



浙江大学
Zhejiang University

数学建模

浙江大学数学系 谈之奕

tanzy@zju.edu.cn



浙江大学
Zhejiang University

生物数学模型

种群数量变化模型

随机模型

- 随机模型

- 记 $x(t)$ 为 t 时刻一种群个体数量

- $x(t)$ 是一个取非负整数值的随机变量, $\{x(t), t \geq 0\}$ 为一随机过程

- $x(t)$ 为连续时间齐次Markov链

- $P\{x(t+s)=j \mid x(s)=i, x(u)=x_u, 0 \leq u < s\} = P\{x(t+s)=j \mid x(s)=i\}$

- $P\{x(t+s)=j \mid x(s)=i\}$ 值与 s 无关, 记其为 $p_{ij}(t)$

- 设 $x(t)=n$, 种群在 $(t, t+\Delta t)$ 时段内

- 出生 1 人的概率为 $\lambda_n \Delta t + o(\Delta t)$

- 死亡 1 人的概率为 $\mu_n \Delta t + o(\Delta t)$

- 出生和死亡事件发生两次或以上的概率很小, 忽略不计



生灭过程

- 生灭过程

- 离散状态空间连续时间齐次Markov链称为**生灭过程** (birth-death process)，若对充分小的 Δt ,

$$\begin{cases} p_{i,i+1}(\Delta t) = \lambda_i \Delta t + o(\Delta t), \lambda_i \geq 0, i \geq 0 \\ p_{i,i-1}(\Delta t) = \mu_i \Delta t + o(\Delta t), \mu_i \geq 0, i \geq 1 \Rightarrow \sum_{|j-i| \geq 2} p_{ij}(\Delta t) = o(\Delta t) \\ p_{i,i}(\Delta t) = 1 - (\lambda_i + \mu_i) \Delta t + o(\Delta t), i \geq 0 \end{cases}$$

- 纯生过程 (pure birth process) : $\mu_i = 0, i \geq 0$
- 纯灭过程 (pure death process) : $\lambda_i = 0, i \geq 0$
- Poisson过程: $\mu_i = 0, i \geq 0, \lambda_i = \lambda, i \geq 0$



Siméon Denis
Poisson
(1781–1840)

法国数学家、物理学家

生灭过程

- 生灭过程

- 记 $p_n(t) = P\{x(t) = n\}$

- $p_n(t + \Delta t) = \lambda_{n-1} \Delta t p_{n-1}(t) + (1 - \lambda_n \Delta t - \mu_n \Delta t) p_n(t) + \mu_{n+1} \Delta t p_{n+1}(t) + o(\Delta t)$

- $\frac{dp_n(t)}{dt} = \lambda_{n-1} p_{n-1}(t) - (\lambda_n + \mu_n) p_n(t) + \mu_{n+1} p_{n+1}(t)$

- 线性增长

- $\lambda_n = bn, \mu_n = dn$

- $\frac{dp_n(t)}{dt} = (n-1)bp_{n-1}(t) - (b+d)np_n(t) + (n+1)dp_{n+1}(t)$

- 初始情况 $p_{N_0}(0) = 1, p_i(0) = 0, i \neq N_0$

母函数
偏微分方程



线性增长

- 线性增长

- 记 $E(x(t)) = \sum_{n=1}^{\infty} np_n(t)$, $E(x(0)) = N_0$

$$\begin{aligned}\frac{dE(x(t))}{dt} &= \sum_{n=1}^{\infty} n \frac{dp_n(t)}{dt} = b \sum_{n=1}^{\infty} n(n-1)p_{n-1}(t) - (b+d) \sum_{n=1}^{\infty} n^2 p_n(t) + d \sum_{n=1}^{\infty} n(n+1)p_{n+1}(t) \\ &= b \sum_{n=1}^{\infty} (n+1)np_n(t) - (b+d) \sum_{n=1}^{\infty} n^2 p_n(t) + d \sum_{n=1}^{\infty} (n-1)np_n(t) \\ &= (b-d) \sum_{n=1}^{\infty} np_n(t) = (b-d)E(x(t))\end{aligned}$$

- $E(x(t)) = N_0 e^{(b-d)t} = N_0 e^{rt}$

$$\frac{dp_n(t)}{dt} = (n-1)bp_{n-1}(t) - (b+d)np_n(t) + (n+1)dp_{n+1}(t), \quad p_{N_0}(0) = 1$$



Yule纯生过程

- Yule纯生过程

- $\lambda_n = bn, \mu_n = 0$

- 种群中每一个个体在 Δt 时间内产生新的个体的概率为 $b\Delta t + o(\Delta t)$ ，且个体相互独立

- $$p_{n,n+1}(\Delta t) = P\{x(t + \Delta t) = n + 1 | x(t) = n\}$$
$$= \binom{n}{1} (b\Delta t + o(\Delta t)) (1 - b\Delta t + o(\Delta t))^{n-1}$$
$$= bn\Delta t + o(\Delta t)$$

- $$\frac{dp_n(t)}{dt} = (n-1)bp_{n-1}(t) - bnp_n(t)$$

$$\frac{dp_n(t)}{dt} = (n-1)bp_{n-1}(t) - (b+d)np_n(t) + (n+1)dp_{n+1}(t)$$



George Udny
Yule

(1871–1951)

英国统计学家



Yule纯生过程

- 初始时刻仅有一个个体的Yule过程

- $\frac{dp_1(t)}{dt} = -bp_1(t), p_1(0) = 1 \Rightarrow p_1(t) = e^{-bt}$

$$\frac{dp_n(t)}{dt} = (n-1)bp_{n-1}(t) - bnp_n(t)$$

- $\frac{dp_2(t)}{dt} = bp_1(t) - 2bp_2(t) = -2bp_2(t) + be^{-bt}, p_2(0) = 0 \Rightarrow p_2(t) = e^{-bt}(1 - e^{-bt})$

- $p_n(t) = e^{-bt}(1 - e^{-bt})^{n-1}$

- $$\begin{aligned}\frac{dp_n(t)}{dt} &= -be^{-bt}(1 - e^{-bt})^{n-1} + b(n-1)e^{-2bt}(1 - e^{-bt})^{n-2} \\ &= be^{-bt}(1 - e^{-bt})^{n-2} (e^{-bt} - 1 + (n-1)e^{-bt}) \\ &= be^{-bt}(1 - e^{-bt})^{n-2} (n-1 - n(1 - e^{-bt})) \\ &= be^{-bt}(n-1)(1 - e^{-bt})^{n-2} - n(1 - e^{-bt})be^{-bt} \\ &= b(n-1)p_{n-1}(t) - bnp_n(t)\end{aligned}$$

t 时刻种群个体数量服从参数为 e^{-bt} 的几何分布

抛掷一枚正面向上概率为 e^{-bt} 的硬币, 首次出现正面所需的抛掷次数

Yule纯生过程

- 初始时刻有 N_0 个个体的Yule过程
 - t 时刻种群个体数量为 N_0 个服从参数为 e^{-bt} 的几何分布的独立同分布随机变量之和
 - 抛掷一枚正面向上概率为 e^{-bt} 的硬币，出现 N_0 次正面所需的抛掷次数

$$p_n(t) = \binom{n-1}{N_0-1} e^{-N_0 bt} (1 - e^{-bt})^{n-N_0}, n \geq N_0 \geq 1$$

前 $n-1$ 次中有
 N_0-1 次成功

全部 N_0
次成功

全部 $n-N_0$
次失败

参数为 N_0 和 e^{-bt}
的负二项分布

家族消亡问题

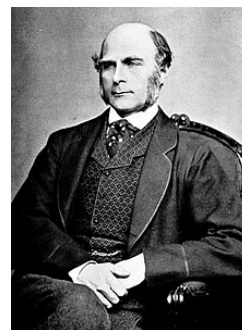
- 家族消亡问题 (**extinction of family names**)
 - 19世纪中叶至20世纪初，先后有多位数学家注意到这样的社会现象：一个国家或地区的人口不断增加，但很多家族却消亡了，一些曾经显赫的姓氏不再出现。他们独立或相继地尝试用数学方法研究这一问题



Irénée-Jules Bienaymé
(1796–1878)
法国统计学家



Antoine Augustin Cournot
(1801–1877)
法国哲学家、数学家、经济学家



Sir Francis Galton
(1822–1911)
英国科学家



Henry William Watson
(1827–1903)
英国数学家



Agner Krarup Erlang
(1878–1929)
丹麦数学家、统计学家、工程师

家族消亡问题

- 函数 $f(x)$
 - 设每位家族成员至多有 k 个后代，有 i 个后代的概率为 p_i ， $\sum_{i=0}^k p_i = 1$ 。每位家族成员后代数量相互独立
 - 定义函数 $f(x) = \sum_{i=0}^k p_i x^i$
 - $f(x)$ 在 $[0,1]$ 上连续， $f(0) = p_0$ ， $f(1) = 1$
 - $f'(x) > 0, x \in (0,1)$ ， $f(x)$ 严格单调递增
 - $f''(x) < 0, x \in (0,1)$ ， $f(x)$ 严格下凸
 - 某个家族成员没有后代的概率为 $p_0 = f(0) > 0$
 - 某个家族成员后代数量的期望为 $M = \sum_{i=0}^k i p_i = f'(1)$

家族消亡问题

- 函数 $f_n(x)$
 - 记 x_n 为家族在第 n 代的成员数。假设 $x_0 = 1$
 - $0 \leq x_n \leq k^n$
 - 记 $p_{j,n} = P\{x_n = j\}$ ，定义 $f_n(x) = \sum_{j=0}^{k^n} p_{j,n} x^j$
 - $p_{j,1} = p_j$ ， $f_1(x) = f(x)$
 - 若 $x_{n-1} = s$ ，其中第 i 位成员的后代数 j_i ， $i = 1, 2, \dots, s$
 - $0 \leq j_i \leq k$ ， $x_n = \sum_{i=1}^s j_i$
 - $p_{j,n} = \sum_{s=0}^{k^{n-1}} p_{s,n-1} \sum_{(j_1, j_2, \dots, j_s) \in \Lambda_j} p_{j_1} p_{j_2} \dots p_{j_s}$ ，其中 $\Lambda_j = \left\{ (j_1, j_2, \dots, j_s) \mid 0 \leq j_i \leq k, \sum_{i=1}^s j_i = j \right\}$

家族消亡问题

- 函数 $f_n(x)$

- $$f_n(x) = \sum_{j=0}^{k^n} p_{j,n} x^j = \sum_{j=0}^{k^n} x^j \sum_{s=0}^{k^{n-1}} p_{s,n-1} \sum_{(j_1, j_2, \dots, j_s) \in \Lambda_j} p_{j_1} p_{j_2} \dots p_{j_s}$$

$$= \sum_{s=0}^{k^{n-1}} p_{s,n-1} \sum_{j=0}^{k^n} \sum_{(j_1, j_2, \dots, j_s) \in \Lambda_j} p_{j_1} p_{j_2} \dots p_{j_s} x^{j_1} x^{j_2} \dots x^{j_s}$$

$$= \sum_{s=0}^{k^{n-1}} p_{s,n-1} \left(\sum_{j_1=0}^k p_{j_1} x^{j_1} \right) \left(\sum_{j_2=0}^k p_{j_2} x^{j_2} \right) \dots \left(\sum_{j_s=0}^k p_{j_s} x^{j_s} \right)$$

$$= \sum_{s=0}^{k^{n-1}} p_{s,n-1} \left(\sum_{j=0}^k p_j x^j \right)^s = \sum_{s=0}^{k^{n-1}} p_{s,n-1} f(x)^s = f_{n-1}(f(x))$$

$$f_n(x) = f_{n-1}(f(x)) = f_{n-2}(f(f(x))) = \dots = \underbrace{f(f(\dots f(f(x))))}_{n} = \dots = f(f_{n-1}(x))$$

$$x^3 + x^4 + x^4 + x^4 + x^5 + x^5 + x^5 + x^6$$

$$x^3 + x^4 + x^4 + x^5 + x^4 + x^5 + x^5 + x^6$$

$$(x + x^2)(x + x^2)(x + x^2)$$

$$f(x) = \sum_{i=0}^k p_i x^i \quad f_n(x) = \sum_{j=0}^{k^n} p_{j,n} x^j \quad p_{j,n} = \sum_{s=0}^{k^{n-1}} p_{s,n-1} \sum_{(j_1, j_2, \dots, j_s) \in \Lambda_j} p_{j_1} p_{j_2} \dots p_{j_s}$$

家族消亡问题

- 第 n 代家族成员数量的期望值 $E(x_n)$

- $$E(x_n) = \sum_{j=0}^{k^n} j p_{j,n} = f'_n(1)$$
- $$f'_n(x) = f'(f_{n-1}(x)) f'_{n-1}(x)$$
- $$f'_n(1) = f'(f_{n-1}(1)) f'_{n-1}(1)$$

$$= f'(1) f'_{n-1}(1) = M f'_{n-1}(1)$$
- $$E(x_n) = f'_n(1) = M^n$$

$$f_n(x) = \sum_{j=0}^{k^n} p_{j,n} x^j \quad f(x) = f(f_{n-1}(x))$$

$$f(x) = \frac{1}{4} + \frac{1}{2}x + \frac{1}{4}x^2$$

$$f_2(x) = \frac{25}{64} + \frac{5}{16}x + \frac{7}{32}x^2 + \frac{3}{16}x^3 + \frac{1}{64}x^4$$

$$f_3(x) = \frac{7921}{16384} + \frac{445}{2048}x + \frac{723}{4096}x^2$$

$$+ \frac{159}{2048}x^3 + \frac{267}{8192}x^4 + \frac{19}{2048}x^5$$

$$+ \frac{11}{4096}x^6 + \frac{1}{2048}x^7 + \frac{1}{16384}x^8$$

$$f_1(0) = 0.250, f_2(0) = 0.391, f_3(0) = 0.483$$

$$f_4(0) = 0.550, f_5(0) = 0.601, f_6(0) = 0.641$$

$$f(x) = \frac{1}{8} + \frac{1}{2}x + \frac{1}{4}x^2 + \frac{1}{8}x^3$$

$$f_1(0) = 0.125, f_2(0) = 0.192, f_3(0) = 0.231$$

$$f_4(0) = 0.255, f_5(0) = 0.271, f_6(0) = 0.281$$

家族消亡问题

- 消亡概率 π_n
 - 记 $\pi_n = P\{x_n = 0\}$ ，即家族在第 n 代消亡的概率
 - $\pi_n = f_n(0) = f(f_{n-1}(0)) = f(\pi_{n-1})$, $\pi_1 = f(0)$
 - $\{x_{n-1} = 0\} \subseteq \{x_n = 0\}$, $\pi_{n-1} \leq \pi_n$
 - $\pi_n \leq 1$, $\lim_{n \rightarrow \infty} \pi_n$ 存在, 记为 π_∞
 - π_∞ 是方程 $f(x) = x$ 的最小正根
 - 在 $\pi_n = f(\pi_{n-1})$ 两边取极限, $\pi_\infty = f(\pi_\infty)$
 - 设另有 $f(x_0) = x_0 > 0$, $\pi_1 = f(0) < f(x_0) = x_0$, $\pi_2 = f(\pi_1) < f(x_0) = x_0$, 归纳可得 $\pi_n < x_0$
 - 由极限保号性, $\pi_\infty \leq x_0$ $f(x)$ 单调性

家族消亡问题

- 最终消亡概率 $\pi_\infty = 1$ 当且仅当 $M = f'(1) \leq 1$
 - 方程 $f(x) = x$ 在 $(0,1)$ 内至多只有一个根
 - 若 $f(x) = x$ 在 $(0,1]$ 内有三个根 x_1, x_2, x_3 , 其中 $0 < x_1 < x_2 < x_3 \leq 1$,
 $f(x_2) < \frac{x_3 - x_2}{x_3 - x_1} f(x_1) + \frac{x_2 - x_1}{x_3 - x_1} f(x_3) = \frac{x_3 - x_2}{x_3 - x_1} x_1 + \frac{x_2 - x_1}{x_3 - x_1} x_3 = x_2$ ↗ $f(x)$ 凸性 矛盾
 - 若 $M \leq 1$, 方程 $f(x) = x$ 在 $(0,1)$ 内无根
 - 由 $M = f'(1) \leq 1$ 及 $f''(x) > 0, x \in (0,1)$, $f'(x) < 1, x \in (0,1)$
 - 由中值定理, 对任意 $x \in (0,1)$, $\frac{1-f(x)}{1-x} = \frac{f(1)-f(x)}{1-x} = f'(\tau) < 1, x < \tau < 1$
- 若 $\pi_\infty = 1$, 则 $M \leq 1$
 - 令 $g(x) = f(x) - x$, $g(0) > 0, g(1) = 0, g'(x) = f'(x) - 1$
 - 若 $M = f'(1) > 1$, 则 $0 < g'(1) = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0^+} \frac{g(1) - g(1-\varepsilon)}{\varepsilon} = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0^+} \frac{0 - g(1-\varepsilon)}{\varepsilon}$
 - 存在 $\tau \in (0,1)$, $g(\tau) < 0$ 。由界值定理, $g(x)$ 在 $(0,\tau)$ 内有一根 矛盾

π_∞ 是方程 $f(x) = x$ 的最小正根

分支过程

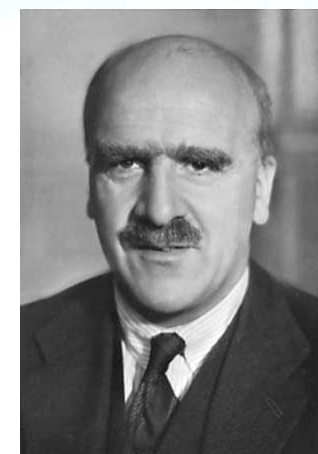
- 分支过程
 - 分支过程 (branching process) 是用于描述与某一群体繁殖和转换相关的现象的随机过程，其基本假定是个体的繁殖是相互独立的
 - 分支过程可用于描述传染病从极少感染者经过逐级传播到爆发的过程
 - Fisher和Haldane曾用分支过程研究基因变异后的形成的不利基因通过自然选择在后代中的保留问题

Fisher RA. On the dominance ratio. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 42: 321-341, 1923.

Haldane JBS. A mathematical theory of natural and artificial selection, V: selection and mutation. *Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, 838-844, 1927.



**Sir Ronald
Aylmer Fisher**
(1890–1962)
英国统计学家、
遗传学家



**John Burdon
Sanderson Haldane**
(1892–1964)
英国遗传学家、生
物统计学家



浙江大学
Zhejiang University

谢 谢

