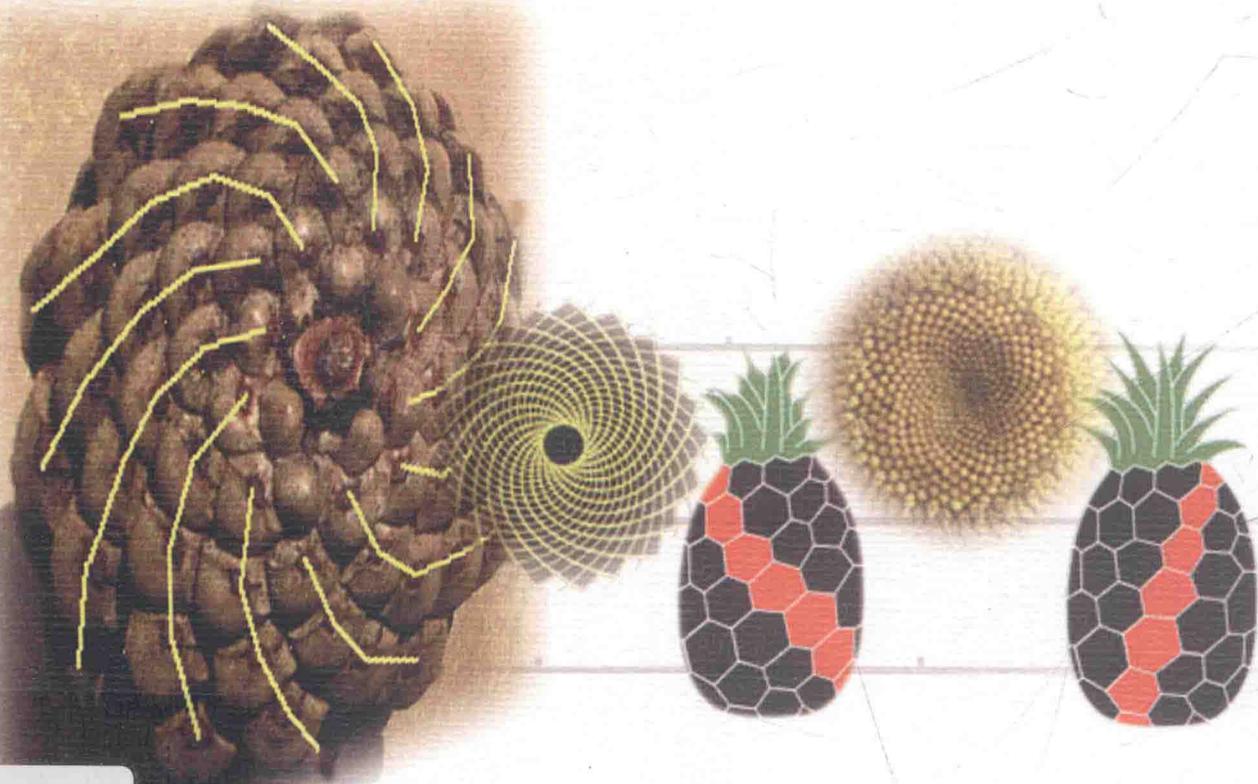


中国科协三峡科技出版资助计划

# 生物数学简史

赵斌 著



 中国科学技术出版社  
CHINA SCIENCE AND TECHNOLOGY PRESS

中国科协三峡科技出版资助计划

# 生物数学简史

赵 斌 著

中国科学技术出版社

· 北 京 ·

## 图书在版编目 (CIP) 数据

生物数学简史/赵斌著. —北京: 中国科学技术出版社, 2015. 8  
(中国科协三峡科技出版资助计划)  
ISBN 978-7-5046-6829-5

I. ①生… II. ①赵… III. ①生物数学-简史 IV. ①Q-332

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2015) 第 186131 号

---

总 策 划 沈爱民 林初学 刘兴平 孙志禹  
项 目 策 划 杨书宣 赵崇海  
编辑组组长 吕建华 许 英 赵 晖  
责 任 编 辑 包明明

责任校对 刘洪岩  
印刷监制 李春利  
责任印制 张建农

---

出 版 中国科学技术出版社  
发 行 科学普及出版社发行部  
地 址 北京市海淀区中关村南大街 16 号  
邮 编 100081  
发行电话 010-62103130  
传 真 010-62179148  
网 址 <http://www.cspbooks.com.cn>

---

开 本 787mm×1092mm 1/16  
字 数 321 千字  
印 张 13.5  
版 次 2015 年 9 月第 1 版  
印 次 2015 年 9 月第 1 次印刷  
印 刷 北京盛通印刷股份有限公司

---

书 号 ISBN 978-7-5046-6829-5/Q · 189  
定 价 60.00 元

---

(凡购买本社图书, 如有缺页、倒页、脱页者, 本社发行部负责调换)

# 总 序

科技是人类智慧的伟大结晶，创新是文明进步的不竭动力。当今世界，科技日益深入影响经济社会发展和人们日常生活，科技创新发展水平深刻反映着一个国家的综合国力和核心竞争力。面对新形势、新要求，我们必须牢牢把握新的科技革命和产业变革机遇，大力实施科教兴国战略和人才强国战略，全面提高自主创新能力。

科技著作是科研成果和自主创新能力的重要体现形式。纵观世界科技发展历史，高水平学术论著的出版常常成为科技进步和科技创新的重要里程碑。1543年，哥白尼的《天体运行论》在他逝世前夕出版，标志着人类在宇宙认识论上的一次革命，新的科学思想得以传遍欧洲，科学革命的序幕由此拉开。1687年，牛顿的代表作《自然哲学的数学原理》问世，在物理学、数学、天文学和哲学等领域产生巨大影响，标志着牛顿力学三大定律和万有引力定律的诞生。1789年，拉瓦锡出版了他的划时代名著《化学纲要》，为使化学确立为一门真正独立的学科奠定了基础，标志着化学新纪元的开端。1873年，麦克斯韦出版的《论电和磁》标志着电磁场理论的创立，该理论将电学、磁学、光学统一起来，成为19世纪物理学发展的最光辉成果。

这些伟大的学术论著凝聚着科学巨匠们的伟大科学思想，标志着不同时代科学技术的革命性进展，成为支撑相应学科发展宽厚、坚实的奠基石。放眼全球，科技论著的出版数量和质量，集中体现了各国科技工作者的原始创新能力，一个国家但凡拥有强大的自主创新能力，无一例外也反映到

其出版的科技论著数量、质量和影响力上。出版高水平、高质量的学术著作，成为科技工作者的奋斗目标和出版工作者的不懈追求。

中国科学技术协会是中国科技工作者的群众组织，是党和政府联系科技工作者的桥梁和纽带，在组织开展学术交流、科学普及、人才举荐、决策咨询等方面，具有独特的学科智力优势和组织网络优势。中国长江三峡集团公司是中国特大型国有独资企业，是推动我国经济发展、社会进步、民生改善、科技创新和国家安全的重要力量。2011年12月，中国科学技术协会和中国长江三峡集团公司签订战略合作协议，联合设立“中国科协三峡科技出版资助计划”，资助全国从事基础研究、应用基础研究或技术开发、改造和产品研发的科技工作者出版高水平的科技学术著作，并向45岁以下青年科技工作者、中国青年科技奖获得者和全国百篇优秀博士学位论文奖获得者倾斜，重点资助科技人员出版首部学术专著。

由衷地希望，“中国科协三峡科技出版资助计划”的实施，对更好地聚集原创科研成果，推动国家科技创新和学科发展，促进科技工作者学术成长，繁荣科技出版，打造中国科学技术出版社学术出版品牌，产生积极的、重要的作用。

是为序。

## 作者简介



赵 斌 博士（后），西北农林科技大学“生物数学”方向研究生导师。2006年8月至今在西北农林科技大学理学院数学系工作，2011—2012年在法国国家科学研究院（CNRS）从事“生物数学”方向博士后研究工作。目前共承担了《生物数学》（研究生选修课）《生物数学欣赏》《生物数学优化方法》（公共选修课）等共18门不同课程的教学工作。主持中央高校基本科研业务费专项资金项目（2014YB030），西北农林科技大学博士科研启动基金项目（Z109021119）等的研究工作。

# 序 言

学科交叉成为生物数学的生长点，然而生物数学的发展并不是一帆风顺的。生物数学史是生物数学家们克服困难和战胜危机的斗争的记录，是蕴涵了丰富的生物数学思想的历史。生物数学作为近现代科学中最令人震撼的创造之一，凝聚着大量生物数学家心智奋斗的结晶。对许多人来说，在享受着这些结晶所带给我们的幸福生活时，应该去了解这结晶的过程。从这个角度来看，研究生物数学史确实是“有用的”，而以往数学史界或生物学史界对这门新兴学科的历史发展关注不够，相关研究成果较少。

随着生命科学的迅速发展，生物数学这门具有丰富数学理论基础的交叉学科在其中发挥着日益重要的作用。生物数学为生命科学提供了强大的理论保证与快捷的计算工具，并有助于人们更早地发现和掌握自然界的生态规律，从而更好地利用自然、改造自然，优化资源配置和生态环境管理。特别是到了现代，生物数学的理论成果已被广泛应用于作物育种、生物群落的格局、森林开发、病虫害防治、污染物治理、疾病分析等众多领域。然而，要掌握最新的生物数学理论知识，仅仅学习理论知识是不够的，人们有必要了解生物数学的产生和发展过程。这对于人们理解生物数学起着极其重要的作用。但遗憾的是目前还没有一部生物数学史的专门著作，其原因众所周知：一是客观原因，凡生物数学史研究，都存在资料、语言以及文化背景上的困难；二是主观原因，不具备扎实的生物数学功底、广泛的科学知识以及严格的史学训练，便难以驾驭生物数学知识及其历史。现在备受关注的是，生物数学史研究的滞后，不利于生物数学的学科建设。一方面关乎生物数学史研究的深度，另一方面影响到生物数学史与生物数

学教育乃至生物数学研究的关系问题。那么当务之急，就是要提高生物数学史著作的学术水准！既要达到一定的学术深度，又要上升到一定的史学高度，而《生物数学简史》就是朝着这个方向努力的。

一部有较高水准的生物数学史学术专著，其坚实基础在于对生物数学发展的主流有扎实的把握，对生物数学发展的规律以及未来趋向有科学的预见，只有这样，才能真正将有漫长进程、内容庞杂的生物数学知识体系打通，做到有学术深度、贯穿古今、预测未来。本书从生物数学的起源入手，最后走向生物数学学科形成及发展的曲折历程，试图做引玉之砖，为生物数学史做一点铺垫。希望读者能够通过这本书把生物数学读“薄”，不至于看到浩如烟海的生物数学资料就觉得“头大”，有找不着方向的感觉，而一旦没有了方向，就必迷失于其中。

本书不流于罗列生物数学家、生物数学分支的一般描述，不限于重大生物数学事件的编年式的记录，而是在生物数学发展的来龙去脉上下功夫。通过透析生物数学思想演变的内在逻辑，窥觅到了它的产生和发展是环环相扣的有机的统一体，为理解生物数学拨开云雾，为生物数学的发展理清脉络。

衷心感谢中国数学会生物数学学会理事长陈兰荪教授在百忙之中先后十几次寄给我与中国生物数学发展相关的珍贵图片资料，并鼓励我将研究成果和撰写的研究论文整理成书出版，以便早日填补国内相关著作的空白。同时，感谢我的恩师李文林先生（中国科学院数学与系统科学研究院数学研究所研究员）长期以来对我的支持与鼓励，尤其是李先生为我提供了在中国科学院图书馆专心查阅生物数学相关文献的优越条件。我还特别向西北大学数学系曲安京教授，西北农林科技大学兽医学博士后流动站合作导师张小莺教授表达我的感激之情。本书的许多思想方法都是在他们的启发下产生的。

本书的初稿是我在法国国家科学研究院（CNRS）做博士后研究之余完成的，亲历了法国科学院关于生物数学领域研究方向的多样性以及学术交

流的互动，提升了理解、处理问题的广阔视野，增长能力的同时精益求精。

本书在写作过程中，参阅了大量国内外有关文献，并引用了其中的一些资料，部分已注明出处，限于篇幅，仍有部分文献未列出，我对这些文献的作者表示由衷的感谢和歉意。本书原计划就生物数学的未来发展情况展开深入讨论，并对生物数学史中一些著名论战进行专题研究，但由于力所不逮，这些原拟详论的问题撰写时只能触及皮毛，这让我深感遗憾。然而，我决心今后继续努力，踏实钻研，争取在生物数学的研究中做出有意义的工作。

本书在写作过程中，还受到西北农林科技大学博士科研启动基金项目“生物数学思想研究”（项目批准号：Z109021119）、西北农林科技大学2013年教学改革研究项目（项目批准号：JY1302100）、中央高校基本科研业务费专项资金项目（项目批准号：2014YB030）、教育部海外名师项目（项目批准号：MS2011XBNL057）、国家自然科学基金项目“传统科学中的数值算法系统研究”（项目批准号：11171271）资助，谨此致谢。

赵 斌  
2014年1月

# 目 录

第一章 生物数学史——现代社会文明史的重要篇章 .....	1
1.1 历史背景与意义 .....	1
1.2 研究思路与创新点 .....	8
1.3 什么是生物数学——历史的理解 .....	8
第二章 种群动态数学模型的起源与发展 .....	11
2.1 沈括的种群模型 .....	12
2.2 斐波那契的种群动态数学模型 .....	13
2.3 徐光启的人口增长模型 .....	15
2.4 格朗特的生命表模型 .....	15
2.5 欧拉的人口几何增长动态数学模型 .....	16
2.6 传染病动态数学模型 .....	16
2.7 马尔萨斯模型 .....	19
2.8 逻辑斯蒂克 (Logistic) 模型 .....	20
2.9 洛特卡-沃尔泰拉模型 .....	24
2.10 洛特卡-沃尔泰拉模型的扩展模型 .....	28
2.11 单种群扩散动态数学模型 .....	34
2.12 多种群扩散动态数学模型 .....	37
2.13 复合种群动态数学模型 .....	38
2.14 郝林种群动态数学模型 .....	40
2.15 混沌种群动态数学模型 .....	41
2.16 小结 .....	44
第三章 生物统计学的起源与发展 .....	45
3.1 拉普拉斯与生物统计学 .....	46

3.2	凯特勒特与生物统计学 .....	47
3.3	孟德尔与生物统计学 .....	47
3.4	高尔顿与生物统计学 .....	48
3.5	卡尔·皮尔逊与生物统计学 .....	49
3.6	戈塞特与生物统计学 .....	51
3.7	费希尔与生物统计学 .....	53
3.8	奈曼-伊亘·皮尔逊假设检验理论 .....	55
3.9	生物统计学常用术语与指标的产生 .....	56
3.10	元分析生物统计方法 .....	63
<b>第四章 数量遗传学的产生和发展 .....</b>		<b>69</b>
4.1	孟德尔与数量遗传学 .....	69
4.2	哈代-温伯格遗传平衡定律 .....	72
4.3	摩尔根与数量遗传学 .....	75
4.4	数量遗传学的产生与发展 .....	79
4.5	沃森-克里克脱氧核糖核酸右手双螺旋结构 .....	83
4.6	木村兹生与数量遗传学 .....	84
4.7	拓扑数量遗传学 .....	85
<b>第五章 数学生态学的产生和发展 .....</b>		<b>86</b>
5.1	奥德姆与数学生态学 .....	87
5.2	迈克·阿瑟与数学生态学 .....	88
5.3	罗伯特·梅与数学生态学 .....	89
5.4	数学生态学中的牛顿定律 .....	90
5.5	数学生态学中的模糊数学 .....	91
<b>第六章 生物信息学的起源与发展 .....</b>		<b>94</b>
6.1	遗传算法的产生和发展 .....	95
6.2	生物网络数学模型的产生和发展 .....	98
6.3	生物信息学中的主要数学方法 .....	105

第七章 五位重要人物对生物数学的影响 .....	108
7.1 孟德尔对生物数学的影响 .....	108
7.2 沃尔泰拉对生物数学的影响 .....	113
7.3 高尔顿对生物数学的影响 .....	122
7.4 费希尔对生物数学的影响 .....	125
7.5 拉谢夫斯基对生物数学的影响 .....	127
第八章 生物数学的社会化及发展方向展望 .....	133
8.1 生物数学的社会化 .....	133
8.2 生物数学的发展方向展望 .....	140
第九章 中国生物数学的开拓 .....	157
9.1 生物数学在中国的早期发展 .....	157
9.2 中国生物数学教育的兴办 .....	163
9.3 生物数学社团的产生 .....	164
9.4 生物数学专门期刊的创办 .....	165
9.5 生物数学专著的出版及重要记载 .....	166
9.6 生物数学学术会议频繁开展 .....	168
9.7 小结 .....	173
结束语 .....	174
参考文献 .....	176
索引 .....	194

# 第一章 生物数学史

## ——现代社会文明史的重要篇章

### 1.1 历史背景与意义

#### 1.1.1 背景

生物数学由数学与生物学结合而成，并在广泛的应用中建立和完善自己的理论体系，发展出了许多适应于生物学特点的独特数学方法<sup>①</sup>。目前，生物数学已经成为一门比较完整并且相对独立的学科。1974年，生物数学被联合国教科文组织列为一门独立学科。中国于1992年制定和发布的《学科分类与代码（GB/T 13745—92）》亦将生物数学列为一门独立学科。

20世纪初至21世纪，生物科学的发展突出表现在生物科学和数学的结合上。在此过程中，形成了如今生物数学研究中的许多热点分支：生物统计学、数量遗传学、数学生态学、生物信息学、分子进化和发育、系统生物学、计算生物学、群体遗传学、生物动力学等。

生物数学是近现代应用数学中有着最大进展和发展潜力的领域，数学的几乎所有分支都已经渗透生物学中，并产生了许多对理论数学不具有普适性，但却很适合解决生物学问题的专门技巧与方法<sup>②</sup>。

关于生物数学起源的确切日期，由于人们总能找到更早些的时间点作为生物数学的起源日期，所以生物数学起源的日期应该为某段时期，而不可能为某个时间点。

---

① Chytil M. K. On the concept of biomathematics [J]. Acta Biotheoretica, 1977, 26 (2): 139.

② 张凤琴. 生物数学发展概述 [J]. 运城学院学报, 2005, 23 (5): 1-3.

关于生物数学形成的日期，可以确定为1939年。这是因为，在1939年拉谢甫斯基(Nicolas Rashevsky, 1899—1972)在英国创刊《数学生物物理学通报》(*Bulletin of Mathematical Biophysics*)，这一事件标志着生物数学正式成为一门学科。拉谢甫斯基于1972年将该杂志更名为《数学生物学通报》(*Bulletin of Mathematical Biology*)。该杂志全年共6期，由爱思唯尔出版社(Elsevier Science)出版，主要刊载生物数学理论与实验研究，数学家与生物学家之间的学术交流简讯，以及生物数学教学辅导性文章<sup>①</sup>。

生物在其成长过程中的变化状态有些是连续的，也有些是离散的，如生物繁殖、细胞分裂等。数学分析问世后，特别是极限的理论完备后，在一定的条件下可以将生物学中某些离散现象理解为是几乎处处连续的，当然也考虑其中可能存在的不连续点，不过那些不连续点只是可数多个，由这可数多个不连续点所构成的集合的测度为零。

汤普森(d'Arcy Thompson, 1860—1948)于1917年写过一部巨著《生长与形态》，其中详细说明了离散现象是大量存在的<sup>②</sup>。

生物数学模型能够表现和描述生物学中的某些现象、特征及规律，它对所描述的生命现象进行量化，将复杂的生物学问题转变数学模型的求解，然后通过对数学模型进行逻辑推理和运算，得到客观关于生命现象的有关结论。数学发展到今天，已经可以处理确定性的非线性生物模型及随机性的线性生物模型，并且在处理随机的非线性模型方面也取得了一些进步。此外，近现代数学使生物学中的离散现象和突变现象能够用离散数学与图论解释，从而突破了数学分析等主要传统数学分支只能有效处理连续性生物学问题的限制。

1965年，美国加州大学数学家扎德(Lotfi Asker Zadeh, 1921—)在他发表的开创性论文《模糊集合》中提出模糊理论<sup>③</sup>。该论文一问世，很快被应用于生物学，使生物学中大量存在的模糊对象与现象实现了数量化，并为进一步做数据分析等处理做好了量化准备。以模糊集合为基础的模糊数学使生物现象中的许多模糊现象能够用比较精确的数字来描述。模糊数学在生物学中的广泛应用以及快速发展的现实，使它在当初学术上的激烈争辩之中确立并巩固了自己的地位。

随着数学理论本身的快速发展，生物学中大量存在的二元不连续特性可以用“布尔代数”进行描述。英国数学家布尔(George Boole, 1815—1864)是第一位成功建立

① Cull P. The mathematical biophysics of Nicolas Rashevsky [J]. *Biosystems*, 2007, 88 (3): 178-184.

② Thompson d'Arcy W. On growth and form [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1917.

③ Zadeh L. A. Fuzzy sets [J]. *Information and Control*, 1965, 8: 338-353.

逻辑演算的科学家。他于1847—1854年创立了运用于逻辑运算的“布尔代数”<sup>①</sup>，使数理逻辑发展为数学的一个重要分支。现在布尔代数的内容已经从以传统的演绎逻辑为对象的最狭义数理逻辑，概括到最广义的归纳逻辑，对逻辑学和数学及计算机科学技术的发展都发挥了重要的作用。

当今几乎所有的生物数学应用工作都会产生大量的数据，必须借助计算机才能实现对这些数据进行有效处理的可能。高性能计算机的介入使脱氧核糖核酸（DNA）序列测定技术快速发展。计算机等信息技术的快速发展使数学能够更加广泛地应用于生物学，从而产生了许多新的生物数学分支（如生物信息学）<sup>②</sup>。

最近几十年，随着基因组学的发展，生物学家们越来越体会到数学的重要性。拓扑学，特别是其中的纽结理论为解开DNA双螺旋结构之谜提供了“一把钥匙”，并因此解释了DNA和蛋白质这两类最重要的生物大分子选择螺旋，作为其空间结构基础的数学原因<sup>③</sup>。而数理统计应用于遗传学，概率论应用于人口统计和种群理论，微分方程应用于各种生物数学模型的建立，布尔代数应用于神经网络描述等，这一切已构成了“生物数学”的丰富内容<sup>④</sup>。

一方面，数学推动了生物学的发展，使生物学从经验科学上升为理论科学，由定性科学转变为定量科学；另一方面，人们在利用数学研究生物现象与生物问题的过程中，也得到一些新的数学定理，并给数学工作者们提出了许多新课题，从而推动了数学理论的发展。例如：

（1）斑德尔特-拽斯裂解定理。

该定理由德国汉堡大学数学系的斑德尔特（Hans-Jürgen Bandelt, 1951—）教授和比勒费尔德大学著名的生物数学家拽斯（Andreas Dress, 1938—）于1992年在研究有限集合上的正则分解理论时提出<sup>⑤</sup>。斑德尔特-拽斯裂解定理在进化生物学中为生物系统的重建提供了一个多面体组合学的研究框架。

（2）帕切特-斯派尔重构（依据子树权重）定理。

---

① Parshall K. H. George Boole: Selected manuscripts on logic and its philosophy [J]. *Historia Mathematica*, 2002, 29 (4): 491-493.

② Chytil M. K. On the concept of biomathematics [J]. *Acta Biotheoretica*, 1977, 26 (2): 139-147.

③ Elowitz M. B., Leibler S. A synthetic oscillatory network of transcriptional regulators nature [J]. 2000, 403 (6767): 335-338.

④ Keller E. F. *Refiguring Life: Metaphors of twentieth-century biology* [M]. New York: Columbia University Press, 1995.

⑤ Bandelt H. J., Dress A. A canonical decomposition theory for metrics on a finite set [J]. *Advances in Mathematics*, 1992, 92 (1): 47-105.

该定理由帕切特 (Lior Pachter) 和斯派尔 (David Speyer) 于 2004 年提出<sup>①</sup>。帕切特-斯派尔重构 (依据子树权重) 定理在生物统计学中有较多应用。

(3) 布科尹斯喀-维希涅夫斯基树的环面族定理。

该定理由布科尹斯喀 (Weronika Buczyńska) 和维希涅夫斯基 (Jarosław Wisniewski) 在 2007 年发表的《进化树上的二元对称模型的几何形状》中提出<sup>②</sup>。布科尹斯喀-维希涅夫斯基树的环面族定理指出: 当  $T$  跑遍有  $n+1$  片叶子的内度为 3 的树的组合形时, 所有的环面族都将落入射影空间上的希尔伯特概形的同一个连通分支。特别地, 这些环面族对应的凸多面体有相同的 Ehrhart 多项式。

(4) 埃利萨尔德-伍兹极少量推断函数定理。

该定理是埃利萨尔德 (Sergi Elizalde) 与伍兹 (Kevin Woods) 于 2007 年在进行生物序列分析中的基因预测与基因比对的研究中提出的<sup>③</sup>, 其目标是探询两个基因组之间的生物学关系。埃利萨尔德-伍兹极少量推断函数定理说明: 只有很少的函数能够成为真正的推断函数。它在生物医学中的应用十分广泛。

数学与生物学经过一定时间的结合与相互促进, 最终促成了生物数学的诞生<sup>④</sup>。

近一个世纪, 生物数学得到飞跃式的发展。其标志是:

(1) 在生物学的柱石——生物进化研究的推动下, 生物统计学得到快速发展。1901 年, 英国生物统计学家高尔顿 (Francis Galton, 1822—1911) 和他的学生卡尔·皮尔逊 (Karl Pearson, 1857—1936) 共同创办的《生物统计学》杂志, 使卡尔·皮尔逊成为描述统计学的旗帜; 而费希尔 (Ronald Aylmer Fisher, 1890—1962) 于 1934 年创立了“试验设计”等, 成为推断统计学的旗帜<sup>⑤</sup>。

(2) 20 世纪初, 奥地利生物统计学家孟德尔 (Gregor Johann Mendel, 1822—1884) 的两个遗传定律被重新发现; 同时在美国著名生物遗传学家摩尔根 (Thomas Hunt Morgan, 1866—1945) 的领导下, 他与其学生们发现了连锁与交换遗传定律, 确认了基因位于染色体上, 并利用连锁分析实现了基因在染色体上定位, 使摩尔根学派成为经典遗传学的主流。

(3) 对达尔文进化学说进行了两次修正。第二次修正借助于数学家与遗传学家的

① Pachter L., Speyer D. Reconstructing trees from subtree weights [J]. Applied Mathematics Letters, 2004, 17 (6): 615–621.

② Buczyńska W., Wisniewski J. On geometry of binary symmetric models of phylogenetic trees [J]. J. Eur. Math. Soc., 2007, 9 (3): 609–635.

③ Elizalde S., Woods K. Bounds on the number of inference functions of a graphical model [J]. Statistica Sinica, 2007, 17 (4): 1395–1415.

④ 徐克学. 生物数学 [M]. 北京: 科学出版社, 2002: 6–9.

⑤ 林德光. 生物统计的数学原理 [M]. 沈阳: 辽宁人民出版社, 1982: 4–5.

结合,并形成了群体遗传学的学科体系;1968年,日本数量遗传学家木村兹生(Kimura Motoo, 1924—1994)通过对肌球蛋白、细胞色素C及丙糖磷酸脱氢酶的计算提出了生物进化的“中性理论”,使进化研究进入分子时代<sup>①</sup>。木村兹生发现:进化的平均速率为平均每100个氨基酸在 $2.8 \times 10^7$ 年中将有一个氨基酸被取代,而核苷酸的取代速率却是平均每两年被取代一个,如此高的取代速率使木村兹生推测出种群内的很多突变都是选择“中性”的。中性理论的内容包括“没有自然选择的DNA进化速率更快”——可理解为最幸运者生存。在建立中性理论时,木村兹生既批判又延伸了群体遗传学。但中性理论以突变和遗传漂移解释进化速率及核苷酸多态水平,故该理论还不足以解释复杂的生命及其适应性,尤其是网络般的基因群及细胞信号系统进化。

(4) 在微效多基因学说基础上,费希尔把基因型值分解为加性、显性和上位效应三个部分,并给出了统计分析方法,形成了“数量遗传学”的理论框架,为育种分析提供了理论基础和方法。

(5) 1953年,美国生物学家沃森(James Dewey Watson, 1928—)和英国数学家克里克(Francis Harry Compton Crick, 1916—2004)在前人研究的基础上,结合对DNA的X射线衍射研究,提出了DNA双螺旋空间结构模型和DNA自我复制的机理,解决了遗传信息世代的传递问题,使生物学研究工作进入分子生物学时代<sup>②</sup>。

(6) 1962年,美国著名数学生态学家奥德姆(Howard Thomas Odum, 1924—2002)的生态系统研究,将生态学与数学完美结合起来,推动了数学生态学的形成与飞速发展。

(7) 自1993年以来,人们提出了以基因重组技术为核心的分子生物技术,并于2003年完成了人和各种模式生物基因组的测序,第一次揭示了人类的生命密码,使分子生物学进入后基因组时代。

(8) 生物动力学方法的提出和发展。其中,具有代表性的是关于生物种群方程的研究<sup>③</sup>,并进一步涉及混沌现象<sup>④</sup>、突变理论、分维现象<sup>⑤</sup>的数学表达和研究等。

当前,生物学领域中的每一项重要进展,几乎都离不开对严密数学方法的利用。数学对生物学的渗透,已经使人们对生物系统的刻画越来越精细。生物本身是一个复

① Kimura M. Evolutionary rate at the molecular level [J]. Nature, 1968, 217 (5129): 625.

② Watson J. D., Crick F. H. C. A Structure for deoxyribose nucleic acid [J]. Nature, 1953, 171 (4356): 738.

③ 陈兰荪, 陈健. 非线性生物动力系统 [M]. 北京: 科学出版社, 1993: 14-26.

④ Zhang S. W., Tan D. J., Chen L. X. Chaos in periodically forced Holling type II predator-prey system with impulsive perturbations [J]. Chaos, Solitons & Fractals, 2006, 28 (2): 367-376.

⑤ Li Z., Dong H. H. Abundant new travelling wave solutions for the  $(2+1)$ -dimensional Sine-Gordon equation [J]. Chaos, Solitons & Fractals, 2008, 37 (2): 547-551.