

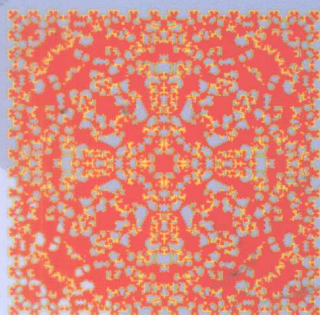
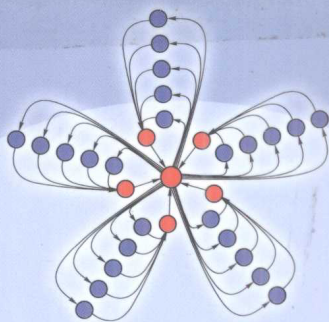
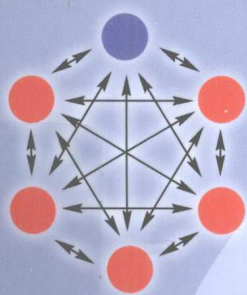
# Evolutionary Dynamics

## Exploring the Equations of Life

# 进化动力学

## ——探索生命的方程

Martin A. Nowak 著  
李镇清 王世畅 译



高等教育出版社  
Higher Education Press

生态学名著译丛

---

Evolutionary Dynamics  
Exploring the Equations of Life

进化动力学  
——探索生命的方程

JINHUA DONGLIXUE  
——TANSUO SHENGMING DE FANGCHENG

Martin A. Nowak 著

---



高等教育出版社·北京  
HIGHER EDUCATION PRESS BEIJING

图字：01-2008-4632号

EVOLUTIONARY DYNAMICS: Exploring the Equations of Life By Martin A. Nowak  
Copyright © 2006 by the President and Fellows of Harvard College  
Published by arrangement with Harvard University Press  
Simplified Chinese translation copyright © 2009  
By Higher Education Press  
ALL RIGHTS RESERVED

图书在版编目 ( CIP ) 数据

进化动力学：探索生命的方程/（美）诺瓦克（Nowak, M.A.）著；李镇清，  
王世畅译. —北京：高等教育出版社，2010.3  
（生态学名著译丛）  
书名原文：Evolutionary Dynamics: Exploring the Equations of Life  
ISBN 978 - 7 - 04 - 028499 - 7

I . ① 进… II . ①诺… ②李… ③王… III . ①进化动力—研  
究 IV . ①Q11

中国版本图书馆 CIP 数据核字（2010）第 001801 号

|      |                |      |     |                   |                                                                   |
|------|----------------|------|-----|-------------------|-------------------------------------------------------------------|
| 策划编辑 | 李冰祥            | 责任编辑 | 田琳  | 封面设计              | 张楠                                                                |
| 版式设计 | 马敬茹            | 责任校对 | 姜国萍 | 责任印制              | 陈伟光                                                               |
| 出版发行 | 高等教育出版社        |      |     | 购书热线              | 010-58581118                                                      |
| 社 址  | 北京市西城区德外大街 4 号 |      |     | 咨询电话              | 400-810-0598                                                      |
| 邮政编码 | 100120         |      |     | 网 址               | <a href="http://www.hep.edu.cn">http://www.hep.edu.cn</a>         |
| 总 机  | 010-58581000   |      |     |                   | <a href="http://www.hep.com.cn">http://www.hep.com.cn</a>         |
| 经 销  | 蓝色畅想图书发行有限公司   |      |     | 网上订购              | <a href="http://www.landaco.com">http://www.landaco.com</a>       |
| 印 刷  | 涿州市星河印刷有限公司    |      |     |                   | <a href="http://www.landaco.com.cn">http://www.landaco.com.cn</a> |
|      |                |      |     | 畅想教育              | <a href="http://www.widedu.com">http://www.widedu.com</a>         |
| 开 本  | 787 × 1092     | 1/16 | 版 次 | 2010 年 3 月第 1 版   |                                                                   |
| 印 张  | 18.75          |      | 印 次 | 2010 年 3 月第 1 次印刷 |                                                                   |
| 字 数  | 350 000        |      | 定 价 | 58.00 元           |                                                                   |

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题，请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 28499-00

# 中文版序言

《进化动力学》即将被翻译成中文出版，我感到非常高兴和荣幸。进化动力学是一个正在迅速发展的重要领域。进化是渗透至生物学各个分支学科的理论。进化动力学旨在运用数学方法来描述进化过程。可以认为进化包含三大基本原则：突变、选择和合作。突变导致多样性，多样性是选择起作用的前提，而合作允许构造更加复杂的组织。在本书中，读者可以获知用于表达精确进化理论的基本方法。

在此，谨向译者和高等教育出版社为本书的翻译和中译本的出版所做的出色工作致以诚挚的谢意。

Martin Andreas Nowak

2009年10月于哈佛大学

## Preface for the Chinese Version

I am extremely happy and honored that my book was considered worthy to be translated into Chinese. Evolutionary dynamics is a rapidly growing field of considerable importance. Evolution is the one theory that permeates all of biology. Evolutionary dynamics is the attempt to provide mathematical descriptions of evolutionary processes. One can argue that there are three fundamental principles of evolution: mutation, selection and cooperation. Mutation leads to diversity upon which selection can act. Cooperation allows the construction of higher levels of organization. In this book you will find the basic techniques that are needed to formulate precise theories of evolution.

I would like to thank the translators, Zhenqing Li, Shichang Wang and the publisher, Higher Education Press in China, for the excellent work they have done.

Martin Andreas Nowak,

Harvard University, October 2009

## 前 言

《进化动力学》一书的主旨在于揭示生命进化所遵循的数学原理。自 20 世纪 50 年代以来，随着人类对自身生存世界以及生命本质的不断探索，生物学与进化生物学已经取得了巨大的成就。进化理论是生物科学的核心理论，是生物学一切分支学科的基础。生命系统所呈现的一切现象最终都一定会从进化角度得到解释。在过去的半个世纪中，进化生物学发展势头迅猛，已经逐渐成为一门具有精确数学基础的学科。与进化过程或机理相关的所有思想都能够并且应该通过进化动力学方程来呈现。

在进化理论诞生最初的一百年中，其主要关注的是物种起源和适应的遗传进化机制。但近年来，进化思想已经逐渐渗入到生物学与生命科学的许多相关领域。随着生命体遗传信息的复制，进化在悄然无声地进行。具体地说，遗传信息的传递误差会导致突变的出现，于是信息更加趋向于多样化。不同信息在复制过程中可能具有差异，其中一些信息复制得比较快，这时选择就会起作用。突变和选择的共同作用促成了进化。数学模型可以精确地描述突变和选择的过程。因此，进化俨然已经成为一门数学理论。

生命科学，特别是生物学具有极为广阔的理论扩展空间。为了使學生能够接受到跨学科教育，目前每所大学都在针对数学生物学制定涵盖数学、分子生物学、语言学、计算机科学的教学计划。学科交叉会更加有利于科学发展。两种学科的交叉无疑会带来两种文化的碰撞，许多新思想也必将随之萌发。

本书中，我们结合生物学语言和数学理论对进化问题进行探讨。《进化动力学》为读者呈现了生命系统进化所遵循的基本原理，尽管这些原理看起来十分复杂，而事实上却是如此简单而令人着迷。本书为了避免不必要的复杂性，将从最基本的问题开始，逐步深入到关键问题。

本书稿主要基于 2004 年和 2005 年笔者在哈佛大学授课的讲稿。第一批学生包括：Blythe Adler, Natalie Arkus, Michael Baym, Paul Berman, Illya Bomash, Nathan Burke, Chris Clearfield, Rebecca Dell, Samuel Ganzfried, Michael Gensheimer, Julia Hanover, David Hewitt, Mark Kaganovich, Gregory Lang, Jonathan Leong, Danielle Li, Alex Macalalad, Shien Ong, Ankit Patel, Yannis Paulus, Jura Pintar, Esteban Real, Daniel Rosenbloom, Sabrina Spencer 和 Martin Willensdorfer；授课教师还有：Erez Lieberman, Franziska Michor 和 Christine Taylor。从学生们及其他教师那里，我收获了很多知识。学生的疑问是我不断研究的动力，并进而促成本书的写作。



在此，我要感谢很多在背后默默支持我的人们。首先，要感谢 May Huang 和 Laura Abbott 帮我整理出最终的手稿和索引。离开她们的帮助，我很难想象原本零散的书稿会变成如今条理清晰的章节，并极有可能导致本书无法顺利完成。我还要感谢哈佛大学出版社出色的编辑 Elizabeth Gilbert and 和 Michael Fisher。

我要感谢 Ursula, Sebastian 和 Philipp 的耐心和对一切知识的渴望。

我要由衷感激两位恩师 Karl Sigmund 和 Robert May。在科学上，他们为我树立了光辉的榜样。他们卓越的判断力，敏锐的洞察力，博大的胸襟，给我留下了极其深刻的印象。我同样十分感激所有合作者的出色工作，他们对科学的热情深深感染了我：Roy Anderson, Ruston Antia, Ramy Arnaout, Charles Bangham, Barbara Bittner, Baruch Blumberg, Maarten Boerlijst, Sebastian Bonhoeffer, Persephone Borrow, Reinhard Bürger, Michael Doebeli, Peter Doherty, Andreas Dress, Ernst Fehr, Steve Frank, Drew Fudenberg, Beatrice Hahn, Christoph Hauert, Tim Hughes, Lorens Imhof, Yoh Iwasa, Vincent Jansen, Paul Klenerman, Aron Klug, Natalia Komarova, David Krakauer, Christoph Lengauer, Richard Lenski, Bruce Levin, Erez Lieberman, Jeffrey Lifson, Marc Lipsitch, Alun Lloyd, Joanna Masel, Erick Matsen, Lord May of Oxford (Defender of Science), John Maynard Smith, Angela McLean, Andrew McMichael, Franziska Michor, Garrett Mitchener, Richard Moxon, Partha Niyogi, Hisashi Ohtsuki, Jorge Pacheco, Karen Page, Robert Payne, Rodney Phillips, Joshua Plotkin, Roland Regoes, Ruy Ribeiro, Akira Sasaki, Charles Sawyers, Peter Schuster, Anirvan Sengupta, Neil Shah, George Shaw, Karl Sigmund, Richard Southwood, Ed Stabler, Dov Stekel, Christine Taylor, David Tilman, Peter Trappa, Arne Traulsen, Bert Vogelstein, Lindi Wahl, Martin Willensdorfer 和 Dominik Wodarz。

最后，还要特别感谢 Jeffrey Epstein 对我们研究工作的大力支持，并给予我很多启迪。

# 目 录

|                    |     |
|--------------------|-----|
| 中文版序言 .....        | i   |
| 前言 .....           | iii |
| 1 绪论 .....         | 1   |
| 2 进化是什么 .....      | 7   |
| 3 适合度景观与序列空间 ..... | 21  |
| 4 进化博弈理论 .....     | 34  |
| 5 囚徒困境 .....       | 53  |
| 6 有限种群 .....       | 69  |
| 7 有限种群中的博弈 .....   | 79  |
| 8 进化图论 .....       | 92  |
| 9 空间博弈 .....       | 108 |
| 10 HIV 感染 .....    | 126 |
| 11 毒力的进化 .....     | 141 |
| 12 癌的进化动力学 .....   | 156 |
| 13 语言的进化 .....     | 188 |
| 14 结论 .....        | 216 |
| 进一步阅读 .....        | 221 |
| 参考文献 .....         | 234 |
| 索引 .....           | 267 |
| 译者后记 .....         | 289 |

# Contents

|                                                |     |
|------------------------------------------------|-----|
| Preface for the Chinese Version .....          | i   |
| Preface .....                                  | iii |
| 1 Introduction .....                           | 1   |
| 2 What Evolution Is .....                      | 7   |
| 3 Fitness Landscapes and Sequence Spaces ..... | 21  |
| 4 Evolutionary Games .....                     | 34  |
| 5 Prisoners of the Dilemma .....               | 53  |
| 6 Finite Populations .....                     | 69  |
| 7 Games in Finite Populations .....            | 79  |
| 8 Evolutionary Graph Theory .....              | 92  |
| 9 Spatial Games .....                          | 108 |
| 10 HIV Infection .....                         | 126 |
| 11 Evolution of Virulence .....                | 141 |
| 12 Evolutionary Dynamics of Cancer .....       | 156 |
| 13 Language Evolution .....                    | 188 |
| 14 Conclusion .....                            | 216 |
| Further Reading .....                          | 221 |
| References .....                               | 234 |
| Index .....                                    | 267 |
| Epilogue .....                                 | 289 |

# 1 绪论

1

1831年，22岁的达尔文（Charles Darwin）开始了他的环球考察之旅。在航海途中，他经历了晕船之苦，见证了巴西的奴隶制度，目睹了阿根廷的“种族屠杀”，见惯了南美洲火地岛土著居民对裸体毫无遮掩的行为。然而，真正吸引他的还是动植物的多样性。他不仅发现热带地区具有丰富的物种资源，而且采集了多种昆虫样本。为此，他还亲身经历了一场毁灭性地震。这次地震发生于智利，且诱发了南美洲板块的上升。不仅如此，他又带领探险队踏入安第斯山脉，并在高海拔地区发现了海洋生物化石的存在。当时，他既没有特别关注加拉帕戈斯（Galápagos）群岛中各种雀鸟的起源，而且也吃掉了返航途中从太平洋海域捕获到的大部分海龟。在这个过程中，他到达了塔希提岛（Tahiti），见证了澳大利亚经济的崛起。他还拜访了当时英国顶级物理学家 John Herschel，并被告知“未解之谜的奥秘”其实就是一种产生新物种的机制，但尚未被人类所认知。5年之后，达尔文回到了英国。他共搜集了6 000多个标本，这些标本足够一大批科学家耗费很长一段时间进行分析和研究。

达尔文的导师莱尔（Charles Lyell）认为，山脉并非陡然崛起，而是经历了一个漫长的过程逐渐升起的。结合地质考察，达尔文提出了自己的基本理论：只要经过充分长的时间，一切都将改变。

2

“进化”一词并不是由达尔文发明的。早在19世纪20年代，他还在爱丁堡大学求学时，进化就已经成为街谈巷议的焦点，只不过在当时，进化思想还没有得到法典的认可。法国学者拉马克（Jean-Baptiste Lamarck）率先提出了物种并非静止不动的观点，并在1809年出版的专著中阐述了这一观点。在他看来，随着时间的推移，物种将逐渐发生变化，新的物种不断产生。也正是由于这个原因，那些进化论的追随者才被称为拉马克主义者。遗憾的是，拉马克并没能正确地给出物种演变机制。随后，达尔文和华莱士（Alfred Russel Wallace）分别独立地解决了这个问题。

在阅读了经济学家马尔萨斯（Thomas Malthus）所著的《人口论》之后，达尔文意识到种群指数增长的严重后果。一旦资源受到限制，只有少数个体能够生存下来。与此同时，家畜育种家们的工作也受到了他的极大关注。他不仅分析了育种家们所使用的方法，还研究了相关结果。慢慢地，他意识到，自然

就好比一个巨型饲养员。这是“自然选择”这一科学概念第一次在人类脑海里出现，当时达尔文年仅 33 岁。

不过，达尔文仍无法解释种群中足以令自然选择发挥作用的多样性是如何维持下来的。事实上，奥地利修道士兼植物学家孟德尔（Gregor Mendel）已经完成了遗传实验，并将结果发表在《布尔诺自然科学学会年刊》（*Annals of the Brno Academy of Sciences*）上。只是孟德尔的工作被当时的科学界完全忽视掉了。

达尔文曾经说过：“我很遗憾未能将这些结论上升到数学的高度，从而为解决这些问题提供新的启示。”在读过 1859 年出版的《物种起源》之后，工程师 Fleeming Jenkin 对达尔文的理论提出了挑战：如果亲代性状是融合在一起遗传给后代的话，那么个体间差异（变异）将随着世代的推移而逐渐消失。尽管这一问题不易察觉，但它仍是达尔文理论中最致命的缺陷。几十年后，英国数学家哈迪（G. H. Hardy）和德国医生温伯格（Wilhelm Weinberg）分别通过简单的数学公式证明了孟德尔（微粒）遗传正是随机交配下维持遗传多样性的机制。由此，哈迪—温伯格定律（Hardy-Weinberg law）成为有性繁殖种群进化的基本原理之一。

在 20 世纪 20 年代和 30 年代，Ronald Fisher、J. B. Haldane 和 Sewall Wright 将孟德尔遗传学和达尔文进化论结合起来，创建了数学生物学这一全新的学科，并从数学上精确地描述了进化、选择、突变等概念。此后，研究人员一直延续了这种数学分析方法，直到 20 世纪 50 年代，Motoo Kimura 提出进化中性理论（neutral theory of evolution）。Kimura 认为，大多数遗传突变并不会对适合度造成严重影响，因而只通过随机漂变（random drift）就能够在种群中固定下来。

进化动力学的发展过程还经历了其他几个意义重大的里程碑。1964 年，William Hamilton 发现，“自私基因”的选择有利于促进在亲缘个体间产生利他行为。1973 年，John Maynard Smith 提出进化博弈理论（evolutionary game theory）。20 世纪 70 年代中期，Robert May 革命性地将数学方法引入到生态学和流行病学（epidemiology）之中。Manfred Eigen 和 Peter Schuster 创建了准种理论（quasispecies theory），把遗传进化、物理化学和信息论联系到一起。Peter Taylor、Josef Hofbauer 和 Karl Sigmund 就复制方程展开了相关研究，奠定了进化博弈动力学（evolutionary game dynamics）的基础。

全书共有 14 章，简要回顾了进化动力学的发展历程，并没有涉及所有领域。尽管各章从复杂性来讲是逐步加深的，但它们之间基本上还是彼此独立的。因此，如果读者对进化动力学已有一些基本了解，完全可以根据自身需要重新安排阅读的顺序。本书的写作始终遵循这样一个原则：尽可能以一种简单的、线性的、确定的方式来阐述相关主题，使读者易于理解。本书从基础入手，循序渐进，逐渐引导读者接触到这一领域内一些比较有趣的现象和尚待解决的难题。在阅读过程中，读者可以自主掌控这一探索之旅。

本书仅就数学生物学中一些具有代表性的问题进行了探讨,因而可能忽略了其他内容。数学生物学涉及了多个领域,例如理论生态学(theoretical ecology)、群体遗传学(population genetics)、流行病学(epidemiology)、理论免疫学(theoretical immunology)、蛋白质折叠(protein folding)、基因调控网络(genetic regulatory networks)、神经网络(neural networks)、基因组分析(genomic analysis)以及模式形成(pattern formation)等。由于这些领域的分支过于庞大,目前尚没有一本书能涵盖上述所有领域。如果硬要把这些内容都塞进一本书里,那么就很容易弄巧成拙成为一个“电话号码簿”。因此,我只选择将那些自己比较熟悉,而且能够运用精练语言进行阐述的领域介绍给读者。当然,进化论是生物学中最大的统一理论,本书的所有主题都围绕着进化展开。

作为一本介绍进化动力学的书,本书没有首先介绍群体遗传学(population genetics),但是群体遗传学的很多观点和概念都是我开展研究工作的坚强后盾。例如,用于描述选择、突变、随机漂变、适合度景观(fitness landscape)、频率制约选择(frequency-dependent selection)以及结构种群的进化的最基本的数学公式都来自于群体遗传学。本书并未论及群体遗传学中的有性繁殖、性选择、基因重组和物种形成等重要议题。相比之下,本书主要关注病原体(infectious agents)的进化动态、癌症的进化、进化博弈理论和人类语言的进化等在传统群体遗传学中尚未涉及的内容。

进化动力学理论主要涉及繁殖、突变、选择、随机漂变和空间运动等过程。读者需要始终牢记一点:种群是任何进化过程的基础。个体、基因和思想都会随着时间的推移而改变,而种群才是任何进化过程的最根本基础。

本书的基本框架如下:在第2章中,我们主要讨论由具有繁殖能力的个体组成的种群,以及自然选择和突变的基本思想。随后,将介绍几个简单的种群动力学模型,这些模型可以产生不同的动力学结果:指数扩张、稳定平衡、振荡和混沌。当两个个体或多个个体的出生率有所差别时,它们就会受到自然选择的作用。突变意味着个体会从一种类型转变为另一种类型。在种群增长模型中,部分模型表明繁殖最快的物种将生存下来,即“最适者生存”(“survival of the fittest”),而另有一些模型则显示最先出现的物种将生存下来,或者物种最终达到共存。

在第3章中,我们主要介绍准种理论。在突变和选择的共同作用下,复制基因组所生成的基因组序列的全体,我们称之为准种。这些准种构成一个序列空间,并在适合度景观中移动。而突变率和基因组长度将通过“误差阈值(error threshold)”联系起来。误差阈值是指:只有当每个碱基的突变率小于基因组长度(以碱基计算)的倒数时,准种才有可能在绝大多数适合度景观中达到适应。

第4章将研究进化博弈动力学。当一个个体的适合度并非常数而是依赖于种群中其他个体的相对多度(即频率)时,就会产生那样的动态变化。因此,

进化博弈理论能够以最全面的视角来审视这个世界。没有接触过进化博弈理论的人的思维往往局限于严格的常数选择 (constant selection) 中, 在常数选择中, 个体的适合度与其他个体无关。复制方程是非线性微分方程, 它描述了在策略数量被固定的条件下频率对选择的制约作用。在这一章中, 我们还会接触到纳什均衡 (Nash equilibrium) 和进化稳定策略 (evolutionary stable strategies) 这两个重要概念。在进化博弈理论和生态学之间存在一条重要的纽带: 进化博弈论中的复制方程和生态学中经典的 Lotka-Volterra 方程等价, 后者描述了捕食者和被捕食者之间的相互作用。

在第 5 章中, 我们将专注于讨论著名的囚徒困境 (Prisoner's Dilemma)。在进化过程中, 繁殖实体的合作起到了不可或缺的作用。基因通过合作形成了基因组, 细胞通过合作形成了多细胞生物, 个体通过合作形成了群体和社会。不仅如此, 人类文明也是合作的产物。在自然选择下, 合作出现的机制可以由囚徒困境来描述。在无任何其他假设的条件下, 自然选择更青睐背叛而非合作; 而只有当博弈可重复进行时, 合作才有可能出现。在这章中, 我们将介绍多种不同策略, 例如: 以牙还牙 (Tit-for-tat) 策略, 以及相对它占优的“大度的以牙还牙 (Generous Tit-for-tat)”策略和“胜 - 保持, 败 - 改变 (Win-stay, lose-shift)”策略。

第 6 章将运用随机过程来描述有限种群的进化过程。中性漂变学说已经成为进化博弈动力学研究中一个重要方面: 在一个有限种群中, 如果只存在蓝色和红色两种个体, 并且两种个体的适合度相同, 那么它最终将或者成为一个全部由蓝色个体组成的群体, 或者成为一个全部由红色个体组成的群体。即便是在没有选择压力的情况下, 红蓝两种个体也不可能实现共存。如果它们的适合度不同, 那么在绝大多数情况下, 适合度高的那种个体将获得更大的存活概率。我们可以计算某一个体的后代占据整个种群的概率, 这就是所谓的固定概率, 它对估算进化速率至关重要。

第 7 章主要介绍发生在有限种群中的博弈。在进化博弈理论中, 绝大多数理论都建立在对无限种群的确定性动态描述的基础上。这里我们把博弈论引入到对有限种群的研究中, 带来了许多惊人的发现。在博弈中, 自然选择所青睐的突变策略既不是纳什均衡策略, 也不是进化稳态策略, 更不是风险占优策略 (risk-dominant strategy)。当两种对策处于双稳态时, 自然选择到底青睐于哪种策略将完全取决于一种简单的“1/3 法则”。

在第 8 章中, 我们将用图的顶点来表示种群中的个体, 连接各顶点的边来表示两者间的相互作用。这样构成的图就可以用来表示个体的空间关系以及社会的网络结构。本章中, 我们将对“进化图论 (evolutionary graph theory)”进行初步探索。完全图被用来刻画经典的同质种群, 这类图的基本特征是所有顶点都被连接起来。我们将会看到, 就动力学行为而言, 环路 (circulation) 和完全图非常类似, 都可以用常数选择下的固定概率来描述, 因此, 环路代表了漂

变和选择的一种特殊平衡。强化漂变的图会削弱选择的作用，而弱化漂变的图则会放大选择的作用。当种群无限大时，必然存在能够确保下述情形出现的图，即最优突变被固定下来而最差突变被淘汰。除此以外，本章还要介绍基于图的博弈。这时，合作的进化遵循一个极其简单的原则。

第9章向读者展示了空间网络中进化博弈动力系统的性质。时间离散、空间离散的确定性方法将博弈论和细胞自动机方法有机地结合在一起，是研究此类问题的基本方法。我们将介绍进化万花筒理论（evolutionary kaleidoscopes）、动态分形以及空间混沌等内容。这些结果涵盖了人类所能想象的所有复杂性，甚至可以说，上帝无须掷骰子，即进化规律是确定的。不仅如此，合作能够在空间网络上得以进化，这就是所谓的“空间互惠”概念。

第10章主要研究病毒感染过程的进化动力学。人类免疫缺陷病毒（human immunodeficiency virus, HIV）的致病机理是病毒在体内的进化。免疫系统不断攻击侵入的病毒，而病毒不断进化以逃避攻击，进而在序列空间中蔓延，最终战胜免疫系统。以此为基础的“多样性阈值理论（diversity threshold theory）”能够解释为何人类在感染HIV病毒后会经历较长而且富于变化的潜伏期后才发病。

在第11章，我们将探讨病原体（infectious agents）的进化过程。病原体不断攻击新的寄主，其危害程度将取决于选择压力的大小。传统观点认为，充分适应的病原体对寄主是无害的，而从进化动力学的角度来看，这一观点需要修正。在病原体的突变之间的竞争将使其基本再生率（basic reproductive ratio）达到最大。重复感染（superinfection）表明，病原体的竞争将发生在两种不同尺度上，即寄主个体体内和寄主群体内。这项研究得出许多令人震惊的结论，例如：病原体在进化过程中只考虑短期收益，导致其毒力不断增加，甚至远远超过其毒力的最适水平。

第12章将探讨癌症的进化动力学。一旦细胞间的合作发生瓦解，就会促成癌变，此时经过变异的细胞将失去控制，陷入无止境的复制当中。我们计算了致癌基因（oncogenes）的激活率和抑癌基因（tumor suppressor genes）的灭活率，并探讨诱发“遗传不稳定性（genetic instability）”的突变的作用，概括给出了导致癌变所须满足的“染色体不稳定性（chromosomal instability）”条件。

第13章将致力于探讨一种真正由人类发明的特征——语言。可以说，语言是过去6亿年中最引人入胜的发明，其重要意义可以与细菌和真核生物的出现相提并论。细菌展示了生命形成的生化过程。真核生物是复杂的高等多细胞生物的基本组成单元，并表现出高级的遗传机制，这些机制推动了动、植物分化。而语言则将使人类智慧得以传承。

第14章对全书内容做了总结。有兴趣深入研究的读者还可以参考本书最后的进一步阅读部分。

本书中，所有不同的专题都围绕着进化动力学这一共同的主题。我们对进



化的数学描述从单纯遗传系统出发，逐步扩展到存在噪声的（即自然的）环境下的信息复制过程。我们力求为读者提供一个全新的视角来认识身边的世界。生命系统所呈现的一切现象都可以从进化的角度得到解释。

# 2 进化是什么

本章将介绍进化动力学的三个基本原则：复制、选择和突变。这些原则决定了生命系统的进化，广泛适用于形式多样的生命体，而不依赖于其具体化学构成。可以说，任何活着的生命体的产生和发展都遵循这三大原则。

进化的先决条件是种群中的个体具有繁殖能力。在适当的环境条件下，病毒、细胞以及多细胞生命体等能够进行自我复制。遗传物质 DNA 或 RNA 对这些生命体的结构起决定作用，且可以通过复制传递给后代。当不同类型的生物体彼此间发生竞争时，选择将起作用。繁殖得较快的那些个体能在竞争中胜出。但是，繁殖过程也并非完美无瑕，其中偶尔也会出现差错，即突变。这些突变能促使生物产生多种变异，促成生物多样性的形成。而这些变异又会经受自然选择作用的筛选，最终它们或被保留下来，或被淘汰，这样就使遗传多样性得以提高或降低。

本章的末尾将关注随机交配下的哈迪—温伯格定律 (Hardy-Weinberg law)。这是我们对描述有性生殖过程的数学模型所进行的唯一一次讨论。在随后的章节中，我们将会涉及进化动力学的其他一些原则，例如随机漂变和空间运动。

## 2.1 繁殖

假设一个细菌细胞生存在营养充足的理想环境中。在此细菌的天堂中，这个幸运的细胞及其所有后代将每 20 min 分裂一次，众所周知，这是细菌细胞在理想的实验室条件下进行分裂的世界纪录。20 min 后，一个细胞会分化出 2 个子细胞，40 min 后，会分化成 4 个孙细胞，1 h 后，会分化成 8 个曾孙细胞。那么 3 天后，会形成多少细胞呢？

$t$  世代后，一个细胞会产生  $2^t$  个后代。3 天将经历 216 个世代。因此，期望达到的细胞数量是  $2^{216}=10^{65}$ 。这些细胞的总质量将远远超过地球的质量。

这一无限扩张的增长规律可以通过如下的递归方程来描述：

$$x_{t+1} = 2x_t. \quad (2.1)$$

这里  $x_t$  表示  $t$  时刻的细胞数量,  $x_{t+1}$  表示  $t+1$  时刻的细胞数量. 该方程表示  $t+1$  时刻的细胞数量是  $t$  时刻的细胞数量的两倍. 其中时间是用世代数来测度的.

定义 0 时刻的细胞数量为  $x_0$ . 在这一初始条件下, 方程 (2.1) 的解可以写成:

$$x_t = x_0 2^t. \quad (2.2)$$

方程 (2.1) 是所谓的差分方程, 因为时间是用离散时间步来度量的.

对度量时间连续的指数生长过程, 我们可以建立微分方程来描述. 令  $x(t)$  表示  $t$  时刻的细胞数, 假定细胞分裂速率为  $r$ . 更准确地, 我们假定细胞分裂的时间服从一个期望为  $1/r$  的指数分布. 可以写出如下微分方程:

$$\dot{x} = \frac{dx}{dt} = rx. \quad (2.3)$$

全书中, 我将始终使用标准符号  $\dot{x}$  来表示  $x$  关于时间的导数. 如果 0 时刻的细胞数用  $x_0$  表示, 那么微分方程 (2.3) 的解为:

$$x(t) = x_0 e^{rt}. \quad (2.4)$$

我们再次考虑上述那颗细菌超级新星. 如果我们以天为单位来测度时间, 那么  $r=72$  就表示一个细胞分裂周期平均为 20 min (用一天的总分钟数 1440 除以 72 得到). 因此, 细胞一天分裂 72 次. 三天后, 一个细菌细胞将分裂成  $e^{216}$  个细胞, 约等于  $6 \times 10^{93}$  个细胞.

差分方程和微分方程之间的差异源于对世代时间分布的不同假定. 差分方程假定每次细胞分裂确切地发生在 20 min 之后. 而微分方程则假定每次细胞分裂发生的时间间隔服从期望为 20 min 的指数分布. 该指数分布的定义如下: 细胞分裂发生在 0 到  $\tau$  时刻之间的概率为  $1 - e^{-r\tau}$ . 平均而言, 细胞分裂的时间间隔是  $1/r$ .

到目前为止, 我们一直没有考虑细胞的死亡. 现在我们假设细胞的死亡速率为  $d$ , 这表明它们的寿命服从期望为  $1/d$  的指数分布. 此时, 微分方程变成:

$$\dot{x} = (r - d)x \quad (2.5)$$

其中有效增长率为出生率  $r$  和死亡率  $d$  之差. 如果  $r > d$ , 那么种群将无限地扩张下去. 如果  $r < d$ , 种群大小将趋于零, 以至最后灭绝. 如果  $r = d$ , 种群大小保持不变, 但是这一状态并不稳定: 对于该状态的小小偏离就将导致种群扩大或缩小. 因此, 在方程 (2.5) 中设定  $r = d$  并不能提供一种使种群大小稳定地保持恒定的机制.

在进化生物学、生态学和流行病学的研究中, 式 (2.5) 中包含的基本繁殖率 (basic reproductive ratio)  $r/d$  是一个极其重要的概念. 这一比值可用于表示任何一个个体的期望子代个体数量. 其中,  $1/d$  表示细胞的平均寿命.  $r$  表示子细胞

的生成速率. 如果每个细胞的平均后代数大于 1, 即  $r/d > 1$ , 则细胞数量将呈现出指数扩张趋势. 因此, 基本繁殖率大于 1 是种群扩张一个必要条件.

我们已经观察到正在按指数增长的种群可以在短时间内产生大量个体. 在现实条件下, 种群将受到一些限制, 使其无法进一步扩张. 例如, 种群可能耗尽营养物质或缺乏扩张空间.

一个包含环境最大容纳量的种群增长模型由逻辑斯蒂方程 (logistic equation) 给出:

$$\dot{x} = rx(1 - x/K). \quad (2.6)$$

如前所述, 参数  $r$  表示当种群大小  $x$  远小于容纳量  $K$  时无密度调节的繁殖速率. 随着  $x$  增长, 种群增长速率会下降. 当  $x$  达到容纳量  $K$  时, 种群停止增长. 对于初始条件  $x_0$ , 方程 (2.6) 的解如下:

$$x(t) = \frac{Kx_0 e^{rt}}{K + x_0(e^{rt} - 1)}. \quad (2.7)$$

当时间趋向于无穷时, 即  $t \rightarrow \infty$  时, 种群大小趋于平衡态  $x^* = K$ . 全书中, 我们始终用星号上标来表示平衡状态下的数量.

## 确定性混沌

我们也可以研究逻辑斯蒂差分方程. 在不失一般性的前提下, 我们可以换一种尺度来刻画种群多度, 此时假定最大容纳量  $K=1$ . 可得:

$$x_{t+1} = ax_t(1 - x_t). \quad (2.8)$$

13

在差分方程中, 种群增长速率  $a$  类似于微分方程 (2.6) 中的  $1+r$ . 与微分方程相比, 差分方程 (2.8) 会产生许多令人惊叹的结果. 这一方程的动力学行为如此之丰富, 以至于在许多文章甚至书籍中都可看到对它的描述, 一些科学家也因为对它的研究而声名鹊起.

种群多度  $x$  的取值介于 0 和 1 之间. 增长速率  $a$  可以在 0 到 4 之间变化. 如果  $a < 0$  或  $a > 4$ , 那么  $x$  是负值, 这在生物学中是无意义的.

13

点  $x=0$  总是平衡点. 如果  $a < 1$ , 那么系统唯一的稳定平衡点就是  $x^*=0$ . 这意味着种群最终将会灭亡. 如果  $1 < a < 3$ , 那么唯一的稳定平衡点是  $x^* = (a-1)/a$ . 从任何初始条件  $x_0$  (大于 0 且小于 1) 出发的所有轨线将收敛于这一点.  $x^*$  是开区间  $(0,1)$  上的一个全局吸引子.

如果  $a > 3$ , 那么  $x^*$  就变得不稳定了. 当  $a$  值略大于 3 时, 我们发现一个周期为 2 的稳定振荡. 随着  $a$  值的增大, 周期为 2 的振荡变成周期为 4 的振荡, 然后是周期为 8 的振荡, 以此类推. 当  $a=3.57$  时, 将出现无穷多偶周期振荡. 当  $a=3.6786$  时, 出现第一个奇周期. 当  $3.82 < a \leq 4$  时, 所有的周期都将出现.