Предельная теорема для количества частиц второго типа в ветвящемся процессе с мутациями в одном гене

Докладчик: Михаил Швайков

Научный руководитель: А.В. Шкляев

9-я Санкт-Петербургская зимняя молодежная конференция по теории вероятностей и математической статистике

17–20 ноября 2025

Исследуемая модель

- Рассматривается схема серий для бесконечнотипного ветвящегося процесса $\{Z_k\}_{k=0}^{n}$. На каждом этапе фиксируется число n – длительность существования ветвящегося процесса.

Исследуемая модель

- Рассматривается схема серий для бесконечнотипного ветвящегося процесса $\{Z_k\}_{k=0}^{n}$. На каждом этапе фиксируется число n – длительность существования ветвящегося процесса.
- Фиксируются зависящие от n вероятности p_n и q_n.

Исследуемая модель

- Рассматривается схема серий для бесконечнотипного ветвящегося процесса $\{Z_k\}_{k=0}^{n}$. На каждом этапе фиксируется число n – длительность существования ветвящегося процесса.
- Фиксируются зависящие от n вероятности p_n и q_n.
- Частицы каждого типа независимы и одинаково распределены, но частицы более высокого типа имеют большее математическое ожидание числа потомков: $\mu_{i+1} > \mu_i$, $i \in \mathbb{Z}$.

Исследуемая модель

- Рассматривается схема серий для бесконечнотипного ветвящегося процесса $\{Z_k\}_{k=0}^n$. На каждом этапе фиксируется число n – длительность существования ветвящегося процесса.
- Фиксируются зависящие от n вероятности p_n и q_n.
- Частицы каждого типа независимы и одинаково распределены, но частицы более высокого типа имеют большее математическое ожидание числа потомков: $\mu_{i+1} > \mu_i$, $i \in \mathbb{Z}$.
- Процесс начинается с одной частицы первого типа, такой что $\mu_1 > 1$.

Мутации генома

В новом поколении каждая частица i-го типа может мутировать следующим образом:

Мутации генома

В новом поколении каждая частица i-го типа может мутировать следующим образом:

- С вероятностью p_n эволюционировать в $i+1$-й тип,
- С вероятностью q_n деградировать в $i-1$-й тип,
- С вероятностью $1-p_n-q_n$ наследовать i-й тип.

Наглядная интерпретация для одной частицы

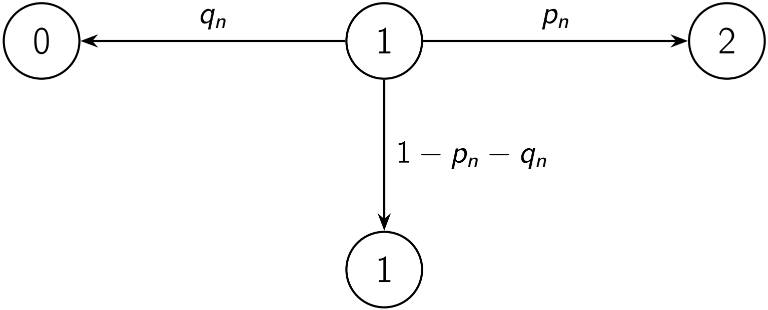
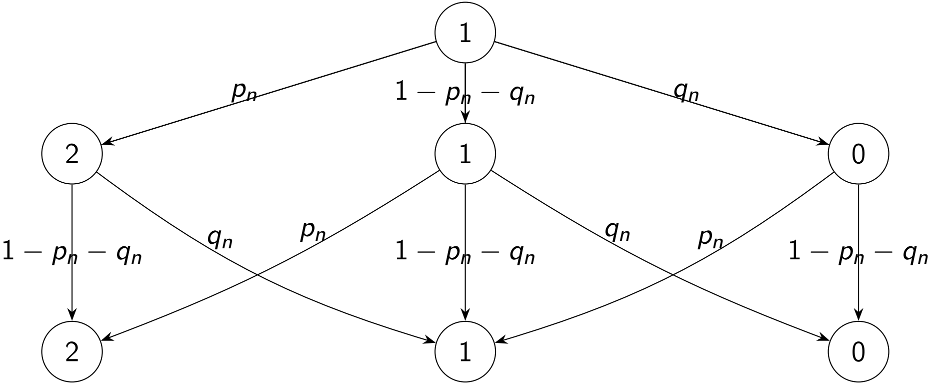


Схема для двух поколений с одним потомком



История вопроса

- Биологическая интерпретация и общие свойства процессов с геномом описаны в книге Marek Kimmel и David E. Axelrod "*Branching Processes in Biology*"

История вопроса

- Биологическая интерпретация и общие свойства процессов с геномом описаны в книге Marek Kimmel и David E. Axelrod "*Branching Processes in Biology*"
- Двуполые процессы подобного вида исследуются González M, Hull DM, Martínez R, Mota M. в работе "*Bisexual branching processes in a genetic context: the extinction problem for Y-linked genes*"

История вопроса

- Биологическая интерпретация и общие свойства процессов с геномом описаны в книге Marek Kimmel и David E. Axelrod "*Branching Processes in Biology*"
- Двуполые процессы подобного вида исследуются González M, Hull DM, Martínez R, Mota M. в работе "*Bisexual branching processes in a genetic context: the extinction problem for Y-linked genes*"
- Существуют и другие интерпретации схожих процессов, например, в работе В.А. Ватутина "*The structure of the decomposable reduced branching processes*" описана модель разрозненных островов, на которых проживают изолированные популяции.

Постановка задачи

Исследуется предельное распределение количества частиц каждого типа и моменты их первого появления в зависимости от порядков малости p_n и q_n:

Постановка задачи

Исследуется предельное распределение количества частиц каждого типа и моменты их первого появления в зависимости от порядков малости p_n и q_n:

- Достаточно рассматривать $q_n = o(1), n \to \infty$;

Постановка задачи

Исследуется предельное распределение количества частиц каждого типа и моменты их первого появления в зависимости от порядков малости p_n и q_n:

- Достаточно рассматривать $q_n = o(1), n \to \infty$;
- Рассматривается процесс с малой вероятностью эволюции $p_n = o(\mu_1^{-n}), n \to \infty$;

Постановка задачи

Исследуется предельное распределение количества частиц каждого типа и моменты их первого появления в зависимости от порядков малости p_n и q_n:

- Достаточно рассматривать $q_n = o(1), n \to \infty$;
- Рассматривается процесс с малой вероятностью эволюции $p_n = o(\mu_1^{-n}), n \to \infty$;
- Рассматривается процесс с существенной вероятностью эволюции $p_n = C\mu_1^{-n}$, C – константа.

Простой случай с малой вероятностью

Утверждение

Пусть вероятности мутации процесса $\{Z_k\}$ *удовлетворяют следующим соотношениям:* $p_n = o(\mu_1^{-n})$, $q_n = o(1), n \to \infty$. *Тогда вероятность того, что в процессе к моменту* n *не будет частиц второго типа стремится к единице.*

Процесс со значительной вероятностью эволюции

Theorem

Пусть процесс $\{Z_k\}$ *имеет вероятности мутации* $p_n = C\mu_1^{-n}$ *(C – некоторая константа) и* $q_n = o(1), n \to \infty$*. Тогда количество частиц второго типа к моменту n стремится по распределению к некоторой величине* $F^{(2)}$*.*

Процесс со значительной вероятностью эволюции

Theorem

Пусть процесс $\{Z_k\}$ *имеет вероятности мутации* $p_n = C\mu_1^{-n}$ *(*C *– некоторая константа) и* $q_n = o(1), n \to \infty$*. Тогда количество частиц второго типа к моменту* n *стремится по распределению к некоторой величине* $F^{(2)}$*.*

Утверждение

Производящую функцию случайной величины $F^{(2)}$ *можно представить в следующем виде:*

$$\varphi_{F^{(2)}}(s) = \mathrm{E}\exp\left(W^{(1)}\sum_{k=0}^{\infty}\mu_1^{-k}\left(\varphi_{\widetilde{Z}_k^{(2)}}(s) - 1\right)\right).$$

Метод доказательства

- Определить момент первого появления частиц 2-го типа;

Метод доказательства

- Определить момент первого появления частиц 2-го типа;
- Запретить эволюцию частиц 0-го типа;

Метод доказательства

- Определить момент первого появления частиц 2-го типа;
- Запретить эволюцию частиц 0-го типа;
- Запретить деградацию частиц 2-го типа в частицы 1-го типа;

Метод доказательства

- Определить момент первого появления частиц 2-го типа;
- Запретить эволюцию частиц 0-го типа;
- Запретить деградацию частиц 2-го типа в частицы 1-го типа;
- Показать, что частицы 3-го типа не появляются;

Метод доказательства

- Определить момент первого появления частиц 2-го типа;
- Запретить эволюцию частиц 0-го типа;
- Запретить деградацию частиц 2-го типа в частицы 1-го типа;
- Показать, что частицы 3-го типа не появляются;
- Показать сходимость упрощенного процесса к настоящему;

Метод доказательства

- Определить момент первого появления частиц 2-го типа;
- Запретить эволюцию частиц 0-го типа;
- Запретить деградацию частиц 2-го типа в частицы 1-го типа;
- Показать, что частицы 3-го типа не появляются;
- Показать сходимость упрощенного процесса к настоящему;
- Описать неявный вид распределения количества частиц 2-го типа;

Метод доказательства

- Определить момент первого появления частиц 2-го типа;
- Запретить эволюцию частиц 0-го типа;
- Запретить деградацию частиц 2-го типа в частицы 1-го типа;
- Показать, что частицы 3-го типа не появляются;
- Показать сходимость упрощенного процесса к настоящему;
- Описать неявный вид распределения количества частиц 2-го типа;
- Доказать, что в пределе это распределение совпадает с более простым, которое задается в явном виде;

Метод доказательства

- Определить момент первого появления частиц 2-го типа;
- Запретить эволюцию частиц 0-го типа;
- Запретить деградацию частиц 2-го типа в частицы 1-го типа;
- Показать, что частицы 3-го типа не появляются;
- Показать сходимость упрощенного процесса к настоящему;
- Описать неявный вид распределения количества частиц 2-го типа;
- Доказать, что в пределе это распределение совпадает с более простым, которое задается в явном виде;
- Найти производящую функцию получившегося распределения.

Момент появления частиц второго типа

Хотим определить момент первого появления частиц 2-го типа.

Момент появления частиц второго типа

Lemma

Частицы 2-го типа впервые появляются за ***конечное*** *время до конца процесса.*

Момент появления частиц второго типа

Lemma

Пусть T_2 *– это случайная величина, такая что* $(n - T_2)$*-й шаг – это шаг, когда впервые появляется частица 2-го типа. Тогда для любого* $\epsilon > 0$ *найдется такое число* T*, что если случайная величина* T_2 *принимает значения больше* T *на* $\Omega_0 \subset \Omega$*, то на этом подпространстве выполняется следующее неравенство:*

$$\mathrm{P}\left(\sum_{i=1}^{Z^{(1)}_{n-T_2}} I_j(1 \to 2) \geq 1\right) < \epsilon,$$

то есть $\mathrm{P}(T_2 > T) < \epsilon$.

Момент появления частиц второго типа

Lemma

Частицы 2-го типа впервые появляются за ***конечное*** *время до конца процесса.*

Ограничения мутаций

Хотим запретить эволюцию частиц 0-го типа.

Lemma

Вероятность того что частицы нулевого типа эволюционирую стремится к нулю

Ограничения мутаций

Lemma

Пусть случайное событие A означает, что существует частица 0-го типа, которая эволюционировала в частицу 1-го типа, тогда

$$\mathsf{P}(A) \to 0, n \to \infty.$$

Ограничения мутаций

Хотим запретить деградацию частиц 2-го типа в чатсицы 1-го типа.

Lemma

Вероятность того что частицы второго типа деградируют стремится к нулю

Ограничения мутаций

Lemma

Пусть случайное событие A означает, что существует частица 2-го типа, которая деградировала в частицу 1-го типа, при условии, что частиц третьего типа еще не появилось, тогда

$$\mathsf{P}(A) \to 0, n \to \infty.$$

Ограничения мутаций

Lemma

Вероятность того что частицы нулевого типа эволюционируют стремится к нулю

Lemma

Вероятность того что частицы второго типа деградируют стремится к нулю

Упрощеный процесс

Хотим показать, что частицы 3-го типа не появляются

Lemma

Вероятность того что появятся частицы третьего типа стремится к нулю.

Упрощеный процесс

Lemma

Пусть T_3 *– это неотрицательная случайная величина, такая что* $(n - T_3)$*-й шаг – это шаг, когда впервые появляется частица 3-го типа, либо равняющаяся нулю при отсутвии за* n *шагов частиц 3-го типа. Тогда* $\mathsf{P}(T_3 > 0) \to 0, n \to \infty$*.*

Упрощеный процесс

Lemma

Вероятность того что частицы нулевого типа эволюционируют стремится к нулю

Lemma

Вероятность того что частицы второго типа деградируют стремится к нулю

Lemma

Вероятность того что появятся частицы третьего типа стремится к нулю.

Упрощеный процесс

Таким образом, можно перейти к процессу, в котором частицы нулевого типа не эволюционируют, частицы второго типа не деградируют, частиц третьего типа, и, соответственно, частиц более высоких типов тоже нет.

Сходимость упрощенного процесса к настоящему

В упрощенном процессе распределение количества частиц первого типа можно упростить:

Сходимость упрощенного процесса к настоящему

В упрощенном процессе распределение количества частиц первого типа можно упростить:

Lemma

Последовательность случайных величин $p_n(\widetilde{Z}_n^{(1)} - Z_n^{(1)})$ *почти наверное сходится к нулю при* $n \to \infty$. *Случайная велиина* $\widetilde{Z}_n^{(1)}$ *– это количество частиц первого типа в процессе без мутаций.*

Неявный вид распределения

Хотим описать неявный вид распределения количества частиц 2-го типа.

Неявный вид распределения

Хотим описать неявный вид распределения количества частиц 2-го типа.

Lemma

Можно записать фунцию распределния $Z_n^{(2)}$ следующим образом:

$$\mathrm{P}(Z_n^{(2)} \leq x) = \mathrm{P}\left(\sum_{j=1}^{T} \left(\sum_{i=1}^{Z_{n+j-T}^{(1)}} I_{j\,i}(1 \to 2) Z_{T-j}^{(2)} \right) \leq x \right).$$

Неявный вид распределения

Хотим описать неявный вид распределения количества частиц 2-го типа.

Lemma

Можно записать фунцию распределния $Z_n^{(2)}$ следующим образом:

$$\mathrm{P}(Z_n^{(2)} \leq x) = \mathrm{P}\left(\sum_{j=1}^{T}\left(\sum_{i=1}^{Z_{n+j-T}^{(1)}} I_{j\,i}(1 \to 2) Z_{T-j}^{(2)}\right) \leq x\right).$$

Кроме того, можно заметить, что

$$\sum_{i=1}^{Z_{n+j-T}^{(1)}} I_{ij}(1 \to 2) \sim \left(Binom(Z_{n+j-T}^{(1)}; p_n) \mid Z_{n+j-T}^{(1)}\right).$$

Вспомогательная случайная величина

Definition

Введем случайную величину λ_{n+i}. Определим ее следующим образом:

$$\lambda_{n+i} = \mu_1^i W_{n+i}^{(1)},$$

где случайная величина $W_n^{(1)} = Z_n^{(1)} / \mu_1^n$.

Вспомогательная случайная величина

Definition

Введем случайную величину λ_{n+i}. Определим ее следующим образом:

$$\lambda_{n+i} = \mu_1^i W_{n+i}^{(1)},$$

где случайная величина $W_n^{(1)} = Z_n^{(1)} / \mu_1^n$.

Утверждение

Случайная величина λ_{n+j-T} имеет предельное распределение, причем

$$\lambda_{n+j-T} \to \mu_1^{j-T} W^{(1)}, n \to \infty,$$

Сходимость почти наверное, и случайная величина $W^{(1)}$ – это предельное распределение величины $\widetilde{Z}_n^{(1)} / \mu_1^n$. Получившееся предельное распределение назовем λ_{j-T}.

Сходимость к пуассоновским случайным величинам

При каждом фиксированном λ_{j-T} верна следующая лемма.

Lemma

Для любого положительного ϵ найдется такое натуральное N, что для любого $n > N$ выполняется следующее неравенство:

$$\left| \mathrm{P}\left(\sum_{i=1}^{Z^{(1)}_{n+j-T}} I_{ji}(1 \to 2) \le x \right) - \mathrm{P}\left(\Lambda_{j-T} \le x\right) \right| < \epsilon,$$

где Λ_{j-T} имеет пуассоновское распределение с параметром λ_{j-T}.

Доказательство теоремы

Theorem

Пусть процесс имеет вероятности мутации $p_n = C\mu_1^{-n}$ *(*C *– некоторая константа) и* $q_n = o(1), n \to \infty$*. Тогда количество частиц второго типа к моменту* n *стремится по распределению к некоторой величине* $F^{(2)}$*.*

Доказательство теоремы

Theorem

Пусть процесс имеет вероятности мутации $p_n = C\mu_1^{-n}$ *(*C *– некоторая константа) и* $q_n = o(1), n \to \infty$*. Тогда количество частиц второго типа к моменту* n *стремится по распределению к некоторой величине* $F^{(2)}$*.*

- Рассмотрим вектор v_n длины $2T + 1$, такой что его первые T координат имеют вид $\sum_{i=1}^{Z^{(1)}_{n+j-T}} I_{ij}(1 \to 2)$, $j = 1 \dots T$, а оставшиеся $Z^{(2)}_{T-k}$, $k = 0 \dots T$.

Доказательство теоремы

Theorem

Пусть процесс имеет вероятности мутации $p_n = C\mu_1^{-n}$ *(*C *– некоторая константа) и* $q_n = o(1), n \to \infty$*. Тогда количество частиц второго типа к моменту* n *стремится по распределению к некоторой величине* $F^{(2)}$*.*

- Рассмотрим вектор v_n длины $2T+1$, такой что его первые T координат имеют вид $\sum_{i=1}^{Z_{n+j-T}^{(1)}} I_{ij}(1 \to 2)$, $j = 1 \dots T$, а оставшиеся $Z_{T-k}^{(2)}$, $k = 0 \dots T$.

$$\mathrm{P}(Z_n^{(2)} \le x) = \mathrm{P}\left(\sum_{j=1}^{T}\left(\sum_{i=1}^{Z_{n+j-T}^{(1)}} I_{ji}(1 \to 2) Z_{T-j}^{(2)}\right) \le x\right).$$

Доказательство теоремы

Theorem

Пусть процесс имеет вероятности мутации $p_n = C\mu_1^{-n}$ (C – некоторая константа) и $q_n = o(1), n \to \infty$. Тогда количество частиц второго типа к моменту n стремится по распределению к некоторой величине $F^{(2)}$.

- Рассмотрим вектор v_n длины $2T+1$, такой что его первые T координат имеют вид $\sum_{i=1}^{Z^{(1)}_{n+j-T}} I_{ij}(1 \to 2)$, $j = 1 \dots T$, а оставшиеся $Z^{(2)}_{T-k}$, $k = 0 \dots T$.
- Его компонеты второго вида не зависят от n, а значит сходятся сами к себе. Более того, мы перешли от процессов $Z^{(2)}_{T-k}$ к процессам $\widetilde{Z}^{(2)}_{T-k}$.

Доказательство теоремы

Theorem

Пусть процесс имеет вероятности мутации $p_n = C\mu_1^{-n}$ (C – некоторая константа) и $q_n = o(1), n \to \infty$. Тогда количество частиц второго типа к моменту n стремится по распределению к некоторой величине $F^{(2)}$.

- Рассмотрим вектор v_n длины $2T+1$, такой что его первые T координат имеют вид $\sum_{i=1}^{Z^{(1)}_{n+j-T}} I_{ij}(1 \to 2)$, $j = 1 \dots T$, а оставшиеся $Z^{(2)}_{T-k}$, $k = 0 \dots T$.
- Его компонеты второго вида не зависят от n, а значит сходятся сами к себе. Более того, мы перешли от процессов $Z^{(2)}_{T-k}$ к процессам $\widetilde{Z}^{(2)}_{T-k}$.
- Его компонеты первого вида сходятся по распределению к пуассоновским случайным величинам;

Доказательство теоремы

- Кроме того, **имеет место сходимость по распределению вектора** v_n **к вектору** v**, имеющему соответствующие координаты.**

Доказательство теоремы

Доказывается, что любые линейные комбинации соответствущих координат тоже сходятся, тогда по критерию Крамера-Вольда о сходимости векторов по распределению тогда и только тогда, когда сходятся линейные комбинации их компонент и сами эти компоненты, сходятся и вектора

Доказательство теоремы

- Кроме того, **имеет место сходимость по распределению вектора v_n к вектору v, имеющему соответствующие координаты.**
- Так как функция $f(x) = \sum_{j=0}^{T} x_j x_{T+j}$ непрерывна, то случайная величина $Z_n^{(2)} = f(v_n)$ сходится по распределению к $f(v) = F^{(2)}$.

Производящая функция предельного распределения

Утверждение

Производящую функцию случайной величины $F^{(2)}$ можно представить в следующем виде:

$$\varphi_{F^{(2)}}(s) = \mathsf{E}\exp\left(W^{(1)}\sum_{k=0}^{\infty}\mu_1^{-k}\left(\varphi_{\widetilde{Z}_k^{(2)}}(s)-1\right)\right).$$

Дальнейшие планы

- Распространить результат на более высокие типы

Дальнейшие планы

- Распространить результат на более высокие типы (техническое обобщение достигается теми же методами);

Дальнейшие планы

- Распространить результат на более высокие типы (техническое обобщение достигается теми же методами);
- Рассмотреть описанный процесс в случайной среде;

Дальнейшие планы

- Распространить результат на более высокие типы (техническое обобщение достигается теми же методами);
- Рассмотреть описанный процесс в случайной среде;
- Рассмотреть критический и докритический случаи

THE END

Спасибо за внимание!