

## 微分方程在描述两群体进化过程中的应用

徐慧君, 李俊睿, 李海鹏\*

(中科院-马普学会计算生物学伙伴研究所 进化基因组学实验室, 上海 200031)

**摘要:** 为了解释生物进化各种过程, 在一定的条件下, 通过定向选择推导出的微分方程可以研究两个共享同一资源但同时又互不杂交的同类群体的进化过程。虽然人们的直觉是大群体往往能占有生存的良机, 但是这种认识是片面的。通过微分方程的各种模拟结果可以得出结论: 一方面在简单的适应面上, 即当一个群体发生有利突变而产生具有优势的后代, 那么无论初始条件如何这个群体将最后侵蚀掉另一群体。大群体因有利突变等概率产生而有更大的几率获得生存的优势。另一方面在略微复杂的适应面上, 如果两个群体都发生有利突变只是发生的时间不同。在相同的境遇下, 小群体相比大群体反而有更大的可能存活下来而不被灭绝。

**关键词:** 定向选择; 微分方程; 适应面

中图分类号: Q11 文献标识码: A 文章编号: 0254-5853(2009)01-0011-06

## Application of Differential Equation to the Evolution of Two Groups

XU Hui-jun, LI Jun-rui, LI Hai-peng\*

(Laboratory of Evolutionary Genomics, CAS-MPG Partner Institute for Computational Biology, Shanghai 200031, China)

**Abstract:** In order to explain the process of biological evolution based on some conditions, the differential equation deduced from directional selection describes the evolutionary process of two populations (species) which share the same resource without amalgamation. Although it is generally held that the larger population obtains better chances of survival, such view is not complete. By using differential equations and computer simulations, we found that, when a population gains beneficial mutation, the other population will go extinct regardless of its initial conditions. The larger population is superior since it is more likely to obtain advantageous mutation if the rate of advantageous mutation remains constant between the two populations. On the other hand, if both populations have favorable mutation, the chance of the survival for the smaller population will be apparently better.

**Key words:** Directional selection; Differential equation; Fitness landscape

达尔文把在生存斗争中适者生存, 不适者被淘汰的过程叫做自然选择(Sabeti et al, 2006)。选择分为 3 种: 稳定化选择(stabilizing selection), 分裂选择(diversifying selection)以及定向选择(directional selection)。在群体遗传中, 定向选择是指自然选择偏好单一的显性基因, 而使得等位基因在群体中出现的相对频率持续地朝一个方向发展。在这种情况下, 有偏好的等位基因对于其他等位基因来说存在优势, 因此该等位基因的频率将一直保持增长并且最终在群体里固定下来(Darwin, 1958)。在本次研究中, 我们将考虑这一特定的定向选择。

适应度(fitness), 作为自然选择过程中一个核心的概念, 指的是生物体存活下来并将基因传予下一代的相对能力。由于生物进化被许多遗传的、生态的、环境等因素影响而变得非常复杂, 所以引入一个具有隐喻作用却比较简单的概念非常重要。适应面(fitness landscape)(Wright, 1932)多年来作为透视生物进化和物种形成的标准模型, 对于弄清基因型和适应度的关系有重要的意义。适应面可以表示基因组合的适应度(Wright, 1932), 也可以描述基因型频数和种群适应度平均值之间的关系(Gavrilets, 2004)。我们假设每个基因型都有定义好的适应度

收稿日期: 2008-09-06; 接受日期: 2008-11-04

基金项目: 浦江人才计划(08PJ4104)

\*通讯作者 (Corresponding author), E-mail: lihaping@picb.ac.cn

且代表适应上的程度。基因型的相似程度决定了他们相互之间的距离。故一系列可能的基因型,相似程度和相对的适应度的值在整个适应面上得以体现(Rozen et al, 2008)。我们这考虑两个独立的,相互之间无基因交流的群体,所以适应面上的距离参数不作具体讨论。我们着重要看适应度在适应面上的变化。

突变指的是基因在DNA上发生的永久性变化,在这里是使生物个体适应度变化的原因。我们具体探讨的是共享一个资源且基因种类相同的两个群体(双倍体有机体, diploid organism),在伴有有利突变产生的情况下的进化过程。为了简化我们的模型,我们假设由于受到环境、食物等条件的限制,两群体总数之和是固定的。从这个角度上说,这两个群体的群体数量具有线性关系。但是这两个群体又不相互融合,即不相互杂交,也就是说在研究这两个竞争群体的时候,可以将其任一个独立地拿出来看它本身世代相传的过程。另外,我们假设在整个进化过程中任意一个群体至多只发生一次有利突变,即在这个发生突变的群体里只会产生一个有助于这个群体适应度提高的等位基因。如果两个群体在进化过程中都发生突变,我们认为这两个突变不可能同时产生。在这些前提下,我们分别观察两个群体相对数量以及群体适应度随时间的变化。

## 1 方法

### 1.1 简单的适应面: 单个群体发生有利突变

我们首先从研究一个群体进行阐述。

先是群体发生突变的情况。我们研究双倍染色体有机体有两种基因型 A 和 a。其中 A 为野生型(wildtype),而 a 代表突变的有优势的等位基因(advantageous allele)。A 的相对数量为  $p$ , a 的相对数量表示为  $q$ ,显然  $p+q=1$ 。在 a 刚刚产生时,  $q=1/2N$ ,其中  $N$  为群体大小。

在随机交配的模型中(即群体中每一个成员与其他异性都有同等交配的机会),经过了一代的随机交配可以推出子代的 3 种基因型分别为 AA、Aa 和 aa,定向选择(加上适应度因子的过程)后的相对数量分别为  $p^2$ ,  $2pq(1+s)$  和  $q^2(1+2s)$ 。只要带有一个有优势的等位基因 a,基因型的适应度就要加上一个选择参数  $s$ ,该参数反映有优势的基因与普通基因的差别。然后我们要对 3 个相对数量归一化处理,便可得到 AA、Aa 和 aa 经过一代选择后的相对数量

为  $p^2/\omega$ ,  $2pq(1+s)/\omega$  和  $q^2(1+2s)/\omega$ 。其中,

$$\omega = p^2 + 2pq(1+s) + q^2(1+2s) \quad (1)$$

为群体 3 种子代基因型的选择后相对数量之和,代表的是这一代发生有利突变后的群体整体的适应度。

可以计算出有利突变 a 的相对数量变化为,

$$\Delta q = sq(1-q)/\omega \quad (2)$$

因为这对父代和子代的推导适应于这个群体任意两代之间的关系,由等式(2)以此类推可知每经过一代  $q$  不断的变化,但有利突变的概率变化表达式仍然为  $q$ 。显然在某一较长的过程中,经过很多世代的改变,有利突变概率势必和时间(也就是世代数)有关。于是我们把  $q$  换成  $x$ ,自然  $\Delta q$  写成  $\Delta x$ ,  $sp(1-q/\omega)$  之后添一个  $\Delta t$ ,便化成差分方程(Stephen & Wiehe, 1991)。

$$\Delta x = sx(1-x)/\omega \Delta t \quad (3)$$

要指出的是,选择系数  $S$  具有一定的范围。首先由于 a 比 A 更有生存遗传的优势,所以  $S$  必须大于 0。另外,该差分方程还需要考虑到遗传漂变(genetic drift)的影响。遗传漂变指的是等位基因在群体中出现的相对数量由于偶然的原因发生改变的过程,当一代向后一代进化时,哪些等位基因在其他等位基因消失的情况下将会传到下一代,纯粹是由于偶然性所决定的。这种现象在小群体中尤为常见。一般来说  $N_e S < 1$ ,遗传漂变的作用不能被忽略。而当  $N_e S > 100$  时,我们认为群体数量足够大而遗传漂变不用考虑了。因为  $N_e$  的数值在  $10^4$  到  $10^5$ ,这里我们通常取  $S$  在  $10^{-3}$  到  $10^{-1}$  之间,并且  $S=0.01$ 。

对于  $\omega$ ,由于  $q \leq 1$ ,而  $S \ll 1$ ,可以知道  $\omega \approx 1$ 。这样,差分方程(3)可以化简成

$$\Delta x = sx(1-x) \Delta t \quad (4)$$

根据 Kurtz 的理论(Kurtz, 1970),如果有一个大于零的小量  $\epsilon$  ( $\epsilon \ll 1$ ) 使得我们在  $t \in [t_\epsilon, t_{1-\epsilon}]$  时间段里可以用光滑的连续函数来较好地近似表示原本不连续的方程。也就是说群体一代一代变化的本质没有发生改变,但是我们可以用这个连续的方程能较方便又精确的反映出每一代变化的趋势。这时可以将(4)式写成微分方程的形式

$$dx = sx(1-x) \quad (5)$$

当  $t=t_\varepsilon$  时  $x=\varepsilon$ , 而  $t=t_{1-\varepsilon}$  时  $x=1-\varepsilon$ 。有了这个边界条件之后, 我们就可以解出微分方程(5), 使得原来的  $x$  满足表达式

$$x(t) = \frac{\varepsilon}{\varepsilon + (1-\varepsilon)e^{-s(t-t_\varepsilon)}}, \quad \text{令 } \tau = t - t_\varepsilon \quad (6)$$

(6)即为发生有利突变的有优势的等位基因占群体的相对数量。

于是,  $\omega$  可写成

$$\omega(t) = 1 + 2x(t) = 1 + \frac{2\varepsilon}{\varepsilon + (1-\varepsilon)e^{-s(t-t_\varepsilon)}} \quad (7)$$

为群体此时的整体适应度。一般我们取  $\varepsilon=1/(2N_i)$ 。

如果要计算, 只要令(5)式等于 1 即可。经计算可以得到

$$\tau = -2 \ln \varepsilon / s \quad (8)$$

一般群体数量在 10000 都要经历近 2000 代才能使得有利突变遍及整个群体。可见这个过程还是比较漫长的。

如果群体没有发生突变, 显然它的群体适应度为 1。

然后我们考虑两个群体。其中群体G发生了有利突变, 其相关数量为  $f_G = N_G / (N_G + N_H)$ , 适应度为  $\omega$ 。而群体H没有任何突变产生, 选择前相对数量  $f_H$ , 适应度为 1。经过一个世代后两群体的相对数量分别为  $f_G \omega / \varpi$  和  $f_H \omega / \varpi$ 。这里系数  $\varpi =$

$$f_G \omega + f_H$$

可以求出 H 组群的相对数量变化为

$$\Delta f_H = f_H \omega / \varpi - f_H \quad (9)$$

即,

$$\Delta f_H = -\frac{2xs(1-f_H)f_H}{1+2xs-2xsf_H} \quad (10)$$

## 1.2 复杂的适应面: 两个群体发生有利突变

那么如果两个群体皆发生突变, 结果又会是如何呢? 首先可以肯定的是无论大小群体哪一个先

发生了突变都与之前分析的一个群体发生突变的情况一样。我们只要讨论第 2 个群体发生突变之后的情形即可。先把两个群体隔离开来看, 它们各自发生突变后, 自身的适应度的表达式和等式(7)相似。我们取等式(7)表示先发生突变的群体 G 的适应度  $\omega$ , 后发生突变的群体 H 的适应度  $\nu$  为

$$\nu = 1 + 2sx' = 1 + 2s \frac{\varepsilon'}{\varepsilon' + (1-\varepsilon')e^{-s(t-t')}} \quad (11)$$

选择前相对数量分别为  $f_G$  和  $f_H$ , 选择后相对数量为  $f_G \omega / \xi$  和  $f_H \nu / \xi$ 。  $\xi = f_G \omega + f_H \nu$  为归一化相对数量引入的参数。

可知经历了一代,

$$\begin{aligned} \Delta f_H &= f_H \omega' / \xi - f_H = \frac{2f_H s(x'-x)(1-f_H)}{1+2sx+2f_H s(x'-x)} \\ &= \frac{f_H(\nu-\omega)(1-f_H)}{1+2sx+2f_H s(x'-x)} \end{aligned} \quad (12)$$

如果要想两个群体共存达到平衡, 至少上式要为零。结果便是如果不是群体 H 灭绝或者群体 G 灭绝, 就是

$$x=x' \quad (13)$$

或者

$$\nu=\omega \quad (14)$$

把等式(13)展开,

$$\frac{\varepsilon}{\varepsilon + (1-\varepsilon)e^{-st}} = \frac{\varepsilon'}{\varepsilon' + (1-\varepsilon')e^{-s(t-t')}} \quad (15)$$

其中

$$E=1/2N_G \quad (16)$$

$$\varepsilon'=1/2N_H \quad (17)$$

解等式(14)得到

$$e^{st'} = \frac{2N_G - 1}{2N_H - 1} \quad (18)$$

因为  $t' > 0$ , 所以等式(18)也大于 1。这表示如果两个群体要获得共存, 群体 G 的数量必须大于群体 H。按照这个推论我们可以知道如果两个群体要达到共存, 我们可以求出临界突变发生的时间  $t'$ 。换言之, 就是两个群体自己的 fitness 都达到了相同的

值。这样两个群体互相之间没有任何优势可言也就和平共处了。

但是还有一种可能也可以使两个群体发生共存。当等式(15)中如果 $(1-\varepsilon)e^{-st}$ 和 $(1-\varepsilon')e^{-s'(t-t')}$ 都接近于0,即两个群体的适应度都达到相同的最大值时,两群体之间遗传优势没有任何差别可言,所以它们共存也就理所当然了。

## 2 结果

利用上述推导,我们用C++程序编程模拟可得出的一系列结果。

### 2.1 简单的适应面: 单个群体发生有利突变

简单适应面的情况下,我们以两组大小群体为例。一组G群体数量为70000, H群体为30000。另一组G、H群体的数量分别20000和80000。将G群体发生突变的那一刻作为时间零点,并且以 $2(N_G+N_H)$ 个世代作为1个时间单位,由图1a和1b,我们可以得到H群体的相对数量随时间的变化以及G群体适应度的变化。群体H相对数量的减少速度与G群体的适应度有直接关系,当G适应度变化明显(事实上是G的适应度领先于H的差值明显),群体H的相对数量也就下降得更快。另外我们通过图可以看出一直到H群体灭绝群体G的适应度都没有达到最大值,即有利突变在群体G的频率尚小于1。

在简单适应面上,只要发生了突变的群体就必

然会消灭另一方。所以发生突变的概率大的群体就显得更有生存优势。当有利突变在群体中以等概率出现,突变的几率与群体大小有关。在这种情况下,大群体比小群体更有可能产生有利突变,从而存活下来。

### 2.2 复杂的适应面: 两个群体发生有利突变

我们先以G群体70000、H群体30000为例。以G先发生突变的时间作为时间零点。从图2a可以知道,在最终两群体共存的前提下,小群体H比大群体G晚发生突变无疑有3种可能:群体H的相对数量 $f_H$ 变大, $f_H$ 不变和 $f_H$ 变小后稳定。然而我们把G、H群体的数量互换,从图2b中却发现晚发生突变的大群体H相对数量都是下降后才稳定的。那么大群体不可能像小群体一样有相对数量变大或至少保持不变的可能呢?

我们知道大群体发生突变时间越早对它自己越有利,考虑极限的情况,即大群体H可以看成在0时刻和小群体G同时发生了有利突变。小群体适应度记为 $\omega$ ,大群体记为 $\nu$ ,则它们都发生突变后群体适应度之差为

$$\omega - \nu = 2s(x - x') = 2s\left(\frac{\varepsilon}{\varepsilon + (1-\varepsilon)e^{-st}} - \frac{\varepsilon'}{\varepsilon' + (1-\varepsilon')e^{-s't'}}\right) \quad (19)$$

将具体数值代入(19)式得图2c可知,只要大群体数量上占有优势,就不可能比小群体的适应度更

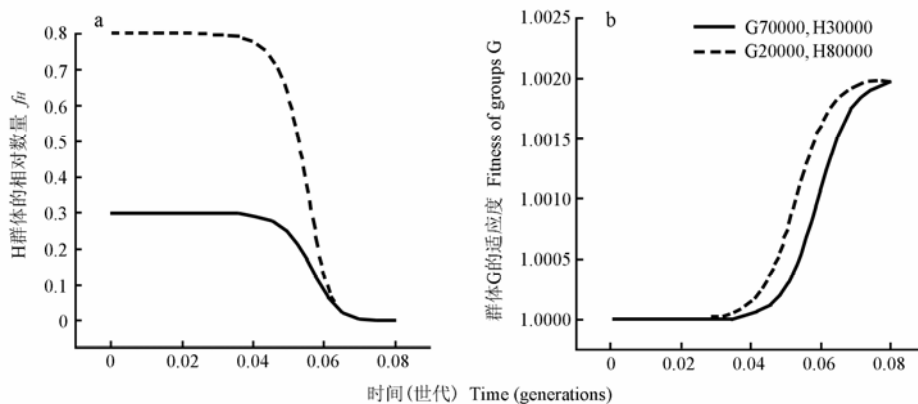


图 1 简单适应面情况下群体相对数量和适应度变化

Fig. 1 Changes of relative quantity and fitness in different groups in terms of simple fitness landscape

a: 在初始 G 群体为 70000、H 群体为 30000 和 G 群体 20000、H 群体 80000 条件下, H 群体相对数量随时间的变化; b: 在初始 G 群体为 70000、H 群体为 30000 和 G 群体 20000、H 群体 80000 条件下, G 群体适应度随时间的变化。

a: changes of relative quantity of group H under the initial condition that the number of group G is 70000 and group H is 30000 as well as that the number of group G is 20000 and group H is 80000 respectively; b: changes of fitness of group G under the initial condition that the number of group G is 70000 and group H is 30000 as well as that the number of group G is 20000 and group H is 80000 respectively.

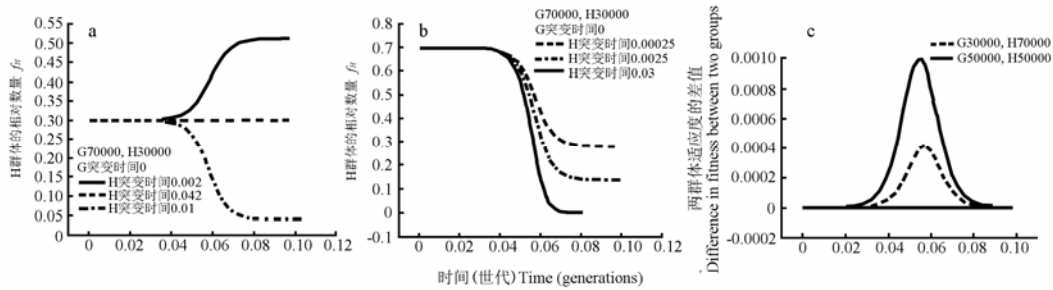


图 2 复杂适应面情况下群体相对数量和适应度差值随时间的变化

Fig. 2 Changes of relative quantity and difference of fitness in different groups in terms of complex fitness landscape

a: 在初始 G 群体为 70000、H 群体为 30000 的条件下, H 群体在不同时刻发生突变后相对数量随时间的变化; b: 在初始 G 群体为 30000、H 群体为 70000 的条件下, H 群体在不同时刻发生突变后相对数量随时间的变化; c: 在初始条件不同的情况下大小群体同时发生突变后, 适应度的差值。

a: changes of relative quantity of group H after H has mutated at different time in the initial condition that the number of group G is 70000 and group H is 30000; b: changes of relative quantity of group H after H has mutated at different time under the initial condition that the number of group G is 30000 and group H is 70000; c: the difference between fitness of the two groups after they have mutated simultaneously under different initial conditions.

大。也就是说大群体的相对数量不可能变大或者不变。

### 3 讨论

由定向选择推导出的反映群体相对数量和适应度的微分方程, 可以被运用到简单的适应面和复杂的适应面上, 来描述两个共享同一资源但同时又互不融合的群体的进化过程。通过设定反映有利突变的选择系数的取值范围, 我们可以避免选择牵连效应和遗传漂变效应的干扰, 并使得所推出的微分方程能很好地吻合代代相传的原本不连续的进化适应面。

在简单的适应面上, 即只有一个群体发生有利突变的情况下, 没有发生有利突变的群体无论初始相对数量如何, 最终都会因适应度落后而被灭绝。所以群体的优势体现在谁更容易发生有利突变。在有利突变关于群体大小等概率出现的条件下, 大群体因为群体更大更容易发生有利突变, 从而较另一方有更明显的生存优势继而消灭对方。所以在简单的适应面上大群体一般占有更大的优势。

在复杂的适应面上, 即两个群体在不同时刻皆发生有利突变的情况下(这里就不再考虑发生有利突变的概率了), 小群体常常就显示出它更强的生存能力。在都是后发生有利突变的情况下, 第一, 小群体有机会将自己群体的相对数量扩大并超过大

群体, 而大群体没有机会提高自己占整个群体的相对数量反而在达到稳定之前一直在衰减; 第二, 后发生突变时刻如果相同, 小群体获得最后稳定的相对数量往往比大群体高。而且甚至在一些大群体被灭绝的情况下小群体仍然能够存活下来。这都要归功于小群体因为群体数量更小具有更大的适应度。一旦适应度上获得领先, 群体占整体的相对数量将一直呈增长的态势, 所以在复杂适应面上小群体更有优势。

当然, 我们没有考虑在复杂适应面上, 如果大群体早发生突变的概率更大的话, 也有可能使得小群体的优势减弱。另外我们还可以拓宽到各种不同类型的进化过程中, 比如改变群体的选择系数来体现突变基因的生存优势, 选择系数可以随群体大小或者发生突变时间来进行变化; 另外可以改变群体进化中突变的次数来研究在进化过程中多次突变的现象, 突变的次数也可以由群体数量等因素决定; 还有就是随着进化过程中环境的改变, 完全可能一个有利突变在某段时间之后变得不那么有利, 甚至我们可以引入变化的突变来研究出群体对各种环境下作出的反应。

致谢: 感谢科隆大学 *Thomas Wiehe* 教授对此项工作提出的建议。

## 参考文献:

- Darwin C. 1958. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or, the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life[M]. London: J Murray.
- Gavrilets S. 2004. Fitness Landscapes and the Origin of Species [M]. Princeton: Princeton University Press.
- Kurtz TG. 1970. Solutions of ordinary differential equations as limits of pure jump Markov processes [J]. *J Appl Prob*, 7: 49-58.
- Rozen D. 2008. Heterogeneous adaptive trajectories of small populations on complex fitness landscapes[J]. *Plos One*, 3: 3-1715.
- Sabeti PC. 2006. Positive natural selection in the human lineage[J]. *Science*, 312: 1614.
- Stephen W, Wiehe THE. 1992. The effect of strongly selected substitutions on neutral polymorphism: Analytical results based on diffusion theory[J]. *Theoretical Population Biology*, 41: 237-254.
- Wright S. 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution [A]. The Sixth International Congress on Genetics[R]. 355-366.

## 江西省两种鸟类新记录——白喉斑秧鸡和红颈瓣蹼鹬 Slaty-legged Crake and Red-necked Phalarope: Two New Bird Records from Jiangxi Province, China

钟平华<sup>1</sup>, 邵明勤<sup>2,\*</sup>, 戴年华<sup>3</sup>, 曾凡伟<sup>2</sup>

ZHONG Ping-hua<sup>1</sup>, SHAO Ming-qin<sup>2</sup>, DAI Nian-hua<sup>3</sup>, ZENG Fan-wei<sup>2</sup>

(1. 江西省遂川县鸟类环志站, 江西 吉安 343900; 2 江西师范大学 生命科学院, 江西 南昌, 330022;

3. 江西省科学院 生物资源研究所, 江西 南昌 330029)

(1. *Bird Banding Station of Suichuan, Jiangxi, Ji'an 343900, China*; 2. *College of Life Science, Jiangxi Normal University, Nanchang, 330022, China*;  
3. *Biological Resources Institute, Jiangxi Academy of Sciences, Nanchang 330029, China*)

关键词: 江西; 遂川; 白喉斑秧鸡; 红颈瓣蹼鹬; 新记录

**Key words:** Jiangxi Province; Suichuan; *Rallina eurizonoides*; *Phalaropus lobatus*; New distribution records

中图分类号: Q959.7 文献标识码: A 文章编号: 0254-5853-(2009)01-000-02

2006年10月2日和2007年8月21日笔者在江西吉安市遂川鸟类环志站(25°28'—26°20'N, 113°56'—114°13'E)进行鸟类环志和野外鸟类观测过程中,记录到白喉斑秧鸡(*Rallina eurizonoides*)和红颈瓣蹼鹬(*Phalaropus lobatus*),经查阅文献后确认为江西省新记录(Zheng, 2005)。现报道如下:

### 1 白喉斑秧鸡 *Rallina eurizonoides*

2006年10月2日笔者在遂川鸟类环志站的营盘圩乡山地(海拔1700m)开展夜间环志时捕获一只白喉斑秧鸡,捕获环志后放飞,环号为F05-2280。

形态特征: 偏栗棕色秧鸡。头部和胸栗棕色,喉部色浅偏白,下胸以下具粗大的黑褐和白色相间的横斑。初级飞羽和次级飞羽的内侧亦具黑褐和白

色相间的横斑。

量度: 体重101g,全长259mm,嘴峰24mm,翅长136mm,尾长66mm,跗蹠44mm。

分布: 白喉斑秧鸡的分布范围还不甚清楚(MacKinnon et al, 2000)。以往文献记录表明,该物种在广西、香港、台湾为留鸟,在湖南和河南南部为夏候鸟,亦见于海南(迷鸟)和云南(Zheng, 2005; Huang et al, 2006)。Gao et al (2000)在太湖进行鸟类调查时也发现白喉斑秧鸡。江西过去无分布记录,遂川鸟类环志站夜间环志的白喉斑秧鸡为江西省鸟类新记录。此次发现时间为鸟类迁徙季节,因此该物种在江西的居留状况还有待进一步观察。

(下转第23页)

收稿日期: 2008-11-17; 接受日期: 2008-12-20

基金项目: 江西师范大学博士启动基金; 江西师范大学青年成长基金

\*通讯作者 (Corresponding author), E-mail: shaomq912@sina.com. 男, 江苏盐城人, 博士, 副教授, 主要从事鸟类多样性和濒危动物保护生物学研究