Сибирский математический журнал
Ноябрь—декабрь, 2006. Том 47, № 6

УДК 519.21

ОЦЕНКИ СРЕДНЕГО ВРЕМЕНИ ФИКСАЦИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ ПОСТОЯННОГО ОБЪЕМА

С. А. Клоков, В. А. Топчий

Аннотация: Рассмотрена популяция, состоящая из N частиц, каждой из которых приписан некоторый тип. Все частицы в целочисленные моменты времени гибнут и порождают случайное число частиц того же типа, что и родитель. При этом популяция сохраняет размер N, а случайные векторы, задающие численность потомства от каждой частицы, имеют распределения, неизменные относительно любых перестановок координат. Получено несколько оценок сверху для математического ожидания величины, равной номеру поколения, когда все частицы популяции становятся однотипными или почти однотипными. При этом фиксируется произвольная начальная конфигурация частиц по типам.

Ключевые слова: цепь Маркова, симметричное относительно перестановок распределение, эволюция популяций, ближайший общий предок, время фиксации, имитационное моделирование.

§ 1. Мотивировка выбора модели. Рассматриваемые задачи

В популяционной динамике и анализе эволюции популяций, основанных на изменениях ДНК, активно используются марковские модели. Одним из популярных классов моделей такого рода являются гаплоидные модели фиксированного размера [1–4] без мутаций. Это модели с дискретным временем следующего вида. Изначально имеется некоторое количество частиц. Далее каждая из них гибнет, порождая при этом случайное количество потомков, либо гибнет только некоторая доля частиц, а остальные продолжают жить. В любом случае закон размножения и гибели таков, что суммарная численность популяции не изменяется. Термин «гаплоидный» означает, что каждый потомок имеет не более одного родителя. Отсутствие мутаций состоит в том, что частицы производят только себе подобных.

Наиболее популярные в биологии модели из данного класса — это модели Райта — Фишера, Морана, Карлина и Мак-Грегора. В модели Райта — Фишера доли количества частиц различных типов в поколении являются параметрами полиномиального распределения, согласно которому производится потомство. В модели Морана гибнет только одна частица, замещая своими потомками одну или несколько остальных. В модели Карлина и Мак-Грегора процесс ветвится и распределение переопределяется условием фиксированной суммарной численности потомства.

Работа поддержана грантами РФФИ–NWO (047.016.013), РФФИ (06–01–00127) и фондом Президента РФ (№ 4129.2006.1).

В работах [1, 2] предложено обобщение упомянутых выше моделей: каждый предок вносит свой аддитивный вклад в потомство, а итоговое распределение инвариантно относительно перестановок частиц родителей. В принципе все это сильно перекликается с условием ветвления: каждая частица порождает свой независимый ветвящийся процесс, но с жестким условием фиксированной общей численности потомства. Однако применение традиционных методов теории ветвящихся процессов здесь весьма затруднительно.

Изучим последнюю модель популяций: каждая из N частиц, прожив единицу времени, гибнет и порождает случайное число потомков того же типа, что и она сама, их распределение симметрично относительно любых перестановок и сумма равна N.

Одним из предметов исследований в биологии является *время фиксации* популяции — случайный момент времени, когда популяция, начинающаяся с нескольких групп разнородных частиц (возможно, все они различны), впервые становится однородной, т. е. все частицы становятся однотипными [3]. Здесь мы имеем дело с конечными марковскими цепями, содержащими только несущественные и поглощающие состояния. Последние соответствуют однотипности частиц популяции. Известно, что с вероятностью 1 цепь попадает в какое-то из поглощающих состояний. Для моделей Райта — Фишера и Морана время фиксации поддается изучению путем учета специфики матриц переходных вероятностей.

Мы исследуем свойства среднего времени фиксации при условии, что в начальный момент времени задана конфигурация групп однотипных частиц. При этом получаются верхние оценки, точность которых можно проверить эмпирически, а иногда и теоретически для ряда конкретных моделей. Эти результаты будут предметом подробного рассмотрения в последующих работах. Отметим лишь, что в большом числе проведенных имитационных экспериментов оценка среднего времени фиксации для начальных конфигураций, отделенных от точек поглощения, при росте начальной численности популяции N довольно быстро приближается к $2v(\mathbf{k})\sigma^{-2}$ (см. формулировку теоремы 1), а по мере приближения к этим точкам становится завышенной не более чем в полтора раза.

В последнее время для различных типов популяций активно исследуется в некотором смысле обратная задача поиска ближайшего общего предка для всей популяции или ее части. Эта терминология восходит к ветвящимся процессам [5, 6]. В работах Кингмана 1982 г. [7, 8] вводится понятие процессов слияния (coalescent). Суть слияния состоит в том, что ход времени рассматривается в обратном направлении, т. е. от потомства переходят к родителям. Основное достоинство такого подхода состоит в том, что если выбранное семейство потомков имеет k родителей, то остальные $N - k$ частиц-родителей не влияют на распределение численности прародителей для последних k родителей. При этом становится возможным достаточно тонкий анализ распределений для расстояния до ближайшего общего предка любых подмножеств. Модель с обращенным временем, наиболее близкая к нашей модели, исследовалась в работе [9]. Там же можно найти обширный список работ о процессах слияния.

Расстояние до ближайшего общего предка и время фиксации различны, но при рассмотрении на одной и той же популяции, начинающейся с частиц разных типов, они асимптотически скорее всего близки. Они совпадают, если выбрать начальную конфигурацию в случайный момент появления общего предка и искать время фиксации. Но обратное не совсем так. При выборе популяции в момент фиксации в качестве начальной конфигурации ближайший общий предок появляется в поколении, когда мы начали решать задачу о времени фиксации или позже. Таким образом, время фиксации не меньше, чем расстояние до ближайшего общего предка. Сравнение асимптотических результатов из [9] и нашей теоремы 1 при начальном распределении, состоящем из разнотипных частиц, приводит к величинам порядка $2N\sigma^{-2}$ в обоих случаях, что подтверждает близость средних для этих случайных величин.

§ 2. Формализация задачи. Формулировка основных результатов

Пусть имеется популяция фиксированного объема, состоящая из N частиц, каждая из которых может принадлежать одному из N типов. Состав популяции изменяется в целочисленные моменты времени. Если в настоящий момент времени количество частиц каждого типа задается вектором $\mathbf{k} = (k_1, \dots, k_N)$, где $k_j \in \{0, \dots, N\}$ и $|\mathbf{k}| = k_1 + \dots + k_N = N$, то в следующий момент времени количество частиц каждого типа будет описываться случайным вектором

$$\Bigl(\sum_{j\in K_1} \xi_j^{(N)}, \dots, \sum_{j\in K_N} \xi_j^{(N)}\Bigr),$$

где $\xi_j^{(N)}$ — численность потомства j-й частицы, множества индексов $K_1, \dots, K_N$ состоят из номеров частиц, соответственно имеющих тип $1, \dots, N$ (так что $K_1, \dots, K_N$ имеют $k_1, \dots, k_N$ элементов и попарно не пересекаются), и $\xi_1^{(N)} + \dots + \xi_N^{(N)} = N$, т. е. в популяции по-прежнему насчитывается N частиц. Будем считать, что при $K_s = \varnothing$ любые суммы $\sum\limits_{j\in K_s}$ по пустому множеству индексов равны нулю. Обозначим совокупность всех векторов, удовлетворяющих приведенным выше условиям, через $\mathbf{K}$, а подмножества векторов, у которых максимальная компонента (их может быть и несколько совпадающих по величине) равна числу M, — через $\mathbf{K}_M$. Аналогично для максимальной компоненты, превосходящей M, или всех компонент, не превосходящих M, вводятся множества $\mathbf{K}_{>M}, \mathbf{K}_{\le M}$ и т. д.

Предполагается, что случайные векторы $\bigl(\xi_1^{(N)}, \dots, \xi_N^{(N)}\bigr)$ имеют распределения, неизменные относительно любых перестановок координат, т. е. закон размножения и гибели частиц не зависит от их типа, независимы и одинаково распределены на каждом шаге эволюции популяции. В частности, одномерные распределения случайных величин $\xi_j^{(N)}$ не зависят от j.

На распределение случайной величины $\xi_1^{(N)}$, задающей число потомков одной частицы, влияет как «плодовитость» одной частицы, так и ограничение на объем популяции, который на каждом шаге равен N. Таким образом, мы имеем дело со схемой серий по N. Обозначим $\sigma^2 = \operatorname{Var} \xi_1^{(N)}$ и $\mu_3 = \mathbb{E}\bigl(\xi_1^{(N)} - 1\bigr)^3$.

Чтобы упростить дальнейшие выкладки, мы будем часто опускать верхний индекс, указывающий размер популяции, предполагая, что значение N фиксировано. Если же потребуется исследовать асимптотические свойства при $N \to \infty$, то переход к пределу будет осуществляться с учетом того, что распределение $\xi_1^{(N)}$ и его числовые характеристики σ^3 и μ_3 зависят от N.

Далее мы исследуем описанную выше модель и называем ее *популяцией постоянной численности*.

Нас интересует случайная величина $\tau = \tau^{(N)}$ — время фиксации популяции (т. е. вытеснения одним типом частиц всех остальных или первого попадания в множество поглощающих состояний $\mathbf{K}_N$) и оценки для ее математического ожидания в терминах моментов распределения $\xi_1 = \xi_1^{(N)}$.

Наряду со случайной величиной τ будет рассматриваться величина $\tau_{>N-k_0}$, равная числу поколений, по прошествии которого популяция впервые состоит более чем из $N-k_0$ частиц какого-то одного типа, т. е. цепь Маркова впервые попадает в $\mathbf{K}_{>N-k_0}$. Легко видеть, что $\tau = \tau_{>N-1}$.

Теорема 1. *Для популяции постоянной численности фиксируем произвольное целое $k_0 \in [1, N/2]$ такое, что*

$$c_1^{-1} = \frac{N}{N-1}\left(\frac{\sigma^2}{2} - \frac{\mu_3}{6k_0}\frac{(N-2k_0)^2}{(N-2)(N-k_0)}\right) > 0. \qquad (1)$$

Пусть $\mathbf{k} \in \mathbf{K}_{\le N-k_0}$ — вектор, задающий конфигурацию типов частиц в начальный момент времени. Тогда для математического ожидания случайной величины $\tau_{>N-k_0}$, когда впервые популяция состоит более чем из $N-k_0$ частиц какого-то одного типа, справедливо неравенство

$$\mathbb{E}_{\mathbf{k}}\tau_{>N-k_0} \le c_1 v(\mathbf{k}),$$

где $v(\mathbf{k}) = (N-1)N\ln N - \sum_{j=1}^{N}(N-k_j)\ln(N-k_j)$.

Замечание. Из доказательства теоремы 1 можно будет увидеть, что максимальное значение функции $v(\mathbf{k})$ достигается при $\mathbf{k} = (1,\dots,1)$ и равно

$$(N-1)N\ln N - N(N-1)\ln(N-1) \le N-1.$$

Более того, численные эксперименты, проведенные для отдельных моделей, подтверждают гипотезу, что эта оценка асимптотически точна.

Следствие 1. *Если в популяции постоянной численности $\mu_3 = 0$, то для среднего времени фиксации $\tau = \tau_{>N-1}$ при любых начальных конфигурациях $\mathbf{k} \in \mathbf{K}$ справедливы оценки*

$$\mathbb{E}_{\mathbf{k}}\tau \le \frac{2v(\mathbf{k})}{\sigma^2} \le \frac{2N}{\sigma^2}.$$

Следствие 2. *Если в популяции постоянной численности $3\sigma^2 > \mu_3$, то для среднего времени фиксации $\tau = \tau_{>N-1}$ при любых начальных конфигурациях $\mathbf{k} \in \mathbf{K}$ справедливы оценки*

$$\mathbb{E}_{\mathbf{k}}\tau \le \frac{N-1}{N}\frac{6v(\mathbf{k})}{3\sigma^2 - \mu_3\frac{N-2}{N-1}} \le \frac{(N-1)^2}{N}\frac{6}{3\sigma^2-\mu_3} \le \frac{6N}{3\sigma^2-\mu_3}.$$

Теорема 1 дает хорошие (предположительно асимптотически точные) оценки для $\mathbf{k} \in \mathbf{K}_{\le N-s}$, если $\mu_3\sigma^{-2}s \to 0$, $s = o(N)$ при $N \to \infty$. Для $\mathbf{k} \in \mathbf{K}_{>N-s}$ при небольших s в теореме оценки плохие. При большом третьем центральном моменте либо оценок совсем нет, либо имитационное моделирование показывает, что оценки сильно завышены. Это связано скорее всего с методом оценивания.

Мы предлагаем метод, работающий для $\mathbf{k} \in \mathbf{K}_{>N-s}$ при небольших s. Он достаточно груб, но позволит существенно улучшить оценки следствия 2 и ослабить второе условие из последнего. Поступим следующим образом. В дополнение к теореме 1 оценим среднее время фиксации для популяций, где преобладает какой-то один тип частиц. Для этого заменим функцию v функцией другого типа и оценим среднее время вытеснения одним из типов частиц (необязательно самым многочисленным) всех остальных в сложившейся ситуации.

Теорема 2. *Если в популяции постоянной численности $\tau = \tau_{>N-1}$— случайное время фиксации, то при любых начальных конфигурациях $\mathbf{k} \in \mathbf{K}$ в предположении, что выбрано целое $k_0 \in [1, N/2]$, для которого правая часть приводимого ниже неравенства положительна, справедливы оценки*

$$\mathbb{E}_{\mathbf{k}}\tau \leq w(\mathbf{k})\frac{k_0(N-1)^2}{N(N-k_0)}\left(\frac{\sigma^2}{2} - \frac{\mu_3}{6k_0}\frac{N-2k_0}{N-1}\right)^{-1} = c_2 w(\mathbf{k}), \tag{2}$$

где $w(\mathbf{k}) = N\ln N - \sum\limits_{s=1}^{N} k_s \ln k_s$, *а c_2 определяется из последнего равенства.*

Из доказательства теоремы 2 легко извлечь, что

$$w^*_{k_0} = \sup_{\mathbf{k}\in\mathbf{K}_{\geq N-k_0}} w(\mathbf{k}) = -k_0 \ln\frac{k_0}{N} - (N-k_0)\ln\frac{N-k_0}{N}.$$

Очевидно, что при $k_0 = o(N)$ и $N \to \infty$

$$w^*_{k_0} \sim k_0 \ln N. \tag{3}$$

Приведем следствие, комбинирующее результаты теорем 1 и 2 путем оценки

$$\mathbb{E}_{\mathbf{k}}\tau \leq \mathbb{E}_{\mathbf{k}}\tau_{>N-k_0} + \sup_{\mathbf{k}\in\mathbf{K}_{>N-k_0}} \mathbb{E}_{\mathbf{k}}\tau.$$

В принципе в последнем неравенстве возможна оптимизация по значению k_0. Мы оставляем проведение этих расчетов читателю.

Следствие 3. *Если для популяции постоянной численности найдется $k_0 \leq N/2$ такое, что $c_1 > 0$ и $c_2 > 0$, то для среднего времени фиксации $\tau = \tau_{>N-1}$ при любых начальных конфигурациях $\mathbf{k} \in \mathbf{K}_{>N-k_0}$ справедливы оценки* (2), *а при $\mathbf{k} \in \mathbf{K}_{\leq N-k_0}$*

$$\mathbb{E}_{\mathbf{k}}\tau \leq c_1 v(\mathbf{k}) + c_2 w^*_{k_0}. \tag{4}$$

Остановимся на асимптотическом представлении оценки (4). Если $\mu_3/\sigma^2 = o(N)$, $N \to \infty$, то существует такая последовательность $k_0 = k_0(N) = o(N)$, что $\mu_3/\sigma^2 = o(k_0)$, т. е. $\mu_3/k_0 = o(\sigma^2)$. Тогда

$$\mathbb{E}_{\mathbf{k}}\tau \leq \mathbb{E}_{\mathbf{k}}\tau_{>N-k_0} + \sup_{\mathbf{k}\in\mathbf{K}_{>N-k_0}} \mathbb{E}_{\mathbf{k}}\tau \leq \frac{2v(\mathbf{k}) + 2k_0^2\ln N}{\sigma^2}(1+o(1)).$$

Приведем частный случай последней оценки в случае, когда начальная конфигурация состоит из всех разнотипных частиц.

Следствие 4. *Если для популяции постоянной численности найдется последовательность k_0 такая, что $k_0 = o(\sqrt{N\ln^{-1} N})$ и $\mu_3/k_0 = o(\sigma^2)$ при $N \to \infty$, то для среднего времени фиксации $\tau = \tau_{>N-1}$ при начальной конфигурации $\mathbf{1} = (1,\dots,1)$ справедлива оценка*

$$\mathbb{E}_{\mathbf{1}}\tau \leq \frac{2N}{\sigma^2}(1+o(1)).$$

Эта же оценка сохраняется для всех $\mathbf{k} \in \mathbf{K}$.

Рассмотрим пример, где этот подход реализован в явном виде, включая оптимизацию выбора k_0 в предельном случае.

Пример. Рассмотрим следующий механизм деления частиц [10, 11] в популяции объема N. Сначала каждая частица превращается в $s > 1$ потомков того же типа, а потом из sN новых частиц отбираются случайным образом вне зависимости от типа N штук, которые образуют новое поколение, а лишние $(s-1)N$ частиц гибнут. Для упрощения записей далее будем считать, что

$N \to \infty$. Идейно близкая модель при изучении свойств расстояния до ближайшего общего предка рассмотрена в [12], где частицы размножаются, как в надкритическом ветвящемся процессе, а затем излишки убираются. Эти результаты плохо сопоставимы, так как для нашей задачи найти в явном виде второй и третий моменты численности потомства одной частицы весьма затруднительно.

Вычислим характеристики σ^2 и μ_3 для данного механизма деления частиц. Известно [13], что у гипергеометрического распределения с параметрами (N, p, n) (т. е. всего N объектов, из которых pN первого типа, а $(1-p)N$ второго; извлекаются n объектов; число объектов первого типа имеет указанное распределение) следующие дисперсия и третий центральный момент:

$$\operatorname{Var}\zeta = \frac{N-n}{N-1}np(1-p), \quad \mathbb{E}(\zeta - \mathbb{E}\zeta)^3 = \frac{(N-n)(N-2n)}{(N-1)(N-2)}np(1-p)(1-2p).$$

В рассматриваемом случае

$$\sigma^2 = \frac{sN-N}{sN-1}N\frac{s}{sN}\left(1-\frac{s}{sN}\right) = \frac{(s-1)(N-1)}{sN-1} \to \frac{s-1}{s},$$

$$\mu_3 = \frac{(sN-N)(sN-2N)}{(sN-1)(sN-2)}N\frac{s}{sN}\left(1-\frac{s}{sN}\right)\left(1-\frac{2s}{sN}\right)$$
$$= \frac{(s-1)(s-2)(N-1)(N-2)}{(sN-1)(sN-2)} \to \frac{(s-1)(s-2)}{s^2}.$$

Отсюда видно, что $\mu_3 = 0$ при делении надвое ($s = 2$) и применимо следствие 1, дающее оценку

$$\mathbb{E}_{\mathbf{k}}\tau \le (2 + o(1))v(\mathbf{k}), \quad N \to \infty.$$

В остальных случаях $\mu_3 > 0$ и всегда выполнено соотношение $3\sigma^2 > \mu_3$, причем нижняя грань для $3\sigma^2 - \mu_3$ получается при $s \to \infty$ и равна 2, поэтому

$$\mathbb{E}_{\mathbf{k}}\tau \le (3 + o(1))v(\mathbf{k}), \quad N \to \infty.$$

Если же применить следствие 3, то можно достичь лучшей оценки. Тогда для $\mathbf{k} \in \mathbf{K}_{N-s}$ при любых целых $k_0 \in [1, s)$ верно неравенство (4), которое в нашем случае принимает вид

$$\mathbb{E}_{\mathbf{k}}\tau \le \frac{6v(\mathbf{k})k_0 + 6w^*_{k_0}k_0^2}{3k_0 - 1}(1 + o(1)), \quad N \to \infty. \tag{5}$$

Пусть $k_0 = k_0(N) \to \infty$ сколь угодно медленно, $\mathbf{k} \in \mathbf{K}_{N-s}$ и $k_0^2 = o(s)$. Тогда в силу (3) и вытекающего из леммы 2 неравенства $v(\mathbf{k}) \ge s\ln N(1 + o(1))$

$$\mathbb{E}_{\mathbf{k}}\tau \le \frac{2v(\mathbf{k})(1 + o(1))}{\sigma^2}, \quad N \to \infty.$$

Осталось рассмотреть случай $\mathbf{k} \in \mathbf{K}_{N-s}$, где s фиксировано. По аналогии с (3) легко получить, что $v(\mathbf{k}) \sim s\ln N$ и неравенство (5) при $k_0 < s$ записывается в виде

$$\mathbb{E}_{\mathbf{k}}\tau \le 6\ln N\frac{sk_0 + k_0^3}{3k_0 - 1}(1 + o(1)), \quad N \to \infty.$$

Если считать $1 \le k_0 \le s$ действительным, то минимум правой части достигается при k_0, равном корню уравнения $6x^3 - 3x^2 = s$. Не останавливаясь на очевидном выборе для k_0 одного из двух ближайших целых чисел, отметим, что при росте s для решения x этого уравнения имеет место асимптотика $x \sim (s/6)^{1/3}$, т. е. $k_0^2 = o(s)$ и последняя оценка непрерывно переходит в предпоследнюю.

Этот пример демонстрирует существенное усиление ранее полученных нами результатов [10, 11], где рассмотрены только частные случаи данной модели.

Более точно, в работе [10] рассмотрен случай, когда все частицы раздваиваются, затем из них случайным образом выбирается половина. Как показано выше, это влечет $\mu_3 = 0$. В итоге было доказано неравенство

$$\mathbb{E}_{\mathbf{k}}\tau \le 2\sqrt{2}\frac{2N-1}{N}\sqrt{N^2 - \sum_{j=1}^{N} k_j^2},$$

что хуже, чем оценка следствия 1. В частности, если начальных типов два или все они различны, то улучшение оценки происходит приблизительно в $\sqrt{2}$ раз. В работе [11] оценки близки к полученным здесь только для двух начальных типов.

Оценки для $\mathbb{E}_{\mathbf{k}}\tau$, полученные в данной работе, существенно зависят от соотношения между $\mathbb{E}(\xi_1-1)^2$ и $\mathbb{E}(\xi_1-1)^3$. Обсудим диапазон изменения и соотношение между $\mathbb{E}\xi_1^2$ и $\mathbb{E}\xi_1^3$. Прежде всего область изменения ξ_1 есть диапазон $[0, N]$, а $\mathbb{E}\xi_1 = 1$. Поэтому $\mathbb{E}\xi_1^3 \le N\mathbb{E}\xi_1^2$, а второй момент может быть сколь угодно близким к единице и максимален для ξ_1, принимающей значение N с вероятностью N^{-1} и значение 0 с вероятностью $(N-1)/N$. В последнем случае $\mathbb{E}\xi_1^2 = N$ и $\mathbb{E}\xi_1^3 = N^2$. Очевидно, что в последнем случае фиксация происходит за один шаг. Аналогично если для некоторого $\varepsilon > 0$ выполнено $\mathbb{E}\xi_1^2 > \varepsilon N$, то среднее время фиксации асимптотически конечно и неравенство $\mathbb{E}_{\mathbf{k}}\tau \le \frac{cv(\mathbf{k})}{\mathbb{E}(\xi_1-1)^2}$ выполняется для некоторой константы c и функции $v(\mathbf{k})$, но теорема 1 не позволяет качественно анализировать соответствующие процессы.

Теперь уделим внимание задаче о ближайшем общем предке. Время фиксации и расстояние до ближайшего общего предка хорошо сравнимы только в случае, когда все частицы в начальном поколении различны при оценке времени фиксации и общий предок ищется для всей популяции. В этом случае из наших рассуждений может быть получена оценка типа

$$\mathbb{E}\tau \le \frac{2(N-1)^2}{N\mathbb{E}(\xi_1-1)^2} C_{\sigma^2,\mu_3,k_0}, \tag{6}$$

где C_{σ^2,μ_3,k_0} — некоторая функция, зависящая от перечисленных аргументов и при некоторых дополнительных ограничениях стремящаяся к 1 при $N \to \infty$. С другой стороны, в работе [9] в рамках аналогичной модели для среднего расстояния до ближайшего общего предка κ при некотором сложно проверяемом и трудно соотносимом с условием близости C_{σ^2,μ_3,k_0} к единице условии доказано, что

$$\mathbb{E}\kappa \le \frac{2(N-1)^2}{N\mathbb{E}(\xi_1-1)^2}.$$

В последней работе проверено, что упомянутое условие выполнено для большинства классических моделей, а следовательно, справедлива приведенная выше оценка. В примере мы показали, что для этих моделей верно неравенство (6) с $C_{\sigma^2,\mu_3,k_0} \sim 1$, т. е. оценки для среднего времени до ближайшего общего предка и для среднего времени фиксации эквивалентны. Следует отметить, что в работе [9] исследования основаны на сведении задачи к процессам чистой гибели и вычислении почти явного вида функций распределения κ, что позволяет в ряде частных случаев найти среднее до ближайшего общего предка в явном виде.

§ 3. Доказательства

Лемма 1. *Если целочисленные случайные векторы* $(\xi_1, \dots, \xi_N)$ *имеют распределения, неизменные относительно любых перестановок координат,* $\xi_1 + \dots + \xi_N = N$ *и* $\xi_j \geq 0$, $j = 1, \dots, N$, *то*

$$\mathbb{E}(\xi_1 - 1) = 0, \tag{7}$$

$$\mathbb{E}(\xi_1 - 1)^3 \geq 0, \tag{8}$$

$$\mathbb{E}(\xi_1 - 1)(\xi_2 - 1) = -\frac{1}{N-1}\mathbb{E}(\xi_1 - 1)^2, \tag{9}$$

$$\mathbb{E}(\xi_1 - 1)^2(\xi_2 - 1) = -\frac{1}{N-1}\mathbb{E}(\xi_1 - 1)^3, \tag{10}$$

$$\mathbb{E}(\xi_1 - 1)(\xi_2 - 1)(\xi_3 - 1) = \frac{2}{(N-1)(N-2)}\mathbb{E}(\xi_1 - 1)^3. \tag{11}$$

Доказательство. Соотношение (7) следует из одинаковой распределенности ξ_j и того, что $\sum\limits_{j=1}^{N}(\xi_j - 1) = 0$.

Поскольку ξ_1 принимает целочисленные неотрицательные значения, имеем $(\xi_1 - 1)^3 \geq (\xi_1 - 1)$, откуда вытекает неравенство (8).

Умножим равенство $\sum\limits_{j=1}^{N}(\xi_j - 1) = 0$ на $(\xi_1 - 1)$ и возьмем математическое ожидание:

$$0 = \mathbb{E}(\xi_1 - 1)\sum_{j=1}^{N}(\xi_j - 1) = \mathbb{E}(\xi_1 - 1)^2 + (N-1)\mathbb{E}(\xi_1 - 1)(\xi_2 - 1),$$

откуда следует соотношение (9). Равенство (10) выводится аналогично, путем умножения на $(\xi_1 - 1)^2$.

Наконец, умножим тождество $\sum\limits_{j=1}^{N}(\xi_j - 1) = 0$ на $(\xi_1 - 1)(\xi_2 - 1)$ и возьмем математическое ожидание:

$$0 = 2\mathbb{E}(\xi_1 - 1)^2(\xi_2 - 1) + (N-2)\mathbb{E}(\xi_1 - 1)(\xi_2 - 1)(\xi_3 - 1),$$

откуда с помощью соотношения (10) выводим формулу (11).

Как отметил рецензент, для функций целочисленного аргумента $k \in \{0, 1, \dots, K\}$ дискретным аналогом выпуклости вниз является условие: $g(k+1) + g(k-1) \geq 2g(k)$ для всех $k \in \{1, \dots, K-1\}$, что менее ограничительно первоначально использованного нами стандартного определения выпуклости функции, определенной на отрезке, и, более того, упрощает доказательство.

Лемма 2. *Пусть* $k_0 \in \{0, 1, \dots, [N/2]\}$, *функция* $g : \{0, 1, \dots, N - k_0\} \to \mathbb{R}$ *выпукла вниз и*

$$h(\mathbf{k}) = \sum_{j=1}^{N} g(k_j), \quad k_j \in \{0, 1, \dots, N - k_0\}, \quad |\mathbf{k}| = N.$$

Тогда минимум функции h *достигается в точке* $(1, \dots, 1)$, *максимум — в точках, имеющих* $N - 2$ *нулевые координаты, а значения двух оставшихся координат равны* k_0 *и* $N - k_0$.

Доказательство. Прежде всего отметим, что выпуклость вниз влечет выполнение неравенства

$$g(k+1) + g(s-1) \geq g(k) + g(s), \quad 0 < s < k+1. \tag{12}$$

Если у вектора $(k_1, \dots, k_N)$ существует компонента, равная нулю, то найдется и компонента, большая единицы. Пусть, например, $k_1 = 0$, а $k_2 > 1$, тогда из неравенства (12) следует, что

$$h(k_1, k_2, k_3, \dots, k_N) = g(0) + g(k_2) + \sum_{j=3}^{N} g(k_j)$$
$$\geq g(1) + g(k_2 - 1) + \sum_{j=3}^{N} g(k_j) = h(1, k_2 - 1, k_3, \dots, k_N).$$

Продолжая избавляться от нулевых компонент, получаем, что глобальный минимум функции h достигается в точке $(1, \dots, 1)$, поскольку $k_1 + \dots + k_N = N$.

Аналогичным образом из неравенства (12) и ограничений леммы следует, что максимум функции h достигается в точках, где все координаты, кроме двух, равны нулю, одна из ненулевых координат равна k_0, а другая — $N - k_0$. Для увеличения значения функции h нужно уменьшать наименьшие ненулевые компоненты аргумента по возможности до нуля, увеличивая наибольшую до $N - k_0$, а затем постепенно добиться того, что все оставшиеся компоненты станут нулевыми, кроме одной, где получится k_0.

Лемма 3. *Пусть $k_0 \geq 0$, координаты вектора $\mathbf{k} = (k_1, \dots, k_N)$ удовлетворяют условиям $k_s \leq N - k_0$ и*

$$v(\mathbf{k}) = (N-1)N \ln N - \sum_{s=1}^{N} (N - k_s) \ln(N - k_s).$$

Пусть оператор P марковской цепи, описывающей динамику изменения численности популяции, действует на функции по формуле

$$Pv(k_1, \dots, k_N) = \mathbb{E} v\Big(\sum_{j \in K_1} \xi_j, \dots, \sum_{j \in K_N} \xi_j\Big),$$

где мощности множеств $K_1, \dots, K_N$ равны $k_1, \dots, k_N$. Тогда выполнена следующая оценка:

$$Pv(\mathbf{k}) - v(\mathbf{k}) \leq -\frac{\sigma^2}{2} \frac{N}{N-1} + \frac{\mu_3}{6k_0} \frac{N(N-2k_0)^2}{(N-1)(N-2)(N-k_0)},$$

где $\sigma^2 = \mathbb{E}(\xi_1 - 1)^2$ и $\mu_3 = \mathbb{E}(\xi_1 - 1)^3$.

Доказательство. Рассмотрим функцию

$$f(x) = -(N - x) \ln(N - x), \quad 0 \leq x \leq N, \tag{13}$$

где по непрерывности $0 \ln 0 = 0$. Запишем формулу Тейлора с остаточным членом, включающим в себя четвертую производную функции f, в форме Лагранжа. Поскольку остаточный член неположителен, оценим его сверху нулем:

$$f(x+y) - f(x) = f'(x)y + \frac{f''(x)}{2!} y^2 + \frac{f'''(x)}{3!} y^3 + \frac{f^{(4)}(x + \theta y)}{4!} y^4$$
$$\leq (1 + \ln(N - x))y - \frac{y^2}{2(N-x)} - \frac{y^3}{6(N-x)^2}, \tag{14}$$

где $\theta \in (0, 1)$.

Оценим $Pv(\mathbf{k}) - v(\mathbf{k})$ с помощью неравенства (14):

$$Pv(\mathbf{k}) - v(\mathbf{k}) = \mathbb{E} \sum_{s=1}^{N} \Big(f\Big(k_s + \sum_{j \in K_s} (\xi_j - 1)\Big) - f(k_s) \Big)$$

$$\leq \sum_{s=1}^{N}(1+\ln(N-k_s))\mathbb{E}\sum_{j\in K_s}(\xi_j-1)-\sum_{s=1}^{N}\frac{1}{2(N-k_s)}\mathbb{E}\Big(\sum_{j\in K_s}(\xi_j-1)\Big)^2$$

$$-\sum_{s=1}^{N}\frac{1}{6(N-k_s)^2}\mathbb{E}\Big(\sum_{j\in K_s}(\xi_j-1)\Big)^3. \quad (15)$$

Согласно равенству (7) первая сумма в правой части оценки (15) равна нулю. В силу равенства (9)

$$\mathbb{E}\Big(\sum_{j\in K_s}(\xi_j-1)\Big)^2 = k_s\mathbb{E}(\xi_1-1)^2+k_s(k_s-1)\mathbb{E}(\xi_1-1)(\xi_2-1)=\frac{k_s(N-k_s)}{N-1}\sigma^2,$$

поэтому вторая сумма в правой части оценки (15) равна

$$-\sum_{s=1}^{N}\frac{k_s}{2(N-1)}\sigma^2=-\frac{N\sigma^2}{2(N-1)}.$$

Пользуясь соотношениями (10) и (11) из леммы 1, находим

$$\mathbb{E}\Big(\sum_{j\in K_s}(\xi_j-1)\Big)^3 = k_s\mathbb{E}(\xi_1-1)^3+3k_s(k_s-1)\mathbb{E}(\xi_1-1)^2(\xi_2-1)$$

$$+k_s(k_s-1)(k_s-2)\mathbb{E}(\xi_1-1)(\xi_2-1)(\xi_3-1)=\frac{k_s(N-k_s)(N-2k_s)}{(N-1)(N-2)}\mu_3.$$

Отсюда следует, что третья сумма в правой части оценки (15) равна

$$-\frac{\mu_3}{6(N-1)(N-2)}\sum_{s=1}^{N}\frac{k_s(N-2k_s)}{N-k_s}.$$

В результате получена оценка

$$Pv(\mathbf{k})-v(\mathbf{k})\leq -\frac{N\sigma^2}{2(N-1)}-\frac{\mu_3}{6(N-1)(N-2)}\sum_{s=1}^{N}\frac{k_s(N-2k_s)}{N-k_s}.$$

Найдем максимум выражения

$$h(\mathbf{k})=-\sum_{s=1}^{N}\frac{k_s(N-2k_s)}{N-k_s}$$

при $k_s\leq N-k_0$. Поскольку $\big(-\frac{x(N-2x)}{N-x}\big)''=\frac{2N^2}{(N-x)^3}>0$, из леммы 2 следует, что максимум $h(\mathbf{k})$ достигается в точках вида $(N-k_0,k_0,0,\dots,0)$ и равен $-\frac{N(N-2k_0)^2}{k_0(N-k_0)}$. Следовательно,

$$Pv(\mathbf{k})-v(\mathbf{k})\leq -\frac{N\sigma^2}{2(N-1)}+\frac{\mu_3}{6(N-1)(N-2)}\frac{N(N-2k_0)^2}{k_0(N-k_0)}$$

$$\leq -\frac{N\sigma^2}{2(N-1)}+\frac{\mu_3}{6k_0}\frac{N(N-2k_0)^2}{(N-1)(N-2)(N-k_0)}.$$

Замечание. Из доказательства леммы 3 следует, что если $k_s\leq N/2$, то $N-2k_0\geq 0$ и $\sum\limits_{s=1}^{N}\frac{k_s(N-2k_s)}{N-k_s}\geq 0$, так что член, содержащий μ_3 в оценке для разности $Pv(\mathbf{k})-v(\mathbf{k})$, может быть опущен.

Доказательство теоремы 1. Функция $f(x)$, задаваемая формулой (13), выпукла вверх. Аргументы из доказательства леммы 2, где теперь вместо выпуклости вниз используется выпуклость вверх, а функция g рассматривается на отрезке $[0, N]$, показывают, что минимальное значение $v(\mathbf{k})$ достигается в точках, где одна координата равна N, а остальные равны нулю. При этом функция принимает значение $(N-1)N\ln N + (N-1)f(0) + f(N) = 0$. Таким образом, $v(\mathbf{k}) \geq 0$. По теореме Фостера (см., например, [14, теорема 11.3.4]) неравенство $Pv(\mathbf{k}) - v(\mathbf{k}) \leq -c$ влечет оценку

$$\mathbb{E}_{\mathbf{k}}\tau_{>N-k} \leq v(\mathbf{k})/c.$$

Тем самым, подставляя в последние неравенства функции и постоянные из леммы 3, завершаем доказательство теоремы 1.

Лемма 4. *Пусть* $\mathbf{k} = (k_1, \dots, k_N)$, $\mathbf{k}^* = (0, k_1 + k_2, k_3, \dots, k_N)$, *где* $k_j \geq 0$ *и* $k_1 + \dots + k_N = N$, *а функция* f *такова, что* $f(0) = 0$ *и для любого* $a > 0$ *функция* $f(a + x) - f(x)$ *выпукла вверх. Тогда для функции*

$$w(\mathbf{k}) = D - \sum_{s=1}^{N} f(k_s), \quad D \in \mathbb{R},$$

выполнено неравенство $Pw(\mathbf{k}) - w(\mathbf{k}) \leq Pw(\mathbf{k}^*) - w(\mathbf{k}^*)$.

Доказательство. По определению функции w

$$w(\mathbf{k}) - w(\mathbf{k}^*) = f(k_1 + k_2) - f(k_1) - f(k_2)$$

и

$$Pw(\mathbf{k}) - Pw(\mathbf{k}^*) = \mathbb{E}(f(S_1 + S_2) - f(S_1) - f(S_2)),$$

где $S_1 = \sum\limits_{j \in K_1} \xi_j$, $S_2 = \sum\limits_{j \in K_2} \xi_j$. Дважды используя неравенство Иенсена, запишем

$$\begin{aligned}\mathbb{E}(f(S_1 + S_2) - f(S_1) - f(S_2)) &= \mathbb{E}(\mathbb{E}\{f(S_1 + S_2) - f(S_1) - f(S_2) \mid S_1\}) \\ \leq \mathbb{E}(f(S_1 + \mathbb{E}S_2) - f(S_1) - f(\mathbb{E}S_2)) &\leq f(\mathbb{E}S_1 + \mathbb{E}S_2) - f(\mathbb{E}S_1) - f(\mathbb{E}S_2)) \\ &= f(k_1 + k_2) - f(k_1) - f(k_2).\end{aligned}$$

Лемма 4 доказана.

Лемма 5. *Пусть вектор* $\mathbf{k} = (k_1, \dots, k_N)$ *имеет как минимум две ненулевые координаты и*

$$w(\mathbf{k}) = N\ln N - \sum_{s=1}^{N} k_s \ln k_s,$$

где по непрерывности полагается $0 \ln 0 = 0$. *Тогда в обозначениях леммы* 3

$$Pw(\mathbf{k}) - w(\mathbf{k}) \leq -\frac{N(N-k_0)}{k_0(N-1)^2}\frac{\sigma^2}{2} + \frac{N(N-k_0)(N-2k_0)}{k_0^2(N-1)^3}\frac{\mu_3}{6}.$$

Доказательство. Воспользуемся несколько раз леммой 4 при $D = N\ln N$ и $f(x) = x\ln x$ и сведем задачу к нахождению верхней оценки для $Pw(\mathbf{k}) - w(\mathbf{k})$ на векторах вида $\mathbf{k} = (N-k, k, 0, \dots, 0)$.

Заметим, что на векторах указанного выше типа функция w совпадает с функцией v из леммы 3, следовательно, при k и $N-k$, лежащих в диапазоне от k_0 до $N-k_0$, выполнена оценка из утверждения леммы 3. Однако эта оценка не работает при $0 < k < k_0$ и $N - k_0 < k < N$; в этой области будет получено другое неравенство.

Поскольку $w(k, N-k, 0, \dots, 0) = w(N-k, k, 0, \dots, 0)$, достаточно рассмотреть случай $0 < k < k_0$. Обозначим $S_k = \sum\limits_{s=1}^{k} \xi_s$, $S_{k-1} = \sum\limits_{s=2}^{k} \xi_s$, тогда $\xi_1 + S_{k-1} =$

S_k. Запишем выражение для $Pw(\mathbf{k}) - w(\mathbf{k})$, используя то, что $\mathbb{E}S_k = k$, и формулу полной вероятности для условных математических ожиданий:

$$Pw(\mathbf{k}) - w(\mathbf{k}) = -\mathbb{E}\left(S_k \ln \frac{S_k}{k} + (N - S_k) \ln \frac{N - S_k}{N - k}\right)$$
$$= -\mathbb{E}\mathbb{E}\left\{(\xi_1 + S_{k-1}) \ln \frac{\xi_1 + S_{k-1}}{k} + (N - \xi_1 - S_{k-1}) \ln \frac{N - \xi_1 - S_{k-1}}{N - k} \mid \sigma\{\xi_1\}\right\}.$$

Пусть $0 \le a \le N$ — некоторое фиксированное число, а

$$f(x) = (a + x) \ln \frac{a + x}{k} + (N - a - x) \ln \frac{N - a - x}{N - k}, \quad 0 \le x \le N - a.$$

Поскольку $f''(x) = \frac{1}{a+x} + \frac{1}{N-a-x} \ge 0$, то функция f выпукла вниз. Так как закон размножения и гибели частиц не зависит от их типа, условное математическое ожидание равно

$$\mathbb{E}\{S_{k-1} \mid \sigma\{\xi_1\}\} = (k - 1) \cdot \frac{N - \xi_1}{N - 1}.$$

В силу неравенства Иенсена

$$Pw(\mathbf{k}) - w(\mathbf{k}) \le -\mathbb{E}\Bigg(\left(\xi_1 + (k-1)\frac{N - \xi_1}{N - 1}\right) \ln \frac{\xi_1 + (k-1)\frac{N-\xi_1}{N-1}}{k}$$
$$+ \left(N - \xi_1 - (k-1)\frac{N - \xi_1}{N - 1}\right) \ln \frac{N - \xi_1 - (k-1)\frac{N-\xi_1}{N-1}}{N - k}\Bigg) = \mathbb{E}G(k - 1, \xi_1), \quad (16)$$

где

$$G(x, y) = -\left(y + \frac{x(N - y)}{N - 1}\right) \ln\left(\frac{y}{x + 1} + \frac{x(N - y)}{(N - 1)(x + 1)}\right)$$
$$- (N - y)\frac{N - x - 1}{N - 1} \ln \frac{N - y}{N - 1}.$$

Для частной производной по x имеем

$$G'_x(x, y) = -\frac{N - y}{N - 1} \ln\left(\frac{x}{x + 1} + \frac{y(N - 1)}{(N - y)(x + 1)}\right) + \frac{N(y - 1)}{(N - 1)(x + 1)}$$
$$= -\frac{N - y}{N - 1} \ln\left(1 + \frac{N(y - 1)}{(N - y)(x + 1)}\right) + \frac{N(y - 1)}{(N - 1)(x + 1)} \ge 0,$$

где последнее неравенство верно в силу того, что $\ln(1 + x) \le x$, $x \in \mathbb{R}$. Таким образом, функция G не убывает по аргументу x. Это означает, что при $0 < k < k_0$

$$Pw(k, N - k, 0, \ldots, 0) - w(k, N - k, 0, \ldots, 0)$$
$$\le Pw(k_0, N - k_0, 0, \ldots, 0) - w(k_0, N - k_0, 0, \ldots, 0). \quad (17)$$

С помощью тождественных преобразований неравенство (16) можно привести к виду

$$Pw(\mathbf{k}) - w(\mathbf{k}) \le -\mathbb{E}\Bigg(\left(k + (\xi_1 - 1)\frac{N - k}{N - 1}\right) \ln\left(1 + (\xi_1 - 1)\frac{N - k}{k(N - 1)}\right)$$
$$+ (N - k)\left(1 - \frac{\xi_1 - 1}{N - 1}\right) \ln\left(1 - \frac{\xi_1 - 1}{N - 1}\right)\Bigg).$$

Дважды применим неравенство $(1 + x)\ln(1 + x) \ge x + \frac{x^2}{2} - \frac{x^3}{6}$, $x \ge -1$, к выражениям из последнего неравенства, взяв $x = \frac{(\xi_1-1)(N-k)}{k(N-1)}$ и $x = -\frac{\xi_1-1}{N-1}$, и подставим значения моментов из леммы 3:

$$\begin{aligned}
Pw(\mathbf{k}) - w(\mathbf{k}) \le -k \Bigg(& \mathbb{E}\frac{(\xi_1-1)(N-k)}{k(N-1)} \\
& + \frac{1}{2}\mathbb{E}\frac{(\xi_1-1)^2(N-k)^2}{k^2(N-1)^2} - \frac{1}{6}\mathbb{E}\frac{(\xi_1-1)^3(N-k)^3}{k^3(N-1)^3}\Bigg) \\
& - (N-k)\left(-\mathbb{E}\frac{\xi_1-1}{N-1} + \frac{1}{2}\mathbb{E}\frac{(\xi_1-1)^2}{(N-1)^2} + \frac{1}{6}\mathbb{E}\frac{(\xi_1-1)^3}{(N-1)^3}\right) \\
= -\frac{(N-k)^2}{k(N-1)^2}\frac{\sigma^2}{2} & + \frac{(N-k)^3}{k^2(N-1)^3}\frac{\mu_3}{6} - \frac{N-k}{(N-1)^2}\frac{\sigma^2}{2} - \frac{N-k}{(N-1)^3}\frac{\mu_3}{6} \\
& = -\frac{N(N-k)}{k(N-1)^2}\frac{\sigma^2}{2} + \frac{N(N-k)(N-2k)}{k^2(N-1)^3}\frac{\mu_3}{6}.
\end{aligned}$$

Соотношение (17) показывает, что при рассмотрении значений $0 < k < k_0$ общая оценка для этого диапазона получается при $k = k_0$.

Для завершения доказательства леммы осталось заметить, что в диапазоне $k_0 \le k \le N/2$ справедлива оценка леммы 3, которая лучше, чем только что полученная. Поскольку нам надо написать равномерную оценку при всех $0 < k \le N/2$, то выбираем наихудшую из полученных оценок.

Доказательство теоремы 2 аналогично доказательству теоремы 1, но вместо леммы 3 используется лемма 5.

§ 4. О виде функции $v(\mathbf{k})$

Данный параграф дает некоторое эвристическое представление о том, откуда могла появиться рассмотренная функция $v(\mathbf{k})$, а рассуждения имеют аналогию с применением формулы Ито для диффузионных процессов.

Рассмотрим формулу Тейлора для неизвестной функции $v(\mathbf{k})$:

$$v(\mathbf{k}+\mathbf{j}) - v(\mathbf{k}) = \sum_{i=1}^{N} v_i' j_i + \frac{1}{2}\sum_{i,l=1}^{N} v_{il}'' j_i j_l + R,$$

где R — остаточный член, а все частные производные берутся в точке $\mathbf{k}$. Пренебрегая остаточным членом и используя лемму 1, запишем асимптотическое представление для $Pv(\mathbf{k}) - v(\mathbf{k})$:

$$\begin{aligned}
&\sum_{i=1}^{N} v_i' \mathbb{E}\sum_{m\in K_i}(\xi_m - 1) + \frac{1}{2}\sum_{i,l=1}^{N} v_{il}''\mathbb{E}\Big(\sum_{m\in K_i}\sum_{n\in K_l}(\xi_m-1)(\xi_n-1)\Big) \\
&\quad = \frac{1}{2}\sum_{i=1}^{N} v_{ii}''\mathbb{E}\Big(\sum_{m\in K_i}(\xi_m-1)\Big)^2 + \frac{1}{2}\sum_{i\ne l} v_{il}''\mathbb{E}\Big(\sum_{m\in K_i}\sum_{n\in K_l}(\xi_m-1)(\xi_n-1)\Big) \\
&\quad = \frac{1}{2}\sum_{i=1}^{N} v_{ii}''\left(k_i - \frac{k_i^2-k_i}{N-1}\right)\mathbb{E}(\xi_1-1)^2 - \frac{1}{N-1}\sum_{i\ne l} v_{il}'' k_i k_l \mathbb{E}(\xi_1-1)^2 \\
&\quad\quad = \frac{\mathbb{E}(\xi_1-1)^2}{2(N-1)}\left(\sum_{i=1}^{N} k_i(N-k_i)v_{ii}'' - \sum_{i\ne l} k_i k_l v_{il}''\right).
\end{aligned}$$

Чтобы получить оценку типа $Pv(\mathbf{k}) - v(\mathbf{k}) \le -C$ с некоторой положительной константой C, достаточно подобрать такую функцию v, для которой $v_{il}'' = 0$ и $k_i(N-k_i)v_{ii}'' \approx -k_i$, тогда первая сумма будет иметь порядок N, а вторая обратится в нуль. Решая уравнения $v''_{ii} = -1/(N-k_i)$, находим, что функция v имеет вид

$$v(\mathbf{k}) = D - \sum_{i=1}^{N} (N-k_i)\ln(N-k_i), \quad D \in \mathbb{R}.$$

Значение константы D подбирается таким образом, чтобы функция v равнялась нулю, когда все частицы имеют один тип.

Заметим, что данные рассуждения лишь подсказывают вид функции v, поскольку используют только первые и вторые моменты случайных величин ξ_n, в то время как в доказательстве теоремы 1 приходится использовать моменты более высоких порядков. Кроме того, для получения окончательной оценки приходится использовать другую функцию v.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Cannings R.* The latent roots of certain Markov chains arising in genetics: a new approach. I. Haploid models // Adv. Appl. Probab. 1974. V. 6. P. 260–294.

2. *Cannings R.* The latent roots of certain Markov chains arising in genetics: a new approach, II. Further haploid models // Adv. Appl. Probab. 1975. V. 7. P. 264–282.

3. *Durrett R.* Probability models for DNA sequence evolution. Berlin: Springer-Verl., 2002.

4. *Haccou P., Jagers P., Vatutin V. A.* Branching processes: Variation, growth, and extinction of populations. Cambridge; New York: Cambridge Univ. Press, 2004.

5. *Зубков А. М.* Предельные распределения расстояния до ближайшего общего предка // Теория вероятностей и ее применения. 1975. Т. 20, № 3. С. 614–623.

6. *Ватутин, В. А.* О расстоянии до ближайшего общего предка в ветвящихся процессах Беллмана — Харриса // Мат. заметки. 1979. Т. 25, № 5. С. 733–741.

7. *Kingman J. F. C.* On the genealogy of large population // J. Appl. Probab. Spec. A. 1982. V. 19. P. 27–43.

8. *Kingman J. F. C.* The coalescence // Stochastic Process. Appl. 1982. V. 13. P. 235–248.

9. *Möhle M.* The time back to the most recent common ancestor in exchangeable population models // Adv. Appl. Probab. 2004. V. 36. P. 78–97.

10. *Клоков С. А., Топчий В. А.* О времени вытеснения одним из типов частиц всех остальных в популяции фиксированной численности // Мат. тр. ИМ СО РАН. 2005. Т. 8, № 2. С. 41–56.

11. *Клоков С. А., Топчий В. А.* Оценки средних времен достижения однородности в популяциях фиксированного объема // Оптимизация, управление, интеллект. 2006. С. 1–10.

12. *Schweinsberg J.* Coalescent processes obtained from supercritical Galton–Watson processes // Stochastic Process. Appl. 2003. V. 106, N 1. P. 107–139.

13. *Королюк В. С., Портенко Н. И., Скороход А. В., Турбин А. Ф.* Справочник по теории вероятностей и математической статистике. М.: Наука, 1985.

14. *Meyn S. P., Tweedie R. L.* Markov chains and stochastic stability. Berlin: Springer-Verl., 1993.

Статья поступила 12 апреля 2006 г.

Клоков Сергей Александрович, Топчий Валентин Алексеевич
Омский филиал Института математики им. С. Л. Соболева СО РАН,
ул. Певцова, 13, Омск 644099
klokov@iitam.omsk.net.ru, topchij@iitam.omsk.net.ru