在图中只看到一个点。如果 x_n 趋向于一个周期为 2 的循环, 我们看到的是两个点, 依此类推。

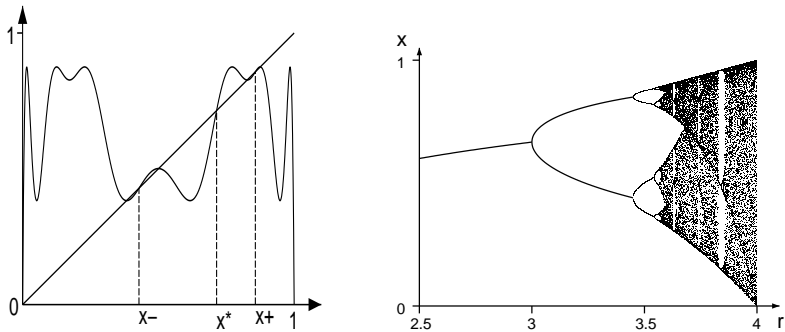


图 24.5: (a) 当 $r = 3.5$ 时, 曲线 $y = f_4(x)$, 直线 $y = x$ 。除了 x^* 、 x_+ 和 x_- 之外, 还有四个不易区分的固定点。(b) 方程的分支图 (24.2)。

别并不像以前认为的那样明显: 即使是一个简单的确定性模型, 如果参数处于混沌状态, 也不可能对长期进行预测。

1979 年, 梅当选为英国皇家学会会员。1988 年至 1995 年, 他在牛津大学和伦敦帝国学院任教授。1995 年至 2000 年, 他是英国政府的首席科学顾问。1996 年, 他获得克拉福德奖, “以表彰他对种群、群落和生态系统动态的理论分析的开创性生态学研究”。他从生态学转向流行病学和免疫学, 出版了两本书: 《人类传染病》, 1991 年与罗伊·安德森 (Anderson) 合著; 《病毒动力学, 免疫学和病毒学的数学基础》, 2000 年与马丁·诺瓦克 (Nowak) 合著。后一本书分析了免疫系统细胞与艾滋病病毒之间的相互作用, 将其视为某种捕食者—猎物系统 (见第十三章)。从 2000 年到 2005 年, 梅是英国皇家学会的主席。他于 1996 年被授予爵位, 2001 年成为终身贵族。罗伯特·梅于 2020 年去世。

进一步阅读

1. Gleick, J.: *Chaos, Making a New Science*. Viking Penguin (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 (1908) gallica.bnf.fr
10. Sharkovsky, O.M.: Co-existence of cycles of a continuous mapping of a line onto itself. *Ukr. Math. J.* 16, 61–71 (1964)
11. Ulam, S.M., von Neumann, J.: On combination of stochastic and deterministic processes. *Bull. Amer. Math. Soc.* 53, 1120 (1947) ams.org

中国的独生子女政策 (1980)

1980 年，宋健和他的合作者，曾是控制理论应用于空域工程的专家，计算出如果中国的出生率保持在目前的水平，21 世纪的人口将达到 20 亿以上。他们的计算结果是基于一个年龄结构的数学模型，有助于政府决定实行独生子女政策。

宋健 1931 年出生于中国山东省荣成市。20 世纪 50 年代，他在苏联鲍曼莫斯科国立工业大学和莫斯科国立大学数学与力学系学习。然后他回到中国，成为中国科学院数学研究所控制论研究办公室的负责人。他是控制理论在导弹制导中应用的专家。他还曾在第七机器制造部工作，该部后来改名为航空航天部。1978 年，他开始关注控制理论与人口学之间的联系。



图 25.1: 宋健

为了理解宋健在人口动力学方面的工作背景，我们首先应该对“控制理论”有一个概念。它是对动态系统的研究，这些系统的行为取决于一些参数，随着时间的推移，这些参数可以被修改，以优化一个特定的标准。这一理论在美国和苏联的太空项目中得到了特别的发展。事实上，工程师们必须“控制”航天飞机的轨迹，以便将

卫星送入环绕地球的轨道。但其应用并不限于物理或工程问题。生育控制政策也可以被视为数学意义上的某种最优控制问题。

我们还应该提及一篇题为《增长的极限：为罗马俱乐部的人类困境项目编写的报告》，该报告于 1972 年发表，由麻省理工学院的一个小组撰写。这项研究是以世界经济增长的数学模型为基础，考虑到自然资源、人口数量和污染等因素。报告认为，由于不可再生资源耗尽，人口的粮食缺乏或污染过度，世界经济正在走向一场灾难。自愿限制生育是提议的解决办案之一。总而言之，它是马尔萨斯论点的一种现代版。1970 年代，该报告在西方得到了广泛的响应。

自 1949 年中华人民共和国成立以来，除了灾难性的“大跃进”阶段，中国的出生率一直很高。1970 年代中期，中国正从文化大革命中缓慢恢复。计划生育敦促女性推迟生育，延长连续两次生育的间隔时间，并减少生育。1976 年毛泽东去世后，邓小平成为新的领导人，1978 年开始实施“四个现代化”政策：农业、工业、科技和国防。当时，中国人口的规模和增长被认为是这些现代化的重要障碍。在此之前一直致力于军事应用的科学家们被鼓励为这一难题寻找解决方案。

这种背景下，宋健于 1978 年前往赫尔辛基参加国际自动控制联合大会，在那里他注意到，欧洲的一些研究人员一直在尝试将控制理论应用于人口问题，认为严格的生育控制可以最终防止《增长的极限》报告中所提及的灾难。回到中国，他成立了一个专家组，包括他的同事于景元和计算机专家李光远，将这种数学模型应用于中国人口的相关数据。当时中国与世界其他国家之间的科学交流非常少，研究小组以洛特卡和麦肯德里克的方式重新开发了描述人口年龄结构演变的方程（见第十章和第十六章）。使用一个连续时间模型，设

- $P(x, t)$: 在时间 t 时年龄为 x 的人口数量；
- $m(x)$: x 岁时的死亡率；
- $P_0(x)$: 人口在 $t = 0$ 时的年龄结构；

- $b(t)$: 女性在时间 t 的总生育率, 即如果特定年龄段的生育率保持在时间 t 的水平, 女性一生中会有的平均子女数;
- f : 女性生育的比例;
- $h(x)$: 孩子出生时母亲年龄的概率分布图,

$$\int_0^{+\infty} h(x) dx = 1.$$

有了这些符号和假设, 年龄结构的演变可以用偏微分方程来模拟

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

初始条件为 $P(x, 0) = P_0(x)$, 边界条件为

$$P(0, t) = b(t) f \int_0^{+\infty} h(x) P(x, t) dx,$$

其中 $b(t)$ 为待控制参数。如果女性的总和生育率是恒定的, 且高于临界阈值

$$b^* = 1 / \left[f \int_0^{+\infty} h(x) e^{-\int_0^x m(y) dy} dx \right],$$

那么人口就会成指数增长。这个标准与洛特卡用公式 (10.2) 得到的标准相似。宋健团队还考虑了该模型的时间离散版本, 这与莱斯利的模型类似 (见第二十一章)。设 $P_{k,n}$ 为第 n 年的 k 岁人口, 同样引入 m_k , b_n 和 h_k , 那么

$$P_{k+1, n+1} = (1 - m_k) P_{k, n}, \quad P_{0, n+1} = b_n f \sum_{k \geq 0} h_k P_{k, n}.$$

从抽样调查中得知死亡率 m_k (图25.2a), 女性出生比例 $f \approx 0.487$, 母亲的年龄分布 h_k (图中25.2b), 初始条件 $P_{k,0}$ 即 1978 年的人口年龄结构 (图中25.3a), 改变总和生育率 b (假设每次模拟都是恒定的), 宋健的团队可以对国家的人口进行预测, 时间跨度为 100 年, 从 1980 年到 2080 年 (图中25.3b)。

考虑到所需的数千次加法和乘法 (年份 n 在 0 到 100 年之间, 年龄 k 在 0 到 90 岁之间), 需要一台计算机。当时的中国, 除了为

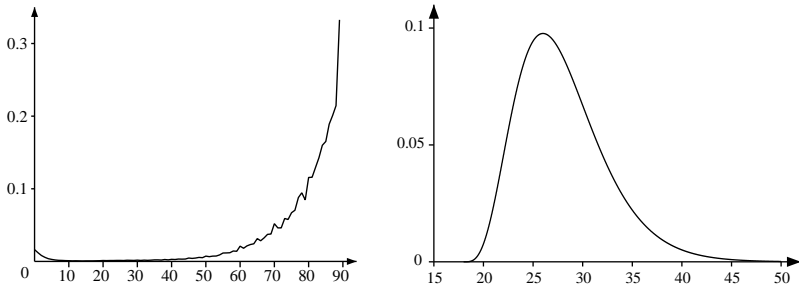


图 25.2: (a) 1978 年死亡率 (每年) 与年龄的关系。(b) 1978 年生育率 (每年) 随年龄变化的平滑形状。

部队工作的人，很少有人能接触到这种设备，导弹制导方面的权威专家宋健是其中之一。

预测表明，即使中国保持 1978 年的每名妇女 $b = 2.3$ 的生育率，略高于估计为 $b^* = 2.19$ 的临界值，人口也将从 1980 年的 9.8 亿增加到 2080 年的 21.2 亿。但中国已经使用了几乎所有可以用于农业的土地。由于沙漠化和城市化，它甚至有失去部分土地的趋势。如果农业产量的进步跟不上，如何养活这样的人口？这也是马尔萨斯在两个世纪前考虑的问题。以 1975 年的生育率 $b = 3.0$ 计算，2080 年中国人口甚至可以达到 42.6 亿。如果 $b = 2.0$ ，人口将在 2050 年左右达到最高的 15.3 亿，然后开始略微减少。在 $b = 1.5$ 的情况下，2030 年左右将达到 11.7 亿的最高值。如果 $b = 1.0$ ，最高值将只有 10.5 亿，将在 2000 年左右达到。根据这一假设，人口到 2025 年才会恢复到 1978 年的水平。

这项工作最令人惊讶的部分是它的实际后果，它在人口动力学数学史上具有无可比拟的重要性。事实上李光远于 1979 年 12 月在四川成都市举行的人口问题研讨会上展示了团队的模拟结果¹。1980 年 1 月，宋健、于景元和李光远在一份中国经济学杂志上发表了这

¹这里和下面，我们总结一下苏珊·格林哈尔格 (Greenhalgh) 的详细叙述。[1,2]

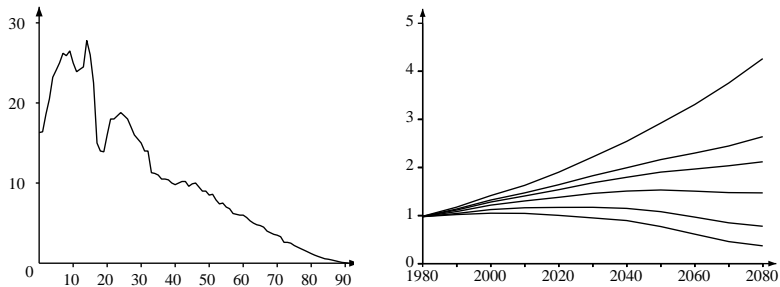


图 25.3: (a) 1978 年的年龄金字塔。横轴: 年龄。纵轴: 人口 (百万)。(b) 根据对每位女性平均子女数的不同假设进行的人口预测 (单位: 10 亿)。从下到上: $b = 1.0; 1.5; 2.0; 2.3; 2.5; 3.0$ 。

些结果, 并顺便倡导了独生子女政策。他们还将自己的文章《关于中国人口发展问题的定量研究报告》寄给了中国的顶级科学家钱学森, 钱学森将其转交给了计划生育管理部门的负责人。宋健团队的成果给大多数政治领导人留下了深刻印象。尽管马克思曾写到 (见第五章), 这些人已经确信了加强生育控制的必要性, 但在控制程度上仍然犹豫不决。1980 年 2 月, 国务院和党中央为 2000 年的中国人口设定了 12 亿的目标。1980 年 3 月, 《人民日报》刊登了宋健团队的成果。4 月, 一个由政治领导人和人口专家组成的委员会研究了人口增长对环境和经济的影响, 认为要达到邓小平提出的 2000 年人均收入目标, 有必要实行独生子女政策。该政策于同年 9 月正式实施, 《人民日报》第一版刊登了一封向民众解释这一政策的公开信。

到 1983 年, 仍然会有许多未经批准的生育, 于是政府决定对每对已经有两个孩子的夫妇中的一人进行绝育手术, 并对每一次违禁的怀孕进行阻断。但是从 1984 年开始, 允许只有一个女儿的农村夫妇生育二胎。政府对生育一胎以上的夫妇采取了严厉的压制措施: 政府工作人员可能会失去工作, 要想办理二胎入学的行政证件, 必

须缴纳昂贵的罚款等等。总之，在数学建模史上很难再找到一个具有如此强烈社会影响的例子。当然，宋健及其合作者的工作只是导致选择独生子女政策的因素之一，但它似乎发挥了重要作用。2015年，中国开始允许二胎生育。

与前几章一样，数学模型的作用可能是一个值得关注的话题。从现实生活出发建立一个模型，可以进行数学分析，也可以用计算机进行模拟。当一些参数变化时，人们可以了解模型的表现，然而数学并不能说明这个模型是否是现实生活的忠实写照，也可能一些非常重要的方面被忽略了。有些模型还包含一个目标函数，例如将中国人口控制在12亿以下，数学并不能说明这个目标是否合适²。

1980年，宋健与人合著了中国航天之父钱学森的《工程控制论》一书的新版。随后，他担任了各种高级政治职务：航天部副部长、总科学家工程师（1981–1984），中共中央委员（1982–2002），国家科委主席（1985–1998），国务委员（1986–1998）等。他还出版了另外两本被翻译成英文的著作：《中国人口控制》（1985年，与段志贤、于景元合著）和《人口系统控制》（1988年，与于景元合著）。这些著作发展了应用于人口动态的最优控制理论。宋健于1991年当选为中国科学院院士，1994年当选为工程院院士，1998年至2002年担任该院院长。

进一步阅读

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*. University of California Press (2008)
3. Meadows, D.H., Meadows, D.L., Randers, J., Behrens, W.W.: *The Limits to Growth*, 2nd edn. Universe Books (1974)
4. Song, J.: Selected Works of J. Song. *Science Press*, Beijing (1999)

²中国2000年的人口估计为12.64亿。1980年至2000年间，人均收入大约从200美元增加到1000美元。同时，主要由于针对胎儿性别的选择性人工流产，性别比例已变得极其偏向于男孩。

5. Song, J.: Some developments in mathematical demography and their application to the People's Republic of China. *Theor. Popul. Biol.* 22, 382–391 (1982)
6. Song, J., Yu, J.: *Population System Control*. Springer (1988)

当代的一些问题

本章简要介绍了当代数学人口动力学的一些问题：人口学中的人口老龄化；流行病学中的新发疾病（艾滋病、SARS 非典、病媒传染病……）和疫苗接种政策；生态学中的渔业政策；人口遗传学中的转基因生物的扩散。报告中提到了在法国从事这些问题建模的专门机构，研究工作的各个方面也得到了强调。

本章简要概述了当代人口动力学数学模型的研究。这个课题相当大，在此仅举法国研究人员开展研究的几个例子。

在人口统计学中，过去几十年来出现了一个相对较新的问题：人口老龄化。这个问题不仅在法国（图 26.1），而且在许多其他欧洲国家和日本都是一个值得关注的话题。它具有重要的经济和社会后果：养老金制度，移民政策等。在法国，国家人口研究所（INED）和国家统计和经济研究所（INSEE）开发了试图分析老龄化现象的数学模型。人口预测的困难之一在于，出生率可能会随着时间的推移而有很大的变化，即使提前十年也无法预见。如果我们回顾一下 1968 年对 1985 年法国人口的预测，就会发现这一点尤为突出：这些预测未能预见到 1970 年代出生率的下降。回顾一下所有基于数学模型的预测，特别是那些在媒体上得到回应但被事实证明是错误的预测，将会很有意思。这将抵消本书给人的“进步”印象，这种印象在阅读了中国独生子女政策的章节后，可能已经让读者产生了怀疑。关于后者，现在有一个新的问题引起了人们的关注：如何放松政策以避免在未来几十年内出现快速的老齡化现象。数学模型再次为辩论做出了贡献。

在流行病学方面，近三十年来全球出现的新问题中，艾滋病流

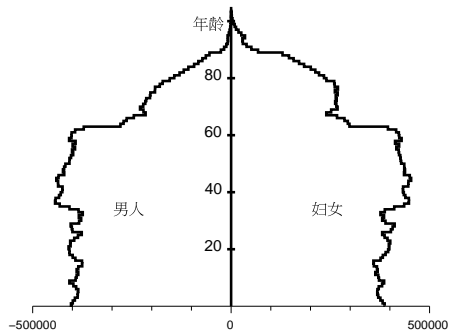


图 26.1: 2010 年 1 月 1 日法国人口的年龄金字塔。资料来源: www.insee.fr.

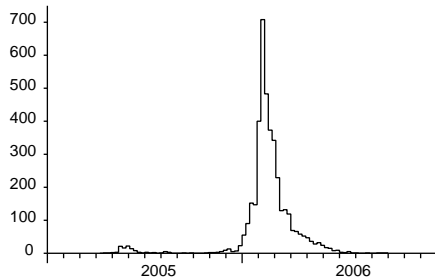
行的发展尤为突出。一些模型试图猜测该流行病在近年来感染的国家如俄罗斯、印度或中国的未来，很难预测这种流行病是否会像西欧和北美那样放缓，或者像一些撒哈拉以南的国家那样达到人口的重要比例。其他新出现的疾病，例如非洲的埃博拉病毒、北美的西尼罗河热、SARS(严重急性呼吸系统综合症)、禽流感、基孔肯雅病毒或 H1N1 流感等，都已经用数学模型进行了仔细研究，但不可否认的是收效甚微。

对于 SARS，建模的一个难点是疫情在每个国家内都相对有限，但可以在国家之间迅速蔓延（香港和中国、新加坡、加拿大……）。每一个新的重点地区，疫情曲线的随机性是不容忽视的，正如我们在第十六章和第二十二章看到的，随机模型通常更难处理。

对于 2005 年至 2006 年发生在留尼汪岛（法国在印度洋的海外领地）的基孔肯雅病毒流行，一些模型受到了罗斯的疟疾模型的启发（见第十二章），这两种疾病是由蚊子传播的。需要考虑的一个重要方面是季节性的影响。事实上，南方冬季蚊子数量减少，从而减少了疾病的传播。这可以从图 26.2 中看到，该图显示了由大约 30 名全科医生组成的小型网络每周报告的新病例数量，该网络仅覆盖了该岛人口的一小部分。在 2005 年 9 月和 10 月的几个星期里，该网络没有发现任何新的病例，但疾病的传播仍在继续。国家健康与医

学研究所 (INSERM) 和热带研究所 (IRD) 建立了该流行病的数学模型, 尽管有这些模型, 没有人能够预见疫情不会在 2005 年南部冬季结束之前消失。当时它只感染了几千人, 最后岛上几乎三分之一的人口被感染, 也就是大约 26.6 万人。这表明, 如果还有必要的话, 预测流行病的未来可能是相当困难的, 而且在流行病的早期并不那么容易区分它是大流行病还是小流行病。我们可以把它与天气预报相提并论。天气预测如今依赖于对海洋和大气的复杂数学模型的密集计算机模拟, 然而超过几天的预测也是不可靠的。

图 26.2: 2005-2006 年留尼汪岛的基孔肯雅流行病。一个小型的医生网络每周报告的新病例数量与时间的关系。2005 年 5 月达到第一个小高峰, 2006 年 2 月达到第二个大高峰。该图中的数字需乘以 67 左右, 才能得到疫情的真实规模。资料来源 www.invs.sante.fr。



从更多的理论角度来看, 基孔肯雅病毒的流行提出了一个问题, 即如何在假设环境具有季节性 (如周期性) 波动的模型中调整基本传染数 \mathcal{R}_0 的概念。这种适应并不那么简单, 这引起了人们对 \mathcal{R}_0 参数如何用于其他受季节性影响的流行病的关注, 如 2009 年的 H1N1 流感大流行。

建模者试图分析的另一个日益受到关注的问题是耐药性 (抗生素、抗疟药……)。还是在流行病学方面, 自丹尼尔·伯努利和达朗贝尔时代以来反复出现的问题, 即当注射疫苗具有潜在风险时, 如何平衡成本和收益, 仍然存在争议, 而且随着对风险的敏感性的变化, 可能永远如此。因此, 在有人提出乙型肝炎疫苗可能在极少数情况下引起严重的并发症后, 法国卫生部于 1998 年停止了在学校

的疫苗接种活动，尽管与感染乙型肝炎病毒后死亡的风险相比，这种风险似乎可以忽略不计。

生态学上，对鱼类种群动态的研究仍然存在许多问题，然而它被认为是选择捕捞配额和其他限制的科学依据。比斯开湾小公鱼和地中海的红金枪鱼的过度捕捞只是最近的两个例子。鱼类资源的估计往往是不可靠的，使用这种数据的模型必须谨慎考虑。在法国，这种类型的研究主要由海洋开发研究所 (IFREMER) 进行。一些数学模型在国际捕鲸委员会过去的决定中也发挥了作用。

在种群遗传学中，转基因生物的扩散也是一个有争议的话题，一些研究人员试图使用受费舍尔启发的“反应—扩散”模型进行研究 (见第二十章)。这是国家农艺学研究所 (INRAE) 的研究领域。

在更多的理论研究方面，我们可以提到：

- 偏微分方程的研究，如扩散方程 (见第二十章) 或年龄结构方程 (见第十六章)；
- 关于有无空间维度的随机模型的研究 (见第十六和第二十二章)，包括那些对流行病传染建模的随机网络和那些寻找确定性近似值的工作。

这类研究主要由应用数学家来进行。近年来，法国大学和其他高等教育机构开设了多门生物数学的硕士课程。

与其他科学领域一样，人口种群动态的数学研究主要是通过以下方式组织的：

- 学术协会：荷兰理论生物学会 (自 1970 年起)、数学生物学会 (1973 年)、中国生物数学学会 (1985 年)、法语生物学会 (1985 年)、日本数学生物学会 (1989 年)、欧洲数学和理论生物学会 (1991 年) 等；
- 专业期刊：*Acta Biotheoretica* (自 1935 年起)、*Bulletin of Mathematical Biology* (1939)、*Mathematical Biosciences* (1967)、

Journal of Mathematical Biology (1974)、*Mathematical Medicine and Biology* (1984)、《生物数学学报》(1985)、*Mathematical Population Studies* (1988)、*Mathematical Biosciences and Engineering* (2004)、*International Journal of Biomathematics* (2008)、*Biomath* (2012) 等；

- 会议：数学生物学会年会，数学和计算人口动力学，欧洲数学和理论生物学会会议等。

我们只提到了那些明确声称处于数学与其在人口种群动力学的应用之间的接口元素。但是对于每个特定领域(人口统计学、生态学、人口遗传学、流行病学等)，我们可以找到类似的内容，并有不同规模的数学模型。

最后，请有兴趣的读者看一下万维网上的原始文章，每章末尾的参考文献中给出了地址。正如罗纳德·费舍尔曾经写过的关于孟德尔的文章：

“由于教师使用二手材料，以及随之而来的对过去伟大发现所处的环境和知识氛围的遗忘，科学史遭受了巨大的损失。第一手的研究总是具有启发性的，而且往往……充满了惊喜。”

进一步阅读

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/

图片

- 第5页: 托马斯·默里 (约 1687 年) 的画像, 由伦敦皇家学会收藏。Chapman, S.: Edmond Halley, F.R.S. 1656–1742. *Notes Rec. R. Soc. Lond.* 12, 168–174 (1957) © The Royal Society.
- 第11页: 巴塞尔艺术博物馆收藏的伊曼纽尔·汉德曼 (1753) 的肖像。*Leonhard Euler 1707–1783, Beiträge zu Leben und Werk.* Birkhäuser (1983)
- 第17页: 曾经在圣彼得教堂的画像, 据推测在 1945 年柏林之战中被毁。Reimer, K.F.: Johann Peter Süßmilch, seine Abstammung und Biographie. *Arch. soz. Hyg. Demogr.* 7, 20–28 (1932)
- 第24页: 巴塞尔自然历史博物馆收藏的约翰·尼克劳斯·格罗斯 (约 1750–1755) 的肖像。Speiser, D.: *Die Werke von Daniel Bernoulli*, Band 2. Birkhäuser (1982)
- 第31页: 巴黎卢浮宫博物馆收藏的莫里斯·昆廷·德拉图尔的肖像 (1753)。
- 第35页: 约翰·林内尔的画像 (1833 年), 由英国海利伯里学院拥有。Habakkuk, H.J.: Robert Malthus, F.R.S. (1766-1834). *Notes Rec. R. Soc. Lond.* 14, 99–108 (1959)
- 第39页: 弗拉芒的雕刻 (1850)。Quetelet, A.: Pierre-François Verhulst. *Annu. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 16, 97–124 (1850)
- 第45页: Heyde, C.C., Seneta, E.: *I. J. Bienaymé, Statistical Theory Anticipated.* Springer (1977) © Académie des sciences.
- 第50页: Bateson, W.: *Mendel's Principles of Heredity.* Cambridge University Press (1913)
- 第55页: Pearson, K.: *The Life, Letters, and Labors of Francis Galton*, vol. 1. Cambridge University Press (1914)
- 第55页: 剑桥大学三一学院图书馆中的沃森肖像。Kendall, D.G.: Branching processes since 1873. *J. Lond. Math. Soc.* 41, 385–406 (1966)
- 第62. Alfred J. Lotka 文件。© Princeton University Library.
- 第67页: Titchmarsh, E. C.: Godfrey Harold Hardy 1877–1947. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 6, 446–461 (1949)

- 第71页: Stern, C.: Wilhelm Weinberg. *Genetics* 47, 1–5 (1962)
- 第74页: G.H.F.N.: Sir Ronald Ross 1857–1932. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 1, 108–115 (1933) © The Royal Society.
- 第83页: Whittaker, E.T.: Vito Volterra 1860–1940. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 3, 690–729 (1941)
- 第88页: Yates, F., Mather, K.: Ronald Aylmer Fisher, 1890–1962. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 9, 91–120 (1963) © The Royal Society/Godfrey Argent Studio.
- 第92页: Yates, F.: George Udny Yule. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 8, 308–323 (1952)
- 第101页: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.): *Statisticians of the Centuries*. Springer (2001)
- 第112页: britannica.com/EBchecked/topic/252257/J-B-S-Haldane © Bassano and Vandyk Studios.
- 第122页: Hill, W.G.: Sewall Wright, 21 December 1889–3 March 1988. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 36, 568–579 (1990) © Llewellyn Studios.
- 第117页: Nybølle, H.C.: Agner Krarup Erlang f. 1. Januar 1878 - d. 3. Februar 1929. *Mat. Tidsskr. B*, 32–36 (1929)
- 第131页: 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)
- 第131页: *I. G. Petrowsky Selected Works Part I*. Gordon and Breach, Amsterdam (1996) © Taylor and Francis.
- 第136页: 照片由 Denys Kempson 拍摄。Crowcroft, P.: *Elton's Ecologists*. University of Chicago Press (1991)
- 第141页: © Geoffrey Grimmett.
- 第147页: 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.
- 第154页: © Samuel Schläefli / ETH Zürich.
- 第163页: Selected works of J. Song. *Science Press*, 北京 (1999) © Song Jian.

目录

第一章	斐波那契数列 (1202)	1
第二章	哈雷生命表 (1693)	4
第三章	欧拉与人口的几何增长 (1748)	10
第四章	伯努利和预防天花的接种方法 (1760)	23
第五章	马尔萨斯和几何增长的障碍 (1798)	35
第六章	维尔赫斯特和逻辑方程 (1838)	39
第七章	比耶梅、库尔诺和姓氏的消亡 (1845)	45
第八章	孟德尔与遗传 (1865)	50
第九章	高尔顿、沃森与灭绝问题 (1873)	54
第十章	洛特卡和稳定人口理论 (1907)	62
第十一章	哈代-温伯格定律 (1908)	67
第十二章	罗斯与疟疾 (1911)	73
第十三章	洛特卡、沃尔泰拉和捕食者-猎物系统 (1920)	79
第十四章	费舍尔和自然选择 (1922)	87
第十五章	尤尔和进化 (1924)	91
第十六章	麦肯德里克关于流行病模型的研究 (1926)	100
第十七章	霍尔丹和突变 (1927)	111
第十八章	埃尔朗关于消亡问题的论述 (1929)	116
第十九章	赖特和随机遗传漂移 (1931)	122

第二十章	基因的传播 (1937)	128
第二十一章	莱斯利矩阵 (1945)	136
第二十二章	渗滤和流行病 (1957)	141
第二十三章	博弈论与进化 (1973)	147
第二十四章	混沌人口 (1974)	154
第二十五章	中国的独生子女政策 (1980)	163
第二十六章	当代的一些问题	170

本书追溯了种群动力学的历史——这是一个与遗传学、生态学、流行病学和人口学密切相关的理论领域——其中数学带来了重要的见解。它概述了几个重要主题的起源：指数增长，从欧拉和马尔萨斯到中国的独生子女政策；随机模型的发展，从孟德尔定律和姓氏灭绝问题到流行病传播的渗透理论，以及决定论和随机性交织的混沌种群。

随着最近自动翻译技术的进步，科学文献中单一语言的实际垄断不再是合理的，大学里日益严重的语言异化现象亦可以得到恢复。通过这个精心修订的中译本，我们希望能展示这条新的道路。

ISBN : 979-10-343-8614-7



15€