Ewolucja fenotypowa w populacjach płciowych

(praca wspólna z R. Rudnickim)

Paweł Zwoleński

IM PAN, MIM UW

BIOFIZMAT, Warszawa, 12 grudnia 2014

Plan referatu

Pewne modele strukturalne
- Przykład
- Stochastyczne modele indywidualne

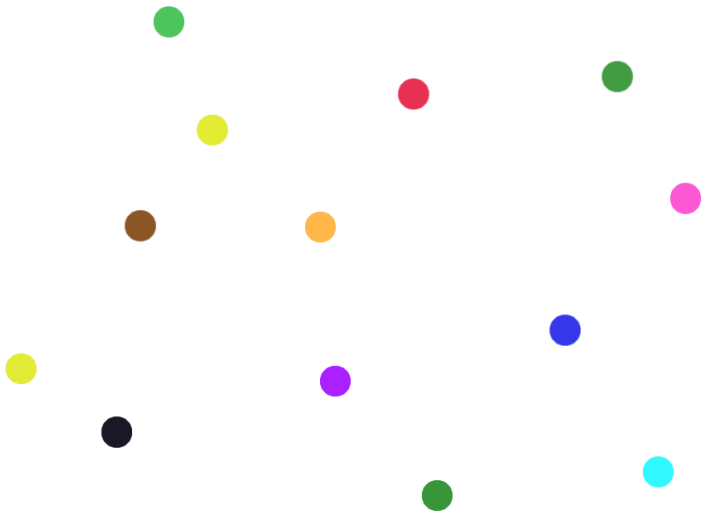
Populacje hermafrodytyczne
- Funkcyjne twierdzenia graniczne
- Asymptotyka

Populacje dwupłciowe
- Model i założenia
- Asymptotyka

Dalszy kierunek badań

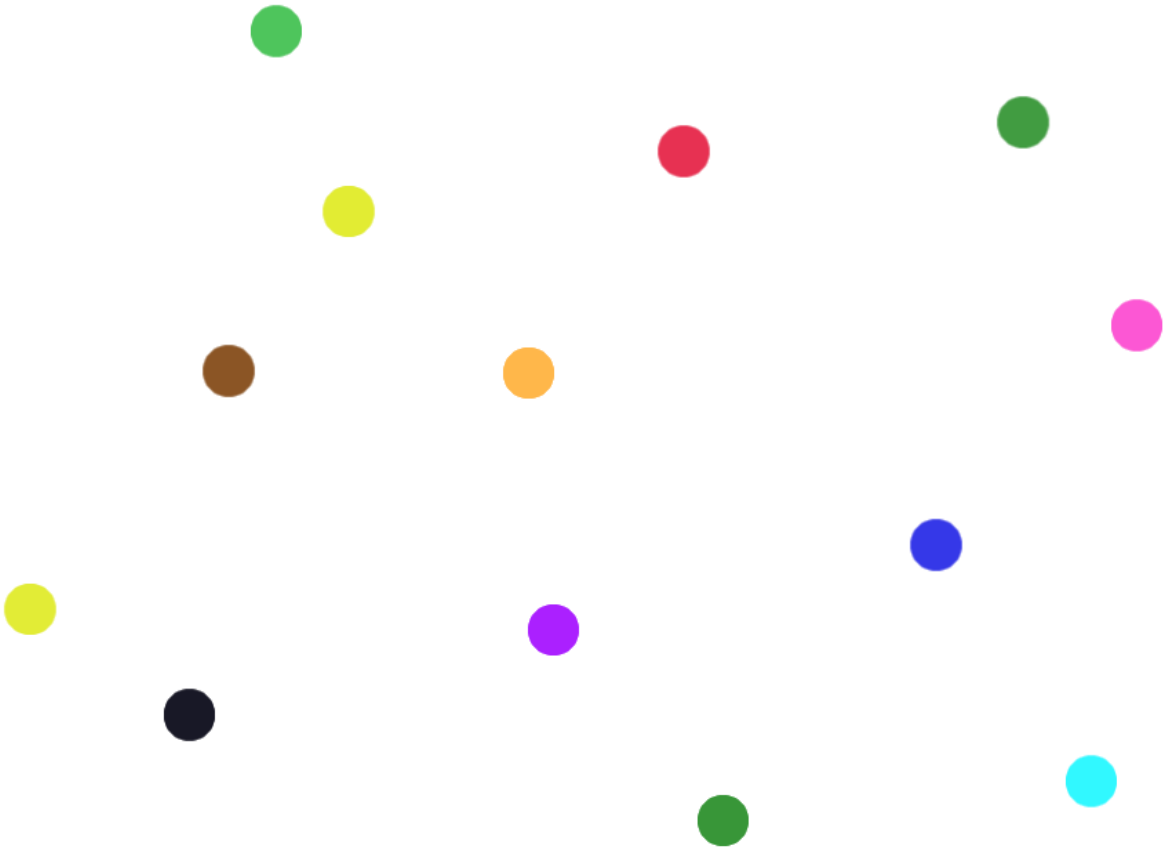
Pewne modele strukturalne

Przykład



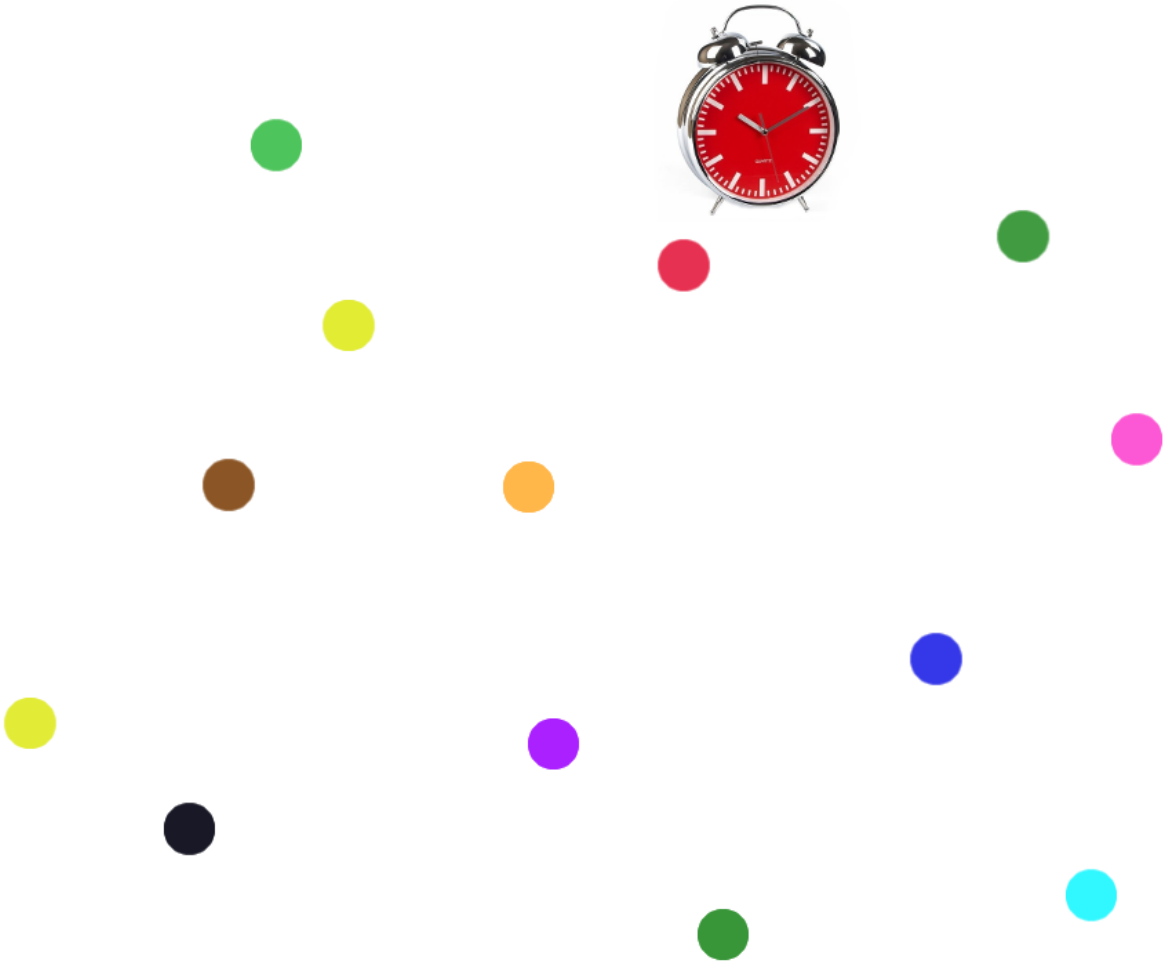
- skończona ilość cząstek
- struktura populacji
- zegary zdarzeń i interakcji
- dynamika

Przykład



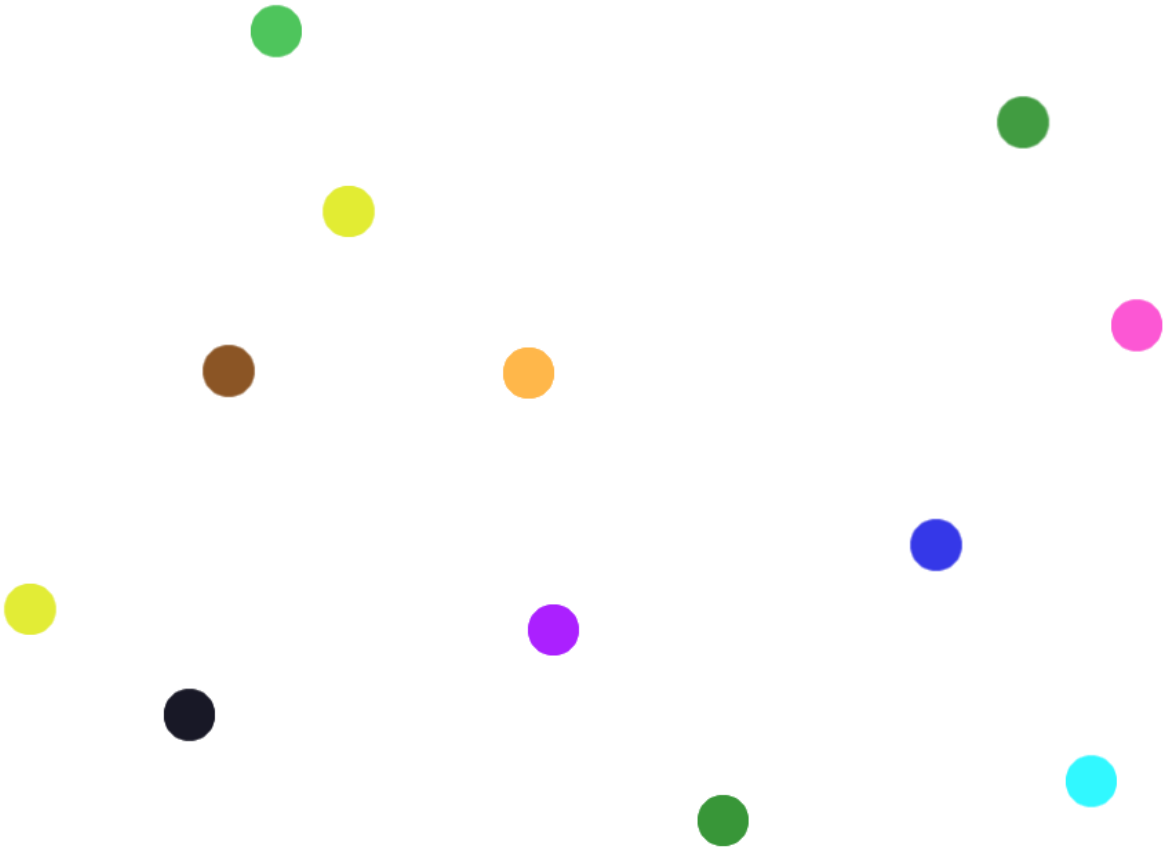
$$\delta_{x_1} + 2\delta_{x_2} + 2\delta_{x_3} + \delta_{x_4} + \delta_{x_5} + \delta_{x_6} + \delta_{x_7} + \delta_{x_8} + \delta_{x_9} + \delta_{x_{10}} + \delta_{x_{11}}$$

Przykład



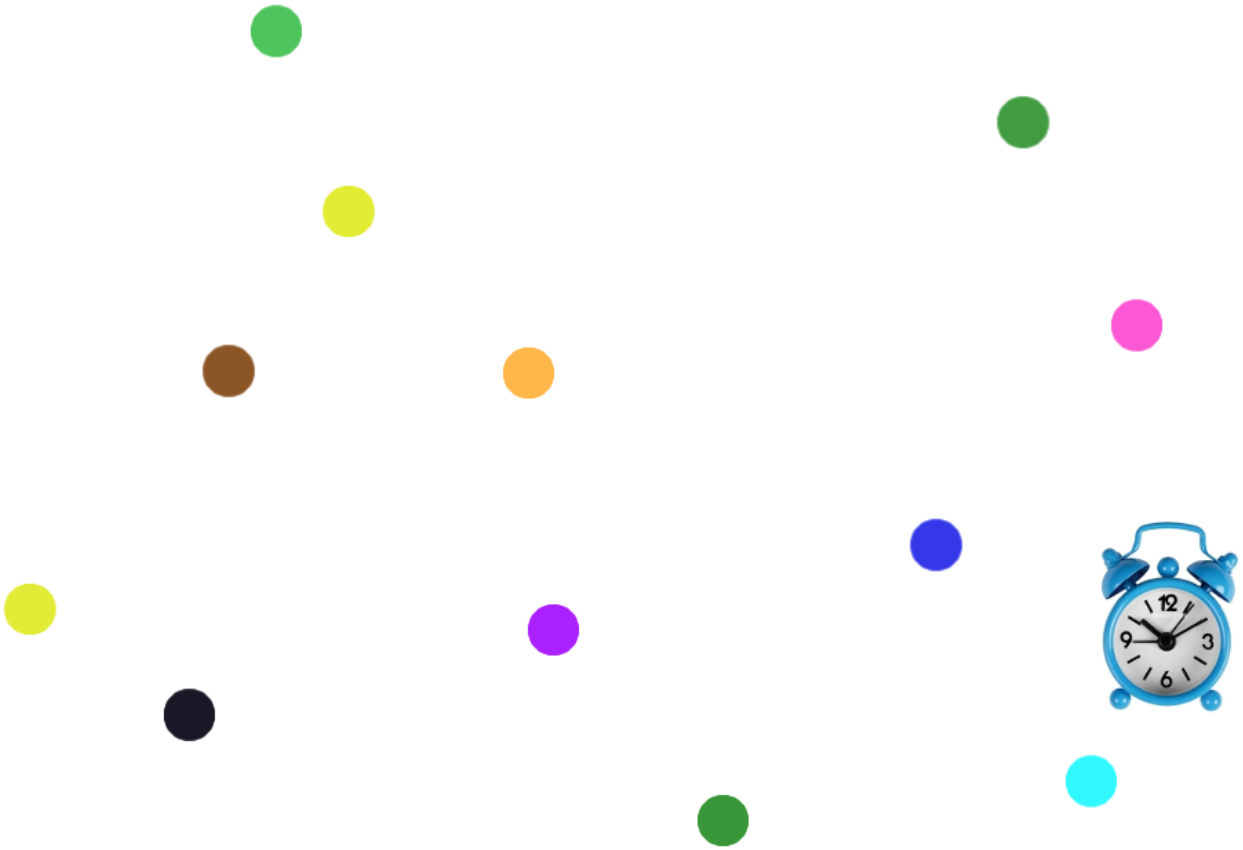
$$\delta_{x_1} + 2\delta_{x_2} + 2\delta_{x_3} + \delta_{x_4} + \delta_{x_5} + \delta_{x_6} + \delta_{x_7} + \delta_{x_8} + \delta_{x_9} + \delta_{x_{10}} + \delta_{x_{11}}$$

Przykład



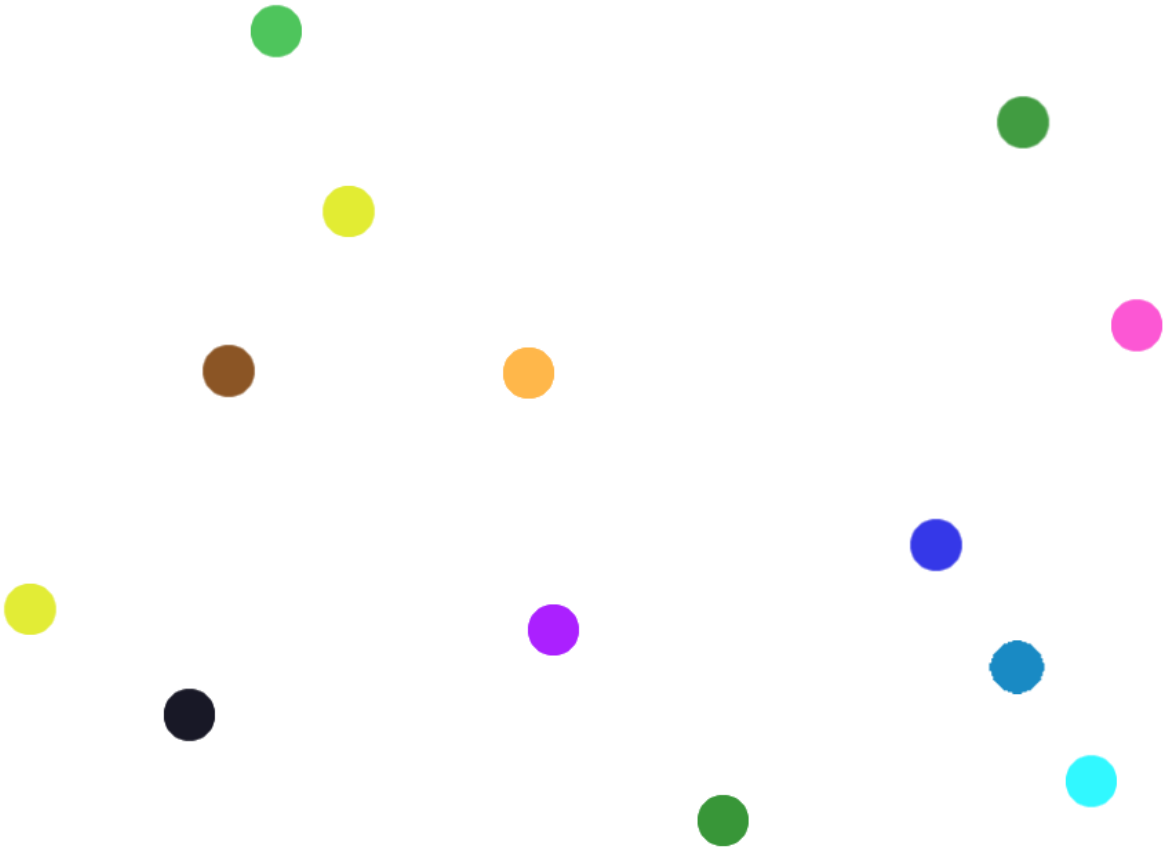
$$\delta_{x_1} + 2\delta_{x_2} + 2\delta_{x_3} + \delta_{x_5} + \delta_{x_6} + \delta_{x_7} + \delta_{x_8} + \delta_{x_9} + \delta_{x_{10}} + \delta_{x_{11}}$$

Przykład



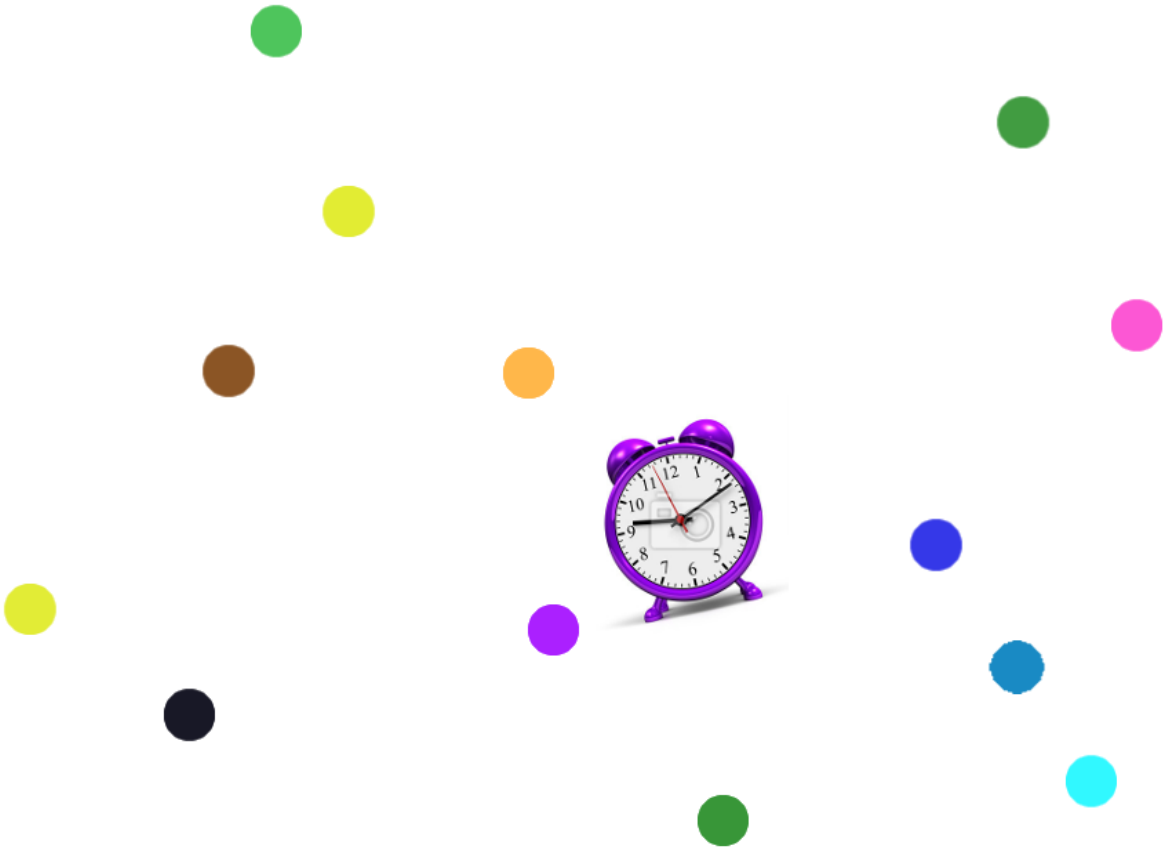
$$\delta_{x_1} + 2\delta_{x_2} + 2\delta_{x_3} + \delta_{x_5} + \delta_{x_6} + \delta_{x_7} + \delta_{x_8} + \delta_{x_9} + \delta_{x_{10}} + \delta_{x_{11}}$$

Przykład



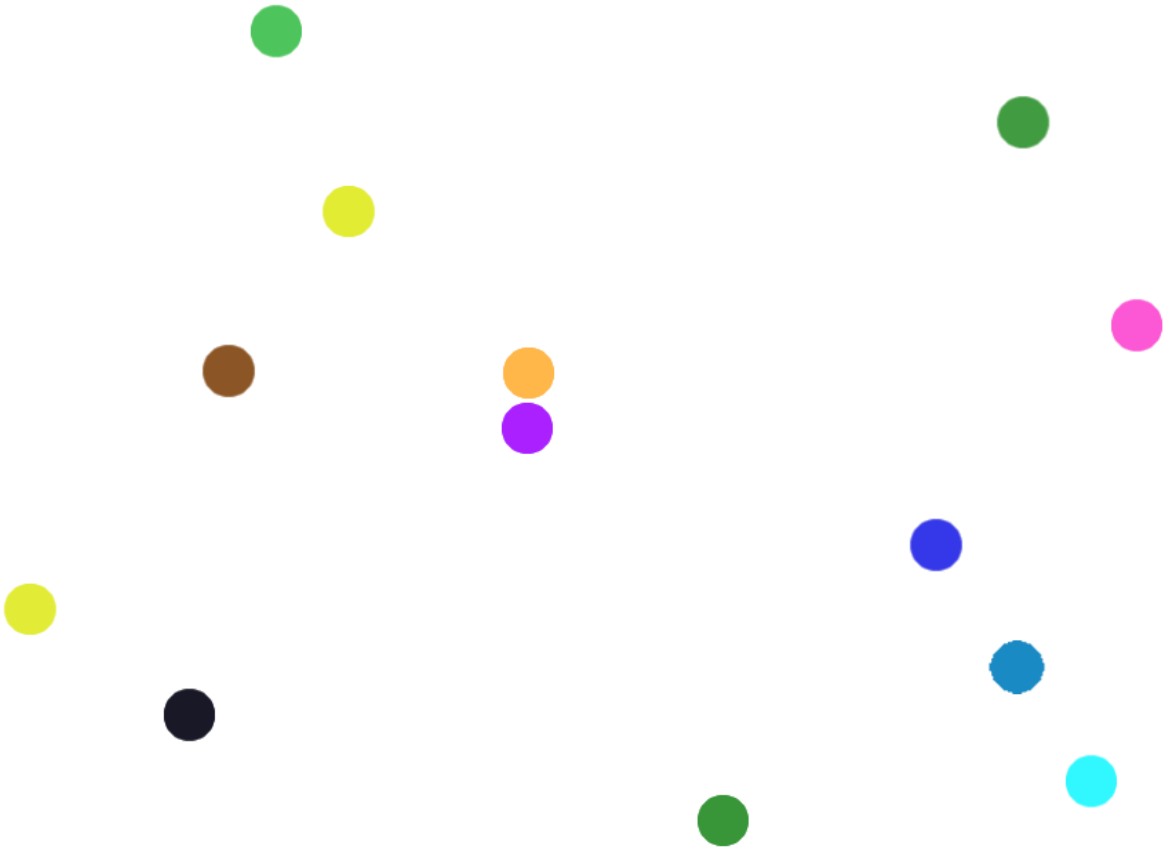
$$\delta_{x_1} + 2\delta_{x_2} + 2\delta_{x_3} + \delta_{x_5} + \delta_{x_6} + \delta_{x_7} + \delta_{x_8} + \delta_{x_9} + \delta_{x_{10}} + \delta_{x_{11}} + \delta_{x_{12}}$$

Przykład



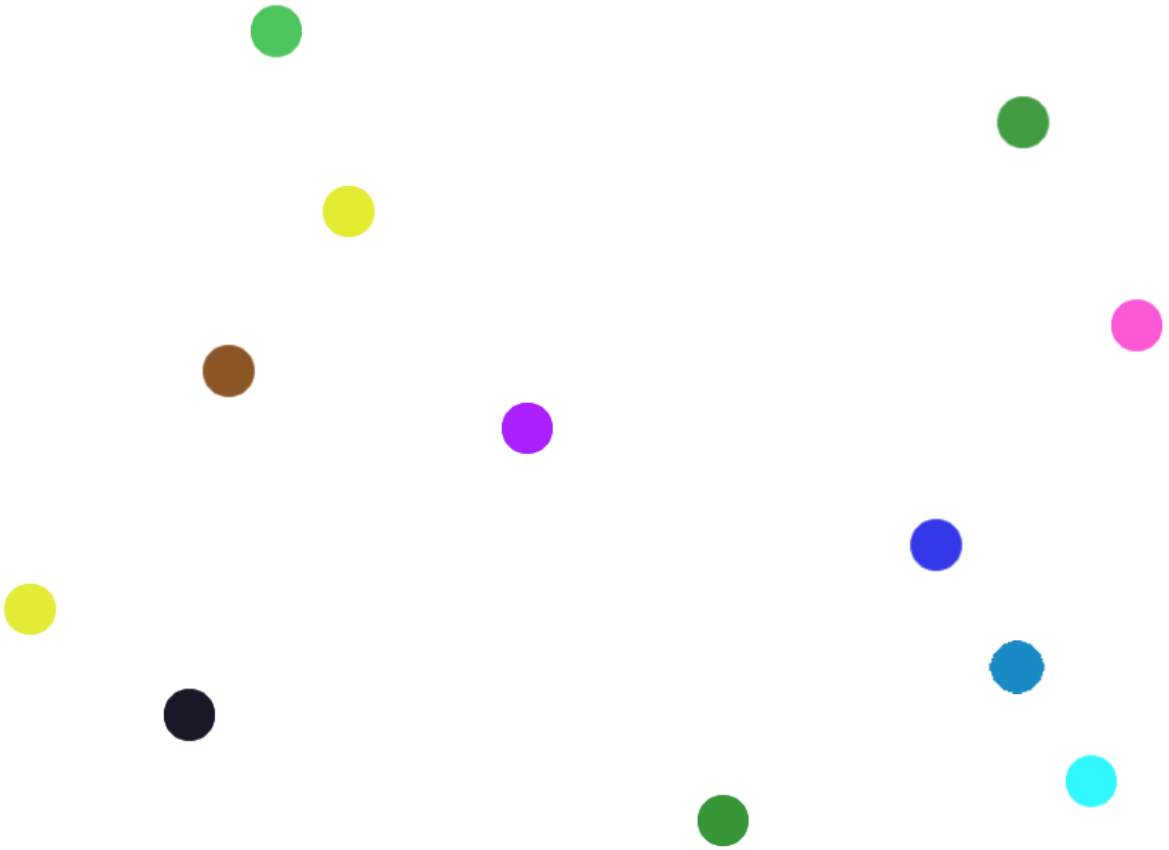
$$\delta_{x_1} + 2\delta_{x_2} + 2\delta_{x_3} + \delta_{x_5} + \delta_{x_6} + \delta_{x_7} + \delta_{x_8} + \delta_{x_9} + \delta_{x_{10}} + \delta_{x_{11}} + \delta_{x_{12}}$$

Przykład



$$\delta_{x_1} + 2\delta_{x_2} + 2\delta_{x_3} + \delta_{x_5} + \delta_{x_6} + \delta_{x_7} + \delta_{x_8} + \delta_{x_9} + \delta_{x_{10}} + \delta_{x_{11}} + \delta_{x_{12}}$$

Przykład



$$\delta_{x_1} + 2\delta_{x_2} + 2\delta_{x_3} + \delta_{x_5} + \delta_{x_7} + \delta_{x_8} + \delta_{x_9} + \delta_{x_{10}} + \delta_{x_{11}} + \delta_{x_{12}}$$

Indywidualne modele stochastyczne

- proces stochastyczny z czasem ciągłym kawałkami stały,
- własność Markowa,
- opis indywidualnych zachowań i interakcji między cząsteczkami – **opis mikroskopowy**,
- proces skokowy w zbiorze miar postaci

$$\mathcal{M} = \left\{ \sum_{i=1}^{n} \delta_{x_i} : \; n \in \mathbb{N}, \, x_i \in X \right\}$$

Populacje hermafrodytyczne

Hermafrodyci

Dynamika populacji

1. łączenie się w pary
2. wydawanie potomstwa i dziedziczenie cech
3. śmiertelność naturalna
4. konkurencja wewnątrz gatunkowa

Półlosowe łączenie się w pary

$\mu = \delta_{x_1} + \ldots + \delta_{x_n}$ – obecny stan populacji

- $p(x_i)$ – współczynnik łączenia się w pary,
- dobór partnera o cesze x_j w/g rozkładu

$$\frac{p(x_j)}{\sum_{k=1}^{n} p(x_k)} = \frac{p(x_j)}{\int_X p(z)\mu(dz)}.$$

Współczynnik łączenia się w pary osobników x_i, x_j

$$m(x_i, x_j, \mu) = \frac{p(x_i)p(x_j)}{\int_X p(z)dz}$$

Preferencyjne łączenie się w pary (assortative mating)

- osobniki o bliskich cechach częściej łączą się w pary
- występują preferencje w doborze partnera
- występują ograniczenia w doborze partnera

Preferencyjne łączenie się w pary (assortative mating)

- $a(x, y)$ – funkcja pereferencji
- np: $a(x, y) = \varphi(\|x - y\|)$ dla pewnej nieujemniej, malejącej funkcji φ
- $a(x, y) = 0$ – brak możliwości łączenia się w pary
- $\mu = \delta_{x_1} + \ldots + \delta_{x_n}$ – obecny stan populacji

$$m(x_i, x_j, \mu) = \frac{a(x_i, x_j)}{2\int_X a(x_i, z)\mu(dz)} + \frac{a(x_i, x_j)}{2\int_X a(x_j, z)\mu(dz)},$$

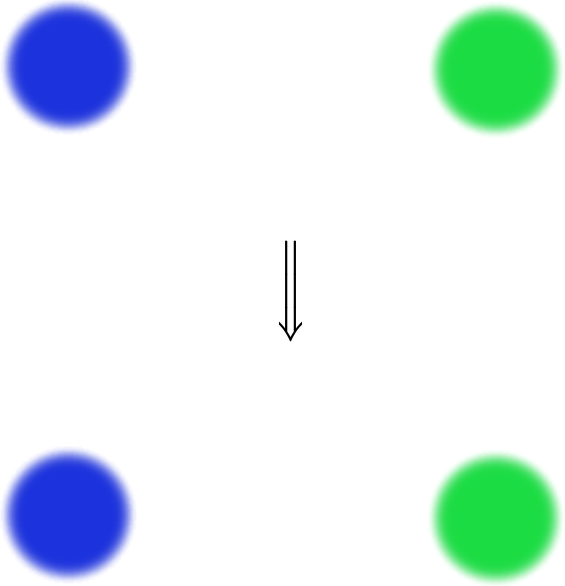
Narodziny osobnika i dziedziczenie fenotypowe

- po każdym połączeniu się w pary rodzi się potomek,
- potomek zaraz po narodzinach może brać udział w interakcjach,
- rozkład cech potomka $K(x, y, \cdot)$,
- $K(x, y, \cdot) = K(y, x, \cdot)$,

$$\int_X z\, K(x, y, dz) = \frac{x + y}{2}.$$

Dziedziczenie fenotypowe

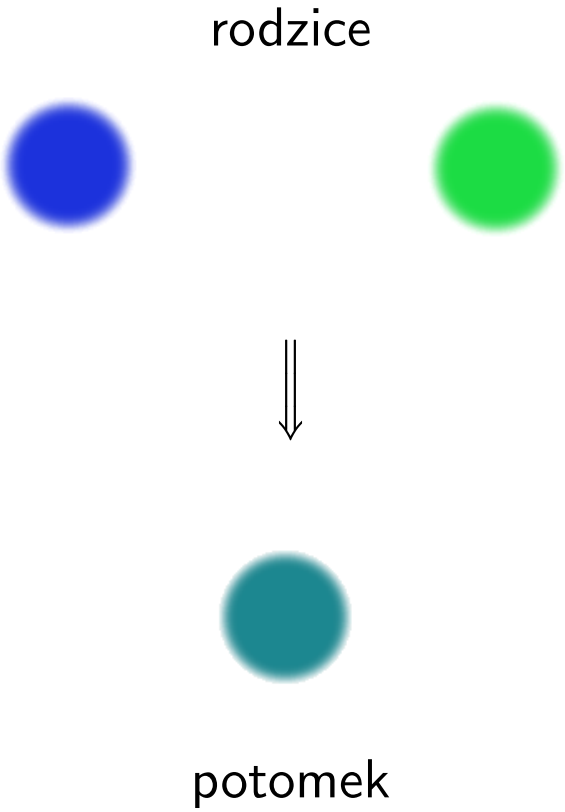
rodzice



potomek

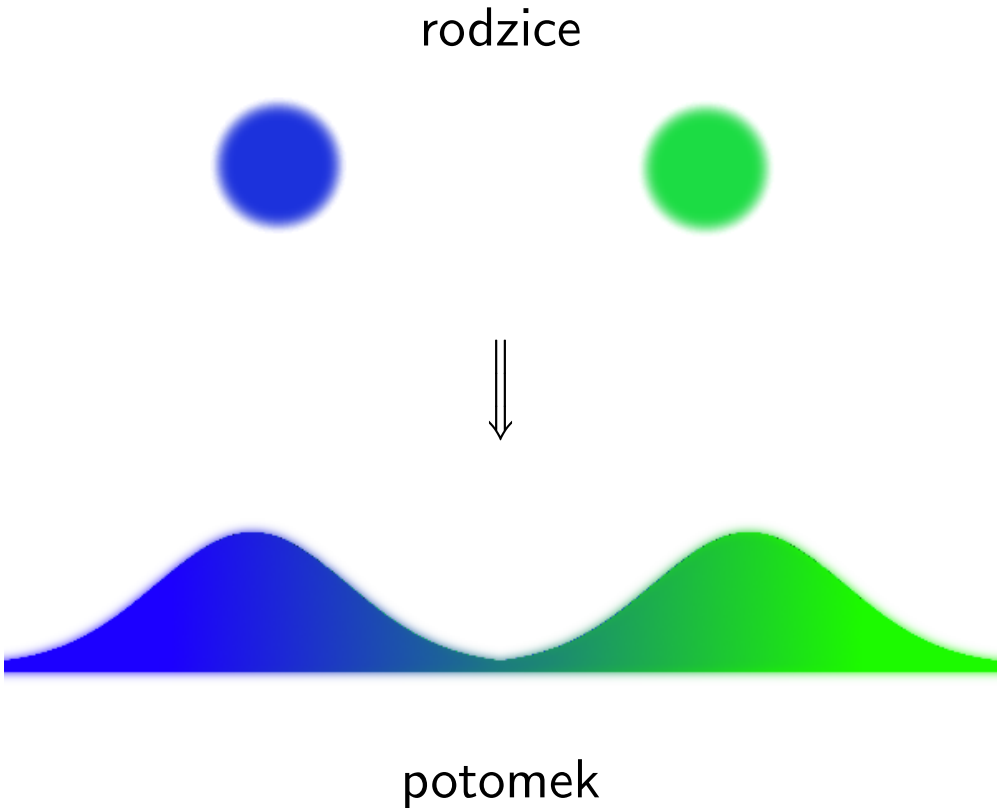
$$K(x, y, dz) = \frac{1}{2}(\delta_x + \delta_y)(dz)$$

Dziedziczenie fenotypowe



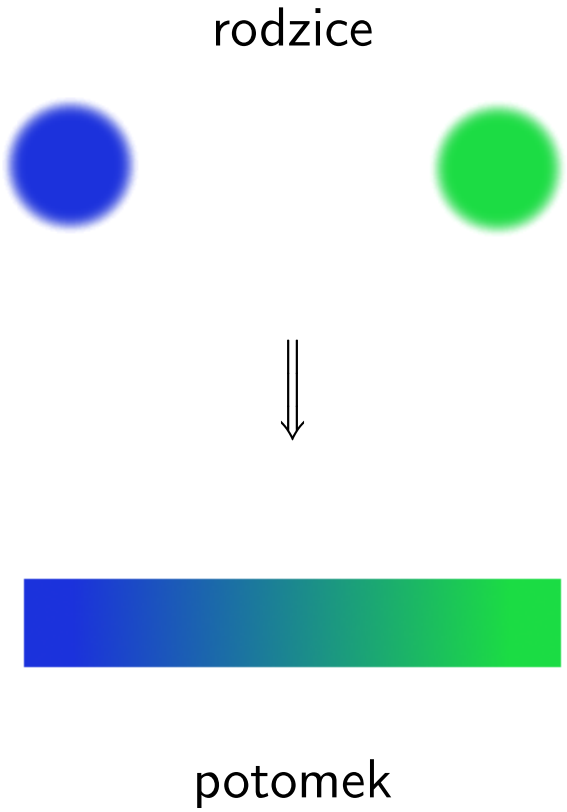
$$K(x, y, dz) = \delta_{\frac{x+y}{2}}(dz)$$

Dziedziczenie fenotypowe



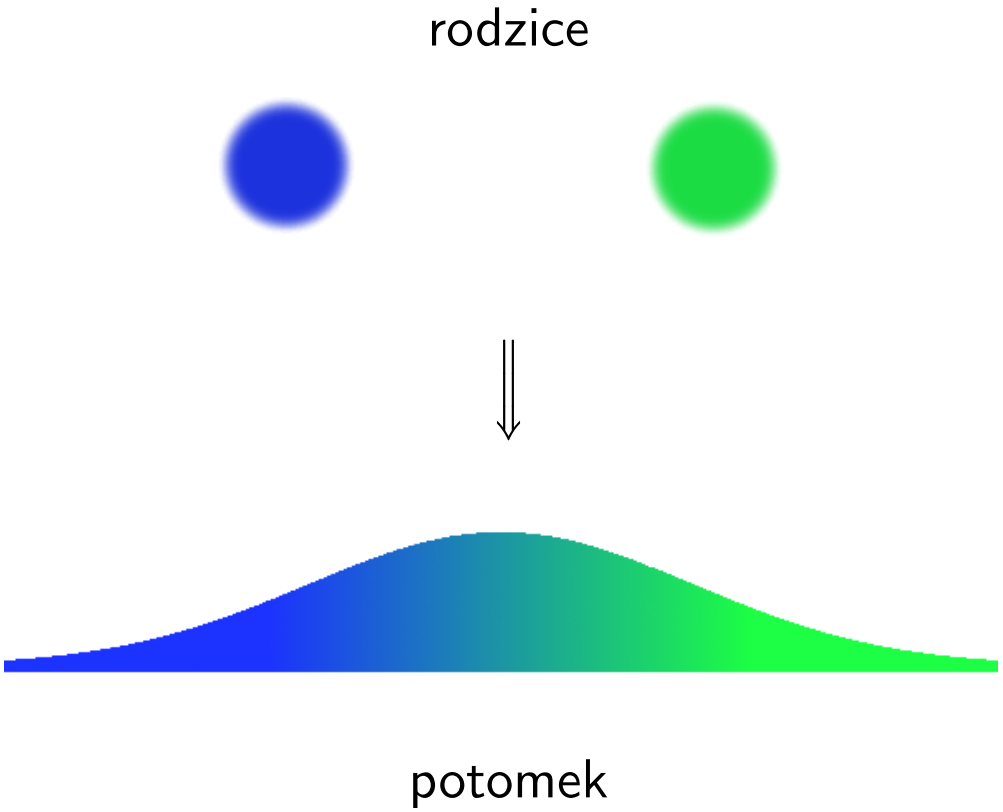
$K(x, y, dz)$ ma gęstość postaci $\frac{1}{2}\Big(h(z-x) + h(z-y)\Big)$

Dziedziczenie fenotypowe



$K(x, y, dz)$ ma gęstość postaci $\frac{1}{|x-y|}\mathbb{1}_{[x,y]\cup[y,x]}(dz)$

Dziedziczenie fenotypowe



$K(x, y, dz)$ ma gęstość postaci $h\left(z - \frac{x+y}{2}\right)$

Śmiertelność

- $D(x)$ – współczynnik śmiertelności naturalnej,
- $I(x)\int_X U(x,y)\mu(dy)$ – współczynnik śmiertelności w wyniku konkurencji.

Proces stochastyczny

$$\mathcal{M} = \left\{ \sum_{i=1}^{n} \delta_{x_i} : \ n \in \mathbb{N}, \ x_i \in X \right\}$$

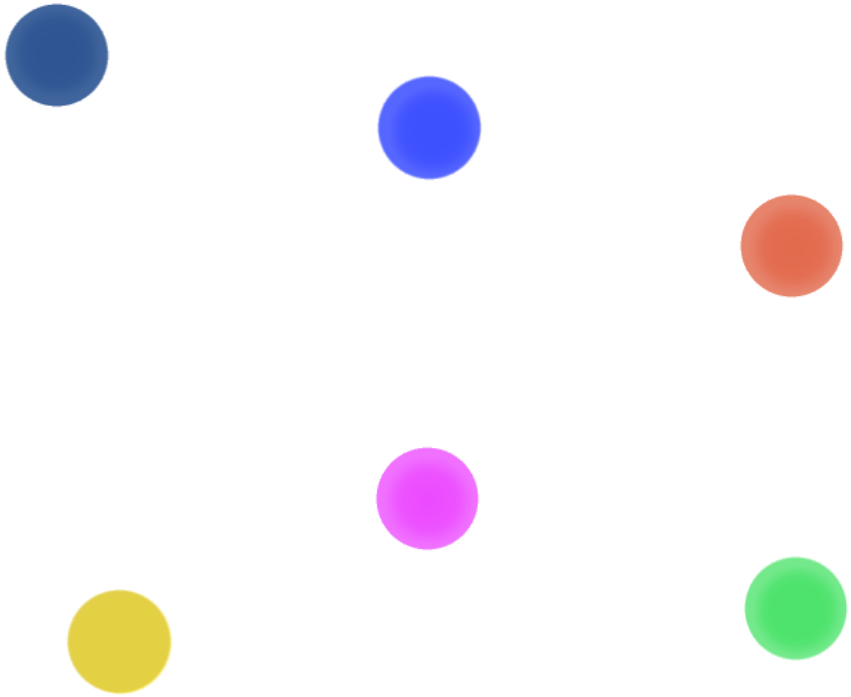
Twierdzenie

Załóżmy, że $\mathbb{E}\big(\langle \nu_0, 1 \rangle\big) < \infty$ *oraz funkcje* p, a, D, I, U *są ograniczone i dodatnie. Wówczas istnieje łańcuch Markowa z czasem ciągłym* $(\nu_t)_{t \geqslant 0}$ *o wartościach w zbiorze* $\mathcal{M}$*, z generatorem infinitezymalnym* L *danym dla każdej mierzalnej i ograniczonej funkcji* $\phi \colon \mathcal{M} \to \mathbb{R}$ *wzorem*

$$\begin{aligned} L\phi(\nu) = & \int_X \int_X \int_X \Big(\phi(\nu + \delta_z) - \phi(\nu)\Big) m(x, y, \nu) K(x, y, dz) \nu(dx) \nu(dy) \\ & + \int_X \Big(\phi(\nu - \delta_x) - \phi(\nu)\Big) \left(D(x) + I(x) \int_X U(x, y) \nu(dy) \right) \nu(dx). \end{aligned}$$

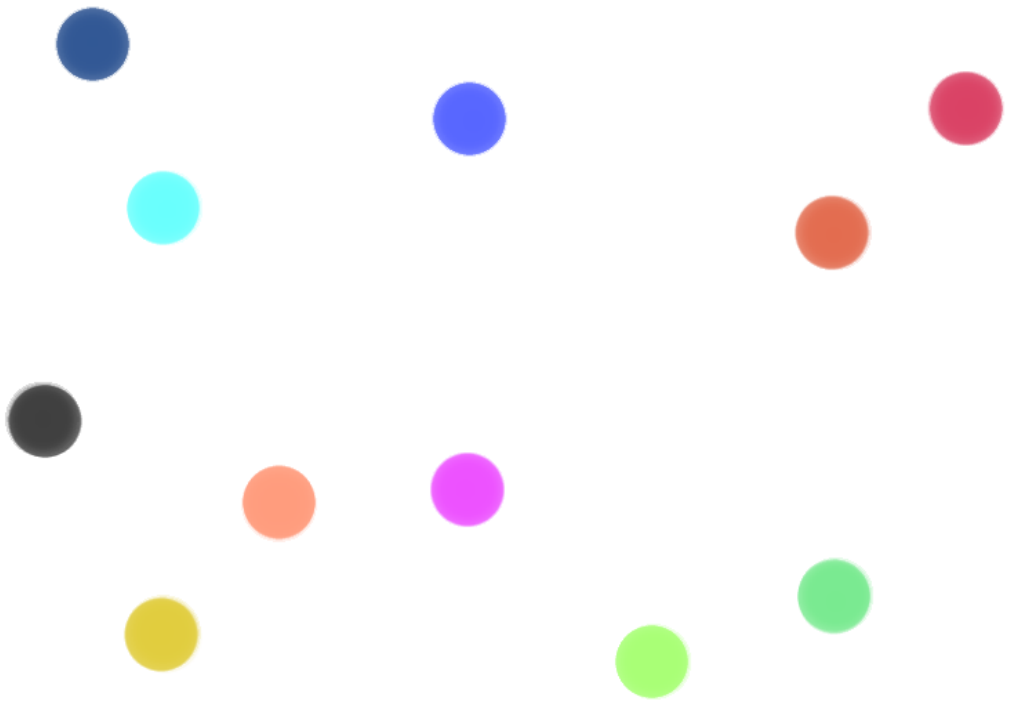
Duże populacje małych osobników

Przykład



populacja początkowa, $N = 1$

Przykład



populacja początkowa, $N = 2$

Przykład

populacja początkowa, $N = 3$

Przykład

populacja początkowa, $N = 4$

Przykład

populacja początkowa, $N = 5$

Przykład

populacja początkowa, $N \to \infty$

Procesy przeskalowane

Zakładamy:

- $\frac{1}{N}$ – biomasa pojedynczego osobnika ($\delta_x \mapsto \frac{1}{N}\delta_x$),
- przestrzeń stanów

$$\mathcal{M}^N = \left\{ \frac{1}{N} \sum_{i=1}^{n} \delta_{x_i} : \ n \in \mathbb{N}, \, x_i \in X \right\}$$

- intensywność konkurencji jest proporcjonalna do biomasy: $I(x) \mapsto \frac{1}{N} I(x)$,
- warunki początkowe $\nu_0^N \in \mathcal{M}^N$, spełniają $\nu_0^N \to \mu$, gdy $N \to \infty$, gdzie μ jest pewną miarą borelowską na X.

Definiujemy:
proces stochastyczny $(\nu_t^N)_{t \geqslant 0}$ tak, że proces $(N\,\nu_t^N)_{t \geqslant 0}$ ma generator L, przy czym funkcję $I(x)$ zastępujemy przez $\frac{1}{N} I(x)$.

Prawo wielkich liczb

$\mathcal{M}(X)$ – rodzina nieujemnych, skończonych miar borelowskich na X,
$\mathbb{D}([0,T],E)$ – przestrzeń Skorochoda funkcji cadlag $f\colon [0,T] \to E$.

Twierdzenie

Załóżmy, że funkcje p, a, I, U, D są ciągłe i ograniczone oraz $(\nu_0^N)_{N\in\mathbb{N}}$ zbiega słabo do pewnej miary $\nu_0 \in \mathcal{M}(X)$. Wówczas ciąg procesów $(\nu^N)_{N\in\mathbb{N}}$ zbiega według rozkładu w przestrzeni $\mathbb{D}([0,T],\mathcal{M}(X))$ do jedynej deterministycznej funkcji ν, która spełnia

$$\begin{aligned}\langle \nu_t, f\rangle = \langle \nu_0, f\rangle &+ \int_0^t \int_X \int_X \int_X f(z) m(x,y,\nu_s) K(x,y,dz) \nu_s(dx) \nu_s(dy) ds \\ &- \int_0^t \int_X f(x) \Big(D(x) + I(x) \int_X U(x,y)\, \nu_s(dy) \Big) \nu_s(dx)\, ds, \qquad (1)\end{aligned}$$

dla dowolnej funkcji mierzalnej i ograniczonej $f\colon X \to \mathbb{R}$.

Uwagi o CTG

$$\sigma_t^N := \sqrt{N}\Big(\nu_t^N - \nu_t\Big)$$

Zakładamy:

- X specjalnej postaci
- losowe łączenie się w pary
- dodatkowe założenia na operator dziedziczenia cech
- σ_t = proces stochastyczny o wartości w pewnych przestrzeniach dystrybucji

Uwagi o CTG

Twierdzenie

Istnieją takie $\mathcal{H}$ – przestrzeń Hilberta, $\mathcal{C}$ – przestrzeń Banacha ($\mathcal{C} \hookrightarrow \mathcal{H}$), że proces fluktuacji σ^N zbiega w/g rozkładu w $\mathbb{D}([0,T],\mathcal{H}')$ do pewnego ciągłego procesu gaussowskiego σ_t, który jest jedynym według rozkładu rozwiązaniem w $\mathcal{C}'$ równania stochastycznego

$$\sigma_t = \sigma_0 + \int_0^t \mathcal{J}_s^* \sigma_s ds + Z_t, \tag{2}$$

Uwagi o CTG

gdzie $\mathcal{J}_s^*$ jest operatorem sprzężonym do

$$(\mathcal{J}_s\phi)(w) = 2p\int_X\int_X \phi(z)K(x,w,dz)\frac{\nu_s(dx)}{\nu_s(X)}$$
$$-p\int_X\int_X\int_X \phi(z)K(x,y,dz)\frac{\nu_s(dx)}{\nu_s(X)}\frac{\nu_s(dy)}{\nu_s(X)} - \phi(w)\left(D(w)+\int_X U(w,y)\nu_s(dy)\right)$$
$$-\int_X \phi(x)U(x,w)\nu_s(dx),$$

Uwagi o CTG

a $(Z_t)_{t\geqslant 0}$ jest scentrowanym procesem gaussowskim o wartościach w przestrzeni $\mathcal{C}'$ z kowariacją kwadratową daną wzorem

$$[Z_\cdot(\varphi), Z_\cdot(\psi)]_t = \\ p\int_0^t \int_X \int_X \int_X \varphi(z)\psi(z)K(x,y,dz)\frac{\nu_s(dx)}{\nu_s(X)}\nu_s(dy)ds \\ + \int_0^t \int_X \varphi(x)\psi(x)\left(D(x) + \int_X U(x,y)\nu_s(dy)\right)\nu_s(dx)ds. \quad (3)$$

Uwagi o CTG

Wnioski z CTG:

- narzędzia statystyki: przedziały ufności, zgodność i asymptotyczna normalność estymatorów największej wiarygodności dla parametrów modelu,
- tempo zbieżności w FPWL

Uwagi o CTG

Przykład. W przypadku gdy $X \subset \mathbb{R}^d$ jest zbiorem zwartym o odpowiednio gładkim brzegu mamy

$$\mathcal{H} = H^{3D}(X) \quad \text{oraz} \quad \mathcal{C} = \mathcal{C}^{3D}(X),$$

gdzie

- $D = \lfloor d/2 \rfloor + 1$,
- $\mathcal{C}^{3D}(X)$ jest przestrzenią funkcji ciągłych z ciągłymi pochodnymi do rzędu $3D$ z normą

$$\|\phi\|_{\mathcal{C}^{3D}(X)} = \sum_{|\alpha| \leqslant 3D} \sup_{x \in X} |\partial^\alpha \phi(x)|,$$

- $H^{3D}(X)$ jest przestrzenią Sobolewa funkcji mających słabe pochodne w L^2 do rzędu $3D$, z normą

$$\|\phi\|_{H^{3D}(X)} = \sum_{|\alpha| \leqslant 3D} \int_X |\partial^\alpha \phi(x)|^2 dx.$$

Uwagi o CTG

Przykład. W przypadku gdy $X = \mathbb{R}^d$

$$\mathcal{H} = W_0^{3D,D+1}(\mathbb{R}^d) \quad \text{oraz} \quad \mathcal{C} = \mathcal{C}^{3D,1}(\mathbb{R}^d),$$

gdzie

- $\mathcal{C}^{3D,1}(\mathbb{R}^d)$ jest przestrzenią takich funkcji ciągłych z ciągłymi pochodnymi do rzędu $3D$, że $\lim_{|x|\to\infty} |\partial^\alpha \phi(x)|/(1+|x|) = 0$ dla $|\alpha| \leqslant 3D$, z normą

$$\|\phi\|_{\mathcal{C}^{3D}(\mathbb{R}^d)} = \sum_{|\alpha|\leqslant 3D} \sup_{x\in\mathbb{R}^d} \frac{|\partial^\alpha \phi(x)|}{1+|x|},$$

- $W_0^{3D,D+1}(\mathbb{R}^d)$ jest domknięciem przestrzeni $\mathcal{C}_c^\infty$ w L^2 względem normy

$$\|\phi\|^2_{W_0^{3D,D+1}(\mathbb{R}^d)} = \sum_{|\alpha|\leqslant 3D} \int_{\mathbb{R}^d} \frac{|\partial^\alpha \phi(x)|^2}{1+|x|^{2D+2}} dx.$$

Asymptotyka dla dużych czasów

Istnienie i jednoznaczność

Twierdzenie

Zakładamy, że funkcje a, p, D, I, U są mierzalne, ograniczone z góry, odgraniczone od zera oraz $\mu_0 \in \mathcal{M}(X)$. Istnieje wówczas jednoznaczne rozwiązanie $\mu_t \in \mathcal{M}(X)$, $t \geqslant 0$ równania

$$\begin{aligned}\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\mu_t(dz) = \int_X \int_X m(x, y, \mu_t)\, K(x, y, dz)\mu_t(dx)\mu_t(dy) \\ - \left(D(z) + I(z)\int_X U(z, y)\mu_t(dy)\right)\mu_t(dz),\end{aligned} \tag{4}$$

z warunkiem początkowym μ_0. Funkcja $[0, \infty) \ni t \mapsto \mu_t \in \mathcal{M}(X)$ jest ciągła i ograniczona w normie wahania całkowitego.

Własności rozwiązań

	$\lim_{t\to\infty} \mu_t(X) = 0$	$\liminf_{t\to\infty} \mu_t(X) > 0$
losowe parowanie	$\inf_z D(z) \geqslant \sup_z p(z)$	$\inf_z D(z) < \sup_z p(z)$
preferencyjne parowanie	$\inf_z D(z) \geqslant 1$	$\inf_z D(z) < 1$

Globalny atraktor

Zakładamy:

- p, D, I, U – stałe dodatnie
- warunek przetrwania: $p > D$ (losowe) lub $D < 1$ (preferencyjne)

Lemat

Dowolne rozwiązanie μ_t jest postaci

$$\mu_t = \alpha(t)\bar{\mu}_t,$$

gdzie $\alpha\colon [0,\infty) \to [0,\infty)$ jest taką funkcją, że $\alpha(t) \to \frac{p-D}{IU}$, gdy $t \to \infty$, oraz $\bar{\mu}_t$ jest miarą probabilistyczną dla każdego $t > 0$.

Równanie na atraktorze

Lemat

Równanie na rozkłady probabilistyczne mają postać

- *losowe łączenie w pary*

$$\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\mu_t(dz) + \mu_t(dz) = \int_X \int_X K(x, y, dz)\mu_t(dx)\mu_t(dy),$$

- *preferencyjne łączenie w pary*

$$\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\mu_t(dz) + \mu_t(dz) = \int_X \int_X \psi(x, y, \mu_t)K(x, y, dz)\mu_t(dx)\mu_t(dy),$$

gdzie $\psi(x, y, \mu) = \frac{a(x,y)}{2\int_X a(x,r)\mu(dr)} + \frac{a(x,y)}{2\int_X a(y,r)\mu(dr)}$.

Asymptotyka

W dalszej części prezentacji badamy równanie

$$\mu_t' + \mu_t = \mathcal{P}\mu_t, \tag{5}$$

Zakładamy:

- operator $\mathcal{P}\colon \mathcal{B}(X) \to \mathcal{B}(X)$ dany jest wzorem

$$(\mathcal{P}\mu)(A) = \int_X \int_X K(x, y, A)\, \mu(dx)\, \mu(dy),$$

- X jest domkniętym przedziałem $\mathbb{R}$,
- $\int_X |z| K(x, y, dz) \leqslant c_1 + c_2|x| + c_3|y|$,
- $\int_X z\, K(x, y, dz) = \frac{x+y}{2}$.

Asymptotyka

Lemat

Niech μ_0 *będzie taką miarą borelowską, że* $\int_X x\mu_0(dx) = q \in \mathbb{R}$. *Wówczas odpowiadajace rozwiązanie* μ_t *równania* (5) *ma własność*

$$\int_X x\mu_t(dx) = q \quad \textit{dla dowlnego} \quad t > 0.$$

Asymptotyka

Przykład. Zakładamy, że

- dziedziczona cecha $z = \frac{x+y}{2} + Z\frac{|x-y|}{2}$,
- $Z \in [-1, 1]$, $\mathbb{E}Z = 0$, $|Z| \not\equiv 1$

Wówczas

- $\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\operatorname{Var}(\mu_t) = -\frac{1}{2}\Big(1 - \operatorname{Var}(Z)\Big)\operatorname{Var}(\mu_t)$,
- $\operatorname{Var} Z < 1 \Rightarrow \operatorname{Var}(\mu_t) \to 0 \Rightarrow \mu_t \rightharpoonup \delta_{\bar{x}}$, gdy $t \to \infty$.

Asymptotyka

- $\mathcal{M}_\alpha$ – zbiór wszystkich takich probabilistycznych miar borelowskich μ na X, że $\int_X |z|^\alpha \, \mu(dz) < \infty$, $(\alpha \geqslant 1)$,

- $\mathcal{M}_{\alpha,q}$ – podzbiór $\mathcal{M}_\alpha$ zawierający takie miary, że $\int_X z \, \mu(dz) = q$.

- Dla $\mu, \nu \in \mathcal{M}_1$ definiujemy *odległość Wassersteina* jako

$$d(\mu, \nu) = \sup_{f \in \mathrm{Lip}_1} \int_X f(z)(\mu - \nu)(dz),$$

  gdzie Lip_1 to zbiór funkcji $X \to \mathbb{R}$ lipschitzowskich ze stałą 1.

- $\mathcal{K}(x, y, z) := K\big(x, y, X \cap (-\infty, z]\big)$.

Asymptotyka

Załóżmy następujące warunki:

(i) dla dowolnych $y, z \in X$ funkcja $\mathcal{K}(x, y, z)$ jest absolutnie ciągła względem zmiennej x i dla dowolnych $a, b, y \in X$

$$\int_X \left| \frac{\partial}{\partial x} \mathcal{K}(a, y, z) - \frac{\partial}{\partial x} \mathcal{K}(b, y, z) \right| dz < 1, \tag{6}$$

(ii) istnieją takie stałe $\alpha > 1$, $L < 1$ oraz $C \geqslant 0$, że dla każdego $\mu \in \mathcal{M}_{\alpha,q}$ prawdziwa jest nierówność

$$\int_X |x|^\alpha \mathcal{P}\mu(dx) \leqslant C + L \int_X |x|^\alpha \mu(dx). \tag{7}$$

Asymptotyka

Twierdzenie

Ustalmy $q \in X$ i załóżmy, ze warunki (i) *oraz* (ii) *są spełnione. Wówczas dla dowolnej miary początkowej $\mu_0 \in \mathcal{M}_{1,q}$ istnieje jedyne rozwiązanie μ_t, $t \geqslant 0$, równania* (5) *o wartościach w $\mathcal{M}_{1,q}$. Ponadto istnieje jedyna taka miara $\mu^* \in \mathcal{M}_{1,q}$, że $\mathcal{P}\mu^* = \mu^*$ oraz dla dowolnej miary początkowej $\mu_0 \in \mathcal{M}_{1,q}$ odpowiadające rozwiązanie μ_t, $t \geqslant 0$, równania* (5) *zbiega do μ^* w przestrzeni $(\mathcal{M}_{1,q}, d)$.*

Asymptotyka

Szkic dowodu:

- warunek (i) implikuje, że jeżeli $\mu \neq \nu$, to

$$d(\mathcal{P}\mu, \mathcal{P}\nu) < d(\mu, \nu), \tag{8}$$

- z (8) oraz znanych faktów z teorii równań różniczkowych wynika istnienie i jednoznaczność rozwiązania μ_t w $\mathcal{M}_{1,q}$,
- z (8) oraz nierówności Gronwalla dostajemy ponadto, że dla $t > r$

$$d(\mu_t, \nu_t) < d(\mu_r, \nu_r), \tag{9}$$

Szkic dowodu (c.d.):

- warunek (ii) implikuje warunkową zwartość orbity startującej z dowolnej miary $\mu_0 \in \mathcal{M}_{\alpha,q}$,
- z warunkowej zwartości otrzymujemy, że dla dowolnego rozwiązania startującego z $\mu_0 \in \mathcal{M}_{\alpha,q}$ odpowiadający zbiór ω–graniczny jest niepusty i zwarty,
- ze zwartości zbioru ω–granicznego oraz (9) otrzymujemy $\omega(\mu_0) = \{\mu^*\}$ a stąd $\lim_{t\to\infty} \mu_t = \mu^*$,
- z gęstości $\mathcal{M}_{\alpha,q}$ w $\mathcal{M}_{1,q}$ otrzymujemy tezę dla dowolnej miary początkowej $\mu_0 \in \mathcal{M}_{1,q}$.

Asymptotyka

Twierdzenie

Załóżmy, że k jest ciągłą i ograniczoną gęstością miary K i spełnione są założenia poprzedniego twierdzenia. Wówczas miara stacjonarna μ_* jest absolutnie ciągła względem miary Lebesgue'a i ma ciągłą i ograniczoną gęstość $u_*(x)$. Ponadto, dla każdego $\mu_0 \in \mathcal{M}_{1,q}$ odpowiadające rozwiązanie μ_t równania (5) można zapisać w postaci

$$\mu_t = e^{-t}\mu_0 + \nu_t,$$

gdzie ν_t są miarami absolutnie ciągłymi względem miary Lebesgue'a oraz mają ciągłe i ograniczone gęstości $v_t(x)$, które zbiegają jednostajnie do $u_*(x)$.

Asymptotyka

Przykład 1. Zakładamy, że

- $X = \mathbb{R}$.
- $z = \frac{x+y}{2} + Z$,
- Z – symetryczną zmienna losowa, o dodatniej gęstości h, $\mathbb{E}Z = 0$, $\mathbb{E}Z^2 < \infty$.

Asymptotyka

Wówczas

$$k(x,y,z) = h\left(z - \tfrac{x+y}{2}\right), \quad \frac{\partial}{\partial x}\mathcal{K}(x,y,z) = -\frac{1}{2}h\left(z - \tfrac{x+y}{2}\right)$$

Warunek (i): $\int_{\mathbb{R}} |h(z-\alpha) - h(z-\beta)|\, dz < 2$, dla $\alpha, \beta \in \mathbb{R}$.

Warunek (ii): $\int_{\mathbb{R}} |x|^2 \mathcal{P}\mu(dx) \leqslant \mathbb{E}Z^2 + \frac{q^2}{2} + \frac{1}{2}\int_{\mathbb{R}} |x|^2 \mu(dx)$.

Asymptotyka

Lemat

Jeżeli u^* jest gęstością rozkładu granicznego μ^*, to $u^*(x) = f(x-q)$, gdzie

$$f = h_0 * h_1^{*2} * h_2^{*4} * h_3^{*8} * \dots$$

oraz $h_n(x) = 2^n h(2^n x)$.

W szczególności, gdy Z ma rozkład normalny $N(0, \sigma^2)$, to rozkładem granicznym jest $N(q, 2\sigma^2)$.

Asymptotyka

Przykład 2. Zakładamy, że

- $F = [0, \infty)$
- $z = (x + y)Z$,
- $Z \in [0, 1]$ o takiej gęstości h dodatniej na pewnym przedziale $(0, \varepsilon)$, że
$$\int_0^\infty xh(x)\,dx = \frac{1}{2}.$$

Asymptotyka

- gęstość

$$k(x,y,z) = \begin{cases} \frac{1}{x+y} h\left(\frac{z}{x+y}\right), & z \in [0, x+y] \\ 0, & \text{w p. p.} \end{cases}$$

- dla $h = \mathbb{1}_{[0,1]}$ otrzymujemy równanie Tjon–Wu
- mamy

$$\frac{\partial}{\partial x}\mathcal{K}(x,y,z) = -h\left(\frac{z}{x+y}\right)\frac{z}{(x+y)^2}.$$

Asymptotyka

Warunek (i): $\int_0^\infty \left| h(\frac{z}{\alpha})\frac{z}{\alpha^2} - h(\frac{z}{\beta})\frac{z}{\beta^2} \right| dz < 1$ dla dowolnych $\alpha, \beta > 0$.

Warunek (ii): $\int_0^\infty z^2 (\mathcal{P}\mu)(dz) \leqslant 2q^2 \mathbb{E}Z^2 + L \int_0^\infty y^2 \, \mu(dy)$, gdzie $L = 2\mathbb{E}Z^2 < 1$.

Asymptotyka

Uwaga

- k nie jest ciągła, nawet jeżeli gęstość h jest ciągła,
- jeżeli $q > 0$, to $\mu^*(\{0\}) = 0$ oraz, że miara niezmiennicza μ^* ma gęstość u_*, ciągłą na przedziale $(0, \infty)$.
- dowolne rozwiązanie jest postaci $\mu_t = e^{-t}\mu_0 + v_t(x)\,dx$, gdzie v_t zbiegają jednostajnie do u_* na przedziałach $[\varepsilon, \infty)$, $\varepsilon > 0$.
- jeżeli badane równanie jest rozpatrywane w zbiorze gęstości probabilistycznych, to dowolne rozwiązanie u_t zbiega do u_* w $L^1[0, \infty)$.

Populacje dwupłciowe

Łączenie w pary

Osobnik jest opisywany przez $\mathbf{x} = (x, s)$, gdzie x to cecha ze zbioru X oraz s to płeć $\{♀, ♂\}$.

Dwupłciowe półlosowe łączenie w pary:

$$m\Big((x,s),(y,r),f,m\Big) = \begin{cases} p_f(x)\frac{p_m(y)}{\int_X p_m(w)m(dw)}, & s = ♀,\ r = ♂, \\ p_m(x)\frac{p_f(y)}{\int_X p_f(w)f(dw)}, & s = ♂,\ r = ♀, \\ 0, & \text{w p. p.} \end{cases}$$

- p_f, p_m – indywidualne współczynniki łączenia się w pary,
- f, m – rozkłady cech u samców i samic.

Założenia

- prawo Fishera: potomek jest samicą lub samcem z prawdopodobieństwem $\frac{1}{2}$,
- cechy nie są związane z chromosomem płci; opisuje je miara $K(x, y, dz)$,
- D_f, D_m – współczynniki śmiertelności,
- $U_{m,f}$ – śmiertelność samców w konkurencji z samicami,
- $U_{f,m}, U_{m,m}, U_{f,f}$ – analogicznie.

Układ równań transportu

W przypadku stałych współczynników

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t} m_t(dz) = \dfrac{1}{2}\left(\dfrac{p_f}{M(t)} + \dfrac{p_m}{F(t)}\right) \displaystyle\int_X \int_X K(x,y,dz) f_t(dx) m_t(dy) \\ \qquad\qquad - \Big(D_m + U_{m,m} M(t) + U_{m,f} F(t)\Big) m_t(dz), \\ \dfrac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t} f_t(dz) = \dfrac{1}{2}\left(\dfrac{p_f}{M(t)} + \dfrac{p_m}{F(t)}\right) \displaystyle\int_X \int_X K(x,y,dz) m_t(dx) f_t(dy) \\ \qquad\qquad - \Big(D_f + U_{f,m} M(t) + U_{f,f} F(t)\Big) f_t(dz), \end{cases}$$

gdzie $M(t) = m_t(X)$ oraz $F(t) = f_t(X)$.

Całkowita ilość osobników

$$\begin{cases} M'(t) = \frac{1}{2}\Big(p_f F(t) + p_m M(t)\Big) - \Big(D_m + U_{m,m} M(t) + U_{m,f} F(t)\Big) M(t), \\ F'(t) = \frac{1}{2}\Big(p_f F(t) + p_m M(t)\Big) - \Big(D_f + U_{f,m} M(t) + U_{f,f} F(t)\Big) F(t). \end{cases}$$

Własności rozwiązań:

$\frac{p_m}{D_m} + \frac{p_f}{D_f} > 2$	$\big(M(t), F(t)\big) \to \big(\bar{M}, \bar{F}\big)$, gdy $t \to \infty$ $(\bar{M}, \bar{F} > 0)$,
$\frac{p_m}{D_m} + \frac{p_f}{D_f} \leqslant 2,$	$\big(M(t), F(t)\big) \to (0, 0)$, gdy $t \to \infty$

Rozkłady probabilistyczne

Wstawiając $\mu_t = m_t/M(t)$, $\nu_t = f_t/F(t)$ i skalując czas otrzymujemy

$$\begin{cases} \mu_t' + \mu_t = \mathcal{P}(\mu_t, \nu_t), \\ \nu_t' + A(t)\nu_t = A(t)\mathcal{P}(\mu_t, \nu_t), \end{cases} \tag{10}$$

gdzie

$$\mathcal{P}(\mu, \nu)(dz) := \int_X \int_X K(x, y, dz)\mu(dx)\nu(dy)$$

oraz $A(t) := M(t)/F(t)$.

Asymptotyka

(i') dla dowolnych $y, z \in X$ funkcja $\mathcal{K}(x, y, z)$ jest absolutnie ciągła względem zmiennej x i dla dowolnych $a, b, y \in X$

$$\int_X \left| \frac{\partial}{\partial x} \mathcal{K}(a, y, z) - \frac{\partial}{\partial x} \mathcal{K}(b, y, z) \right| dz < 1,$$

(ii') istnieją stałe $\alpha > 1$, $L < 1$ oraz $C \geqslant 0$, że dla każdych $\mu, \nu \in \mathcal{M}_{\alpha,q}$ prawdziwa jest nierówność

$$\int_X |x|^\alpha \mathcal{P}(\mu, \nu)(dx) \leqslant C + L \max \left\{ \int_X |x|^\alpha \mu(dx), \int_X |x|^\alpha \nu(dx) \right\}.$$

Asymptotyka

Twierdzenie

Ustalmy $q \in X$, załóżmy, że $\frac{p_m}{D_m} + \frac{p_f}{D_f} > 2$ oraz warunki (i'), (ii') *są spełnione. Wówczas istnieje jedyna taka miara $\mu^* \in \mathcal{M}_{1,q}$, że dla dowolnych $\mu_0, \nu_0 \in \mathcal{M}_{1,q}$ odpowiadające rozwiązana μ_t, ν_t układu* (10) *zbiegają do μ^* w przestrzeni $\mathcal{M}_{1,q}$, gdy $t \to \infty$.*

Uwagi

- jeżeli K ma ciągłą i ograniczoną gęstość, to zbieżność można wzmocnić,
- przykłady dziedziczenia cech z modelu opisującego populacje hermafrodytyczne również spełniają warunki (i') oraz (ii').
- rozkład stacjonarny μ^* jest taki sam dla samic i samców

Dalszy kierunek badań

Dalszy kierunek badań

Interesujące jest zagadnienie asymptotycznego zachowania ewolucji profilu fenotypowego populacji z łączeniem preferencyjnym, t.j. opisanym równaniem

$$\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\mu_t(dz) + \mu_t(dz) = \int_X \int_X \psi(x, y, \mu_t) K(x, y, dz) \mu_t(dx) \mu_t(dy),$$

gdzie

$$\psi(x, y, \mu) = \frac{a(x, y)}{2\int_X a(x, r)\mu(dr)} + \frac{a(x, y)}{2\int_X a(y, r)\mu(dr)}.$$

Dalszy kierunek badań

Znane są symulacje numeryczne, które sugerują, że w niektórych przypadkach należy spodziewać się zbieżności do rozkładu wielomodalnego.

Ten wynik sugeruje, że preferencyjne łączenie się w pary może prowadzić do populacji polimorficznej i w konsekwencji do specjacji.

Dotychczasowe wyniki zawarte są w pracach

- R. Rudnicki, P. Zwoleński, Model of phenotypic evolution in hermaphroditic populations, J. Math. Biol. (2014), DOI: 10.1007/s00285-014-0798-3.
- P. Zwoleński, Trait evolution in two–sex populations, **arXiv:1408.5587**, in review (2014).

Dziękuję za uwagę!