

TARTU ÜLIKOOL
LOODUS- JA TÄPPISTEADUSTE VALDKOND
MATEMAATIKA JA STATISTIKA INSTITUUT

Reijo Sepp
Moran tüüpi evolutsioonimudelid
Matemaatiline statistika
Bakalaureusetöö (9 EAP)

Juhendaja: prof. Jüri Lember

TARTU 2022

MORAN TÜÜPI EVOLUTSIOONIMUDELID

Bakalaureusetöö

Reijo Sepp

Lühikokkuvõte. Käesolevas töös antakse ülevaade Morani tüüpi evolutsioonimudelitest ning neile vastavate Markovi ahelate omadustest. Lisaks uuritakse mudelitele vastavate Markovi ahelate statsionaarseid jaotuseid ja pööratavust. Töö põhineb peamiselt J. Lemberi ja C. Watkinsi artiklil "An evolutionary model that satisfies detailed balance" ning W. J. Ewens'i raamatul "Mathematical population genetics".

CERCS teaduseriala: P160 Statistika, operatsioonianalüüs, programmeerimine, finants- ja kindlustusmatemaatika

Märksõnad: Juhuslikud protsessid, Markovi ahelad, matemaatilised mudelid

MORAN TYPE EVOLUTION MODELS

Bachelor thesis

Reijo Sepp

Abstract. The objective of this Bachelor's thesis is to give an overview of Moran type evolution models and the properties of the corresponding Markov chains. In addition, the stationary distributions and reversibility of the Markov chains is analysed. The thesis is mainly based on the article "An evolutionary model that satisfies detailed balance" by J. Lember and C. Watkins, as well as the book "Mathematical population genetics" by W. J. Ewens.

CERCS research specialisation: P160 Statistics, operations research, programming, financial and actuarial mathematics.

Key Words: Stochastic processes, Markov chains, mathematical models

Sisukord

Sissejuhatus	3
1 Markovi ahelad	4
1.1 Seisundite klassifitseermine	4
1.2 Statsionaarne jaotus	6
1.3 Mängija laostumise probleem	8
2 Morani baasmudel	9
2.1 Seisundite arv	9
2.2 Üleminekumaatriks	10
2.3 Absorbeeruvad seisundid	13
3 Morani baasmudel + mutatsioon	15
3.1 Statsionaarne jaotus	16
3.2 Seos Polya urniga	18
3.3 Alternatiivne muteerumisskeem	19
3.4 Üldine muteerumisskeem	20
4 Morani baasmudel + mutatsioon + looduslik valik	23
4.1 Üksikturniiri valik	23
4.2 Pöördvõrdelise elulemuse valik	26
4.3 Pöörvõrdelise elulemuse valik teistpidi	28
Kasutatud kirjandus	32

Sissejuhatus

Kaasaegne evolutsiooniteooria põhineb peamiselt kahel teguril: mutatsioonid ja looduslik valik. [1, lk 11] Käesoleva töö eesmärk on anda ülevaade Morani mudelil põhinevatest evolutsioonimudelitest. Matemaatilised evolutsioonimudelid on Markovi ahelad, mis nimetatud tegurite abil modelleerivad populatsiooni geneetilise struktuuri muutumist ajas.

Esimeses peatükis antakse ülevaade töös kasutatavates matemaatilistest terminitest ning tuntud omadustest ja tulemustest. Kogu töö põhineb diskreetse ajaga ja lõpliku arvu seisunditega Markovi ahelatel. Markovi ahelate teoorias on mitmeid varasemalt tõestatud kasulikke tulemusi, mis annavad võimaluse üldistada ka konkreetseid töös käsitletavaid mudeleid. Suur rõhk on taandumatute Markovi ahelate statsionaarsete jaotuste leidmisel ning ahelate pööratavusel. Töös kasutatakse detailse tasakaalu võrrandeid näitamaks, et ühe või teise evolutsioonimudeli puhul on tegemist pööratava Markovi ahelaga.

Teises peatükis uuritakse Morani baasmudelit. Näidatakse kuidas Morani baasmudelit esitada Markovi ahelana ning millist tüüpi Markovi ahelaga on tegu. Morani baasmudel on aluseks järgnevatele keerukamatele mudelitele, seega uuritakse selle võimalike seisundite arvu, üleminekumaatriksit ja tulemust protsessi pikaajalisel kordamisel.

Kolmandas peatükis lisatakse Morani baasmudelile muteerumise loogika. See muudab mudelile vastava Markovi ahela taandumatuks ning edasi on töös oluline osa taandumatute ahelate statsionaarsete jaotuste tõestamine. Alustatakse ühest lihtsamast muteerumisskeemist ja lõpuks jõutakse üldise muteerumisskeemini. Lisaks näidatakse ära muteerumisega Morani baasmudeli seos Polya urni mudeliga.

Neljandas peatükis lisatakse muteerumise loogikaga Morani baasmudelile juurde veel loodusliku valiku loogika. Käesolevas töös vaadeldakse kolme võimalust loodusliku valiku lisamiseks mudelisse. Uuritakse saadud mudelitele vastavaid Markovi ahelaid ning üldistatakse seos muteerumisega mudelitele ja loodusliku valikuga mudelitele vastavate detailse tasakaalu võrrandite vahel.

1 Markovi ahelad

Esimeses peatükis kirjeldatud Markovi ahelatega seotud mõisted ja tulemused tuginevad kahel allikal - [2, ptk 1] ja [3, ptk 6].

Definitsioon 1. *Juhuslike suuruste jada X_n , kus n võib omada lõpliku või loenduva arvu väärtusi, nimetatakse **Markovi ahelaks**, kui kehtib*

$$\begin{aligned} P\{X_n = j | X_0 = k_0, X_1 = k_1, \dots, X_{n-2} = k_{n-2}, X_{n-1} = k_{n-1}\} = \\ = P\{X_n = j | X_{n-1} = k_{n-1}\}. \end{aligned}$$

Teisisõnu, järgmise seisundi ennustamiseks piisab käesoleva seisundi teadmisest.

Markovi ahela võimalikke väärtuseid nimetatakse **seisunditeks**. Tõenäosust

$$P\{X_n = j | X_{n-1} = i\} =: p_{ij}^{(n)}$$

nimetatakse **üleminekutõenäosuseks** seisundist i seisundisse j .

Definitsioon 2. *Kui üleminekutõenäosused ei ole sõltuvad n -st, siis on tegemist **homogeense** Markovi ahelaga. See tähendab, et iga n korral $p_{ij}^{(n)} = p_{ij}$. Teisisõnu, Markovi ahel on homogeenne kui:*

$$P(X_{n+1} = j | X_n = i) = P(X_1 = j | X_0 = i)$$

Käesolevas töös käsitletakse vaid lõpliku arvu seisunditega homogeenseid Markovi ahelaid, seega järgnevate mõistete definitsioonid on lihtsuse mõttes vastavalt kitsendatud.

Definitsioon 3. *Maatriksit $P = (p_{ij})$ nimetatakse Markovi ahela ülemineku-maatriksiks.*

1.1 Seisundite klassifitseermine

Definitsioon 4. *Sellist Markovi ahela seisundit i , mille korral $p_{ii} = 1$ nimetatakse **absorbeeruvaks seisundiks**. Jõudes mõnda sellisesse seisundisse ei välja Markovi ahel enam sellest kunagi.*

Näide 1.1. Olgu Markovi ahela üleminekumaatriks järgmine:

	A	B	C
A	0.3	0.4	0.3
B	0	0.6	0.4
C	0	0	1

Kui see ahel jõuab seisundisse C on edasi tõenäosus $p_{CC} = 1$ ning tõenäosused $p_{CA} = 0$ ja $p_{CB} = 0$ ehk kui $X_n = C$, siis $X_{n+1} = C$.

Olgu homogeenne Markovi ahela puhul $p_{ij}(n)$ tõenäosus, et alustades seisundist i ollakse n sammu pärast seisundis j . Siis $p_{ij} = p_{ij}(1)$.

Definitsioon 5. Öeldakse, et Markovi aheala seisundid i ja j on **kaasnevad**, kui on positiivne tõenäosus alustades seisundist i jõuda mingi arvu sammudega seisundisse j ning positiivne tõenäosus alustades seisundist j jõuda mingi arvu sammudega seisundisse i . Seega seisundid i ja j on kaasnevad kui leiduvad m ja n selliselt, et $p_{ij}(m) > 0$ ja $p_{ji}(n) > 0$.

Näide 1.2. Olgu Markovi ahela üleminekumaatriks järgmine:

	A	B	C
A	0.7	0.3	0
B	0.2	0.6	0.2
C	0	0.1	0.9

Seisundist A on positiivne tõenäosus ühe sammuga jõuda seisundisse B ning sealt omakorda seisundisse C (vastavalt $p_{AB} = 0.3$ ja $p_{BC} = 0.2$). Järelikult $p_{AC}(2) = 0.3 \cdot 0.2 = 0.06 > 0$.

Seisundist C on positiivne tõenäosus ühe sammuga jõuda seisundisse B ning sealt omakorda seisundisse A (vastavalt $p_{CB} = 0.1$ ja $p_{BA} = 0.2$). Järelikult $p_{CA}(2) = 0.1 \cdot 0.2 = 0.02 > 0$.

Seega seisundid A ja C on kaasnevad.

Definitsioon 6. Markovi ahel on taandumatu, kui kõik selle seisundid on omavahel kaasnevad.

Definitsioon 7. Seisund i on **ebaoluline** kui leidub selline seisund j ja selline naturaalarv n , et $p_{ij}(n) > 0$, aga $p_{ji}(k) = 0$ iga k korral. Kui seisund ei ole ebaoluline, siis on see **oluline**.

Definitsioon 8. Markovi ahela seisundit i nimetatakse **korduvaks** kui

$$P\{X_n = i \text{ mingi } n \geq 1 \text{ korral} \mid X_0 = i\} = 1,$$

vastasel juhul nimetatakse seisundit **mööduvaks**.

Definitsioon 9. Markovi ahela seisund i on **perioodiline** (perioodiga d_i) kui sellesse tagasipöördumine on võimalik ainult $d_i > 1$ või selle kordse arvu sammudega, kusjuures d_i on suurim sellise omadusega arv. Vastasel juhul on seisund **aperioodiline**.

Näide 1.3. Olgu Markovi ahela üleminekumaatriks järgmine:

	A	B	C	D
A	0	1	0	0
B	0	0	1	0
C	1	0	0	0
D	0.2	0.3	0.2	0.3

Seisund D on ebaoluline, sest sellest on võimalik jõuda seisunditesse A , B ja C , millest tagasi ei ole võimalik seisundisse D enam jõuda. Seisundid A , B ja C on olulised.

Seisundid A , B ja C on korduvad ja perioodilised perioodiga 3. Näiteks olles seisundis A on $p_{AA}(3) = 1$ ning vähem kui 3 sammuga ei ole võimalik uuesti seisundisse A jõuda. Seisund D on mööduv ning aperioodiline.

1.2 Statsionaarne jaotus

Definitsioon 10. Vektor $\pi = (\pi_1, \pi_2, \dots, \pi_n)$ on Markovi ahela **statsionaarne jaotus** kui $\pi_j \geq 0$ iga j korral, $\sum_j \pi_j = 1$ ning $\pi = \pi P$ ehk $\pi_j = \sum_i \pi_i p_{ij}$ iga j korral.

Näide 1.4. Olgu X Markovi ahel järgmise üleminekumaatriksiga:

$$P = \begin{array}{c|ccc} & A & B & C \\ \hline A & 0.5 & 0.2 & 0.3 \\ B & 0.2 & 0.6 & 0.2 \\ C & 0.3 & 0.1 & 0.6 \end{array}.$$

Selle Markovi ahela statsionaarne jaotus on kujul:

$$\pi = \left(\frac{14}{41}, \frac{11}{41}, \frac{16}{41} \right).$$

Kontrolliks:

$$\begin{aligned} \sum_i \pi_i p_{iA} &= \pi_A p_{AA} + \pi_B p_{BA} + \pi_C p_{CA} = 0.5 \cdot \frac{14}{41} + 0.2 \cdot \frac{11}{41} + 0.3 \cdot \frac{16}{41} = \frac{14}{41} = \pi_A \\ \sum_i \pi_i p_{iB} &= \pi_A p_{AB} + \pi_B p_{BB} + \pi_C p_{CB} = 0.2 \cdot \frac{14}{41} + 0.6 \cdot \frac{11}{41} + 0.1 \cdot \frac{16}{41} = \frac{11}{41} = \pi_B \\ \sum_i \pi_i p_{iC} &= \pi_A p_{AC} + \pi_B p_{BC} + \pi_C p_{CC} = 0.3 \cdot \frac{14}{41} + 0.2 \cdot \frac{11}{41} + 0.6 \cdot \frac{16}{41} = \frac{16}{41} = \pi_C \end{aligned}$$

Järgneva teoreemi tõestus on ära toodud [3, lk 232-235].

Teoreem 1.1. Taandumatul homogeesel lõpliku arvu seisunditega Markovi ahelal, mille seisundid on aperioodilised, leidub üheselt määratud statsionaarne jaotus π ning

$$p_{ij}(n) \rightarrow \pi_j, \text{ kui } n \rightarrow \infty.$$

Definitsioon 11. Olgu X taandumatu homogeenne lõpliku arvu seisunditega Markovi ahel statsionaarse jaotusega π . Sellist Markovi ahelat nimetatakse **pööratavaks** kui iga i ja j korral:

$$\pi_i p_{ij} = \pi_j p_{ji}. \quad (1.1)$$

Võrrandeid kujul (1.1) nimetatakse **detailse tasakaalu võrranditeks**.

Järgneva teoreemi tõestus on esitatud [3, lk 238].

Teoreem 1.2. Olgu X taandumatu homogeenne lõpliku arvu seisunditega Markovi ahel üleminekumaatriksiga P ning leidugu selline jaotus π , et kõigi X seisundite i ja j korral kehtib detailse tasakaalu võrrand $\pi_i p_{ij} = \pi_j p_{ji}$. Siis π on X statsionaarne jaotus.

1.3 Mängija laostumise probleem

Järgnev arutluskäik on läbi tehtud [2, lk 22-23].

Hasartmängija alustab i ühiku rahaga õnnemängu mängimist. Iga mängu võidutõenäosus olgu p ning kaotuse tõenäosus vastavalt $q = 1 - p$. Kui mängija võidab, siis saab ta 1 ühiku raha juurde ja kui kaotab, siis jääb 1 ühikust rahast ilma. Kui mängijal enam raha ei ole (mängija laostumine), siis rohkem mängida ei saa. Kui mängija jõuab N ühiku rahani, siis lõpetab ta mängimise. Selline olukord on käsitletav Markovi ahelana, kus X_n on mängija rahasumma peale n -ndat mängu. Selgub, et kui $p = q$, siis tõenäosus, et mängija teenib enne laostumist N ühikut raha (teisisõnu, et Markovi ahel jõuab absorbeeruvasse seisundisse N) on võrdeline esialgse rahasummaga, ehk

$$P\{\text{mängija kogub } N \text{ ühikut enne laostumist}\} = \frac{i}{N}.$$

Väide 1.1. *Oletame, et on veel võimalus viiki jääda, mis puhul ei suurene ega vähene mängija rahasumma. Olgu viiki jäämise tõenäosus $0 \leq r < 1$. Kui $p = q = \frac{1-r}{2}$, siis $P\{\text{mängija kogub } N \text{ ühikut enne laostumist}\} = \frac{i}{N}$.*

Tõestus. Olgu X kirjeldatud skeemile vastav Markovi ahel. Olgu mängijal $0 < i < N$ ühikut raha. Üleminekutõenäosused sellisel juhul on:

$$p_{i,i-1} = q; p_{ii} = r; p_{i,i+1} = p.$$

Kui mäng jääb viiki, siis on mängijal sama rahasumma, mis eelneval sammul. Rahasumma muutub vaid siis, kui mängija võidab või kaotab. Arvestades, et $p = q$, tinglik tõenäosus, et mängija võidab kui mäng ei ole viik:

$$p^* = P\{\text{mängija võidab} \mid \text{mäng ei jää viiki}\} = \frac{p}{1-r} = \frac{p}{p+q} = \frac{1}{2}.$$

Tinglik tõenäosus, et mängija kaotab kui mäng ei ole viik:

$$q^* = P\{\text{mängija kaotab} \mid \text{mäng ei jää viiki}\} = \frac{q}{1-r} = \frac{q}{p+q} = \frac{1}{2}.$$

Seega lähtudes [2, lk 22-23] kirjeldatud arutlusest, on tõenäosus enne laostumist koguda N ühikut täpselt sama, mis ilma viikideta skeemi puhul ehk $\frac{i}{N}$.

□

2 Morani baasmudel

Olgu populatsioonis n indiviidi ja iga indiviid kuulub ühte $K \geq 2$ genotüübist. Igal ajahetkel t valitakse juhuslikult tagasipanekuga üks indiviid, kes paljuneb ja üks indiviid, kes sureb. Kui paljunev ja surev indiviid on samast genotüübist, siis populatsioonis midagi ei muutu. Kui i -tüüpi indiviid paljuneb ja j -tüüpi indiviid sureb, siis järgmisel ajahetkel on populatsioonis $n_i + 1$ i -tüüpi indiviidi ja $n_j - 1$ j -tüüpi indiviidi. Sellise ülemineku ($j \rightarrow i$) tõenäosus on

$$\frac{n_i}{n} \cdot \frac{n_j}{n}.$$

2.1 Seisundite arv

Üleminekutõenäosused sõltuvad vaid käesoleva ajahetke populatsioonist. Seega on mudel esitatav diskreetse ajaga Markovi ahelana, mille seisundid on kirjeldatavad vektoritena $(n_1, n_2, \dots, n_K)$, $n_i \in \{0, 1, \dots, n\}$, $\sum_{i=1}^K n_i = n$ kus n_i on i -ndasse genotüüpi kuuluvate indiviidide arv populatsioonis. Et indiviide on populatsioonis kokku n ja iga i korral n_i on mittenegatiivne, siis on võimalike seisundite arv lõplik.

Väide 2.1. *Kui populatsioonis on n indiviidi ja K genotüüpi, siis on Morani baasmudelile vastavas Markovi ahelas võimalike seisundite arv:*

$$\binom{n+K-1}{K-1}.$$

Tõestus. Olgu populatsioonis n indiviidi. Tõestus põhineb matemaatilise induktsiooni meetodil. Olgu n indiviidi ja K genotüübi korral võimalike seisundite arv $S_{n,K}$.

Baas: kui $K = 2$, siis on n_1 jaoks $n + 1$ varianti ning n_1 määrab üheselt ära ka teise genotüüpi kuuluvate indiviidide arvu $n_2 = n - n_1$. Seega on võimalikke seisundeid:

$$S_{n,2} = \binom{n+1}{1} = n + 1.$$

Samm: Olgu n indiviidi ja K genotüübi puhul võimalike seisundite arv $S_{n,K} = \binom{n+K-1}{K-1}$. Uuritakse võimalike seisundite arvu n indiviidi ja $K+1$ genotüübi puhul. Variante n_1 jaoks on $n+1$. Seejärel on variante $n-n_1$ indiviidi paigutamiseks k genotüübi vahel $S_{n-n_1,K}$. Seega kokku on võimalike seisundite arv

$$\sum_{n_1=0}^n S_{n-n_1,K} = \sum_{n_1=0}^n \binom{(n-n_1)+K-1}{K-1}.$$

Kasutades teadmist $\sum_{m=k}^n \binom{m}{k} = \binom{n+1}{k+1}$, saadakse, et n indiviidi ja $K+1$ genotüübi korral:

$$S_{n,K+1} = \sum_{n_1=0}^n \binom{(n-n_1)+K-1}{K-1} = \sum_{m=K-1}^{n+K-1} \binom{m}{K-1} = \binom{n+(K+1)-1}{(K+1)-1}.$$

□

2.2 Üleminekumatriks

Kuna igal sammul valitakse paljunema üks indiviid ja surema üks indiviid, siis ülemineku jaoks on kaks võimalust:

1) Paljunev ja surev indiviid on samast genotüübist - populatsioon ei muutu (üleminek samasse seisundisse).

Tõenäosus, et i -ndast genotüübist valitakse nii palju kui ka surev indiviid on

$$\frac{n_i}{n} \cdot \frac{n_i}{n} = \left(\frac{n_i}{n}\right)^2.$$

Tõenäosus, et palju ja surev indiviid on samast genotüübist, on

$$\sum_{i=1}^K \left(\frac{n_i}{n}\right)^2 = \frac{\sum_{i=1}^K n_i^2}{n^2}.$$

2) Paljunev ja surev indiviid on eri genotüüpidest - ühe genotüübi arv populatsioonis suureneb 1 võrra ja teise genotüübi arv populatsioonis väheneb 1

võrra. Kõigi ülejäänud genotüüpide arvukus populatsioonis ei muutu. Sellise sündmuse tõenäosus on vastavalt:

$$1 - \frac{\sum_{i=1}^K n_i^2}{n^2}.$$

Seega on võimalikud üleminekud (sellised, mille tõenäosus on suurem 0-st) mistahes Markovi ahela seisundist kas samasse seisundisse või sellisesse seisundisse, kus on muutunud ühe genotüübi arvukus 1 võrra suuremaks ja ühe genotüübi arvukus 1 võrra vähemaks.

Olgu $P_{i,j}(n_1, \dots, n_K)$ tõenäosus, et kui Markovi ahel on seisundis $(n_1, \dots, n_K)$, siis ühe sammu jooksul suureneb i -nda genotüübi arvukus populatsioonis 1 võrra ja väheneb j -nda genotüübi arvukus populatsioonis 1 võrra. Edaspidi kasutatakse tähistust $P_{i,j} := P_{i,j}(n_1, \dots, n_K)$.

$$P_{i,j} = \frac{n_i}{n} \cdot \frac{n_j}{n} = \frac{n_i n_j}{n^2}.$$

Kui populatsioonis i -nda genotüübi indiviide ei ole ($n_i = 0$), siis $P_{i,j} = 0$ ja $P_{j,i} = 0$ suvalise $j \in \{1, 2, \dots, K\}$ korral. See tähendab, et kui populatsioonis ei ole ühtegi i -nda genotüübi indiviidi, siis ei saa i -nda genotüübi arvukus muutuda.

Kui populatsioonis on i -nda genotüübi arvukus n ($n_i = n$), siis see on ainus genotüüp populatsioonis ja $P_{i,i} = 1$ ehk sellisel juhul on üleminek võimalik ainult Markovi ahela samasse seisundisse ja tegemist on absorbeeriva seisundiga. Kuna igast seisundist on lõpliku arvu sammudega võimalik jõuda vähemalt ühte absorbeeruvasse seisundisse, siis kui korrata protsessi lõpmata kaua jõuab mudel tõenäosusega 1 lõpuks mõnesse sellisesse seisundisse. Seda nimetatakse ahela absorbeerumiseks ja mudeli mõistes tähendab absorbeeruvasse seisundisse jõudmine, et populatsioonis esineb ainult ühe genotüübi indiviide. Seega jõuab mudel lõpuks alati sellisesse seisundisse, kus populatsioonis on vaid üks genotüüp esindatud.

Järelikult on üleminekumaatriksi kuju järgmine:

1) Olles seisundis $(n_1, n_2, \dots, n_K)$ tõenäosus ühe sammu pärast olla samas seisundis:

$$\frac{\sum_{i=1}^K n_i}{n^2}.$$

2) Üleminekutõenäosus seisundist $(n_1, n_2, \dots, n_K)$ seisundisse

$$(n_1, n_2, \dots, n_i + 1, \dots, n_j - 1, \dots, n_K),$$

kus $n_i > 0, n_j > 0$ (seisund, kus kahe genotüübi arvukused on muutunud, kusjuures i -nda genotüübi arvukus ühe võrra suurenenud ja j -nda genotüübi arvukus 1 võrra vähenenud) on:

$$\frac{n_i \cdot n_j}{n^2}.$$

3) Kõikide muude üleminekute tõenäosus on 0.

Näide 2.1. $n = 4, K = 2$ korral:

Võimalikud seisundid on $\{(0, 4), (1, 3), (2, 2), (3, 1), (4, 0)\}$.

Üleminekumaatriks on:

	(0, 4)	(1, 3)	(2, 2)	(3, 1)	(4, 0)
(0, 4)	1	0	0	0	0
(1, 3)	$\frac{3}{16}$	$\frac{5}{8}$	$\frac{3}{16}$	0	0
(2, 2)	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	0
(3, 1)	0	0	$\frac{3}{16}$	$\frac{5}{8}$	$\frac{3}{16}$
(4, 0)	0	0	0	0	1

Kirjelatud ahela puhul ei sõltu üleminekutõenäosused ajast ehk tegemist on homogeense Markovi ahelaga. Iga seisundi $(n_1, \dots, n_K)$ puhul leidub $i \in \{1, \dots, K\}$ nii, et $n_i > 0$. See tähendab, et on positiivne tõenäosus jõuda lõpliku arvu sammudega seisundisse, kus $n_i = n$, kust ahel enam ei välju. Järelikult ei ole vastav ahel taandumatu, sest leidub ebaolulisi seisundeid. Korduvad seisundid on vaid sellised, kus mingi i puhul $n_i = n$. Mööduvad on kõik sellised seisundid, mille puhul leiduvad sellised i ja j , et $0 < n_i < n$ ja $0 < n_j < n$. Kuna ahel ei ole taandumatu, siis ei ole sellel statsionaarset algjaotust.

2.3 Absorbeeruvad seisundid

Nagu eelnevalt selgus, siis Morani baasmudeli korral jõutakse tõenäosusega 1 lõpuks absorbeeruvasse seisundisse, kus populatsioonis on vaid ühe genotüübiga individid. Selliseid seisundeid on K tükki ning on selge, et kui ahel jõuab ühte absorbeeruvasse seisundisse, siis see ei jõua teistesse. Järgnevalt uuritakse tõenäosust fikseeritud algseisundi korral jõuda konkreetsesse absorbeeruvasse seisundisse.

Olgu $X_0, X_1, \dots$ Morani baasmudelile vastav Markovi ahel n indiviidi ja K genotüübi korral. Olgu populatsioonis $n_i = n$ -le vastava seisundi tähis h_i :

$$h_i = (0, 0, \dots, n_i = n, \dots, 0, 0).$$

Kõigi seisundite hulk tähistatakse $H_{n,K}$. Olgu vastava ahela absorbeeruvate seisundite hulk $H_{n,K}^*$. Siis

$$H_{n,K}^* \subset H_{n,K}, H_{n,K}^* = \{h_1, h_2, \dots, h_K\}.$$

Sammude arv ahela absorbeerumiseni olgu:

$$T_s = \min\{s \geq 1 : X_s \in H_{n,K}^*\}.$$

Kuna absorbeerumine toimub tõenäosusega 1, siis $P(T < \infty) = 1$. Huvi pakub tõenäosus, et algseisundi $X_0 = (n_1, \dots, n_K)$ korral jõutakse absorbeeruvasse seisundisse h_i , ehk $P[X_T = h_i | X_0 = (n_1, \dots, n_K)]$. Tõenäosus, et i -nda genotüübi arvukus ühe sammu jooksul suureneb, on:

$$\sum_{j \neq i} P_{i,j} = \sum_{j \neq i} \frac{n_i n_j}{n^2}.$$

Tõenäosus, et i -nda genotüübi arvukus ühe sammu jooksul väheneb, on:

$$\sum_{j \neq i} P_{j,i} = \sum_{j \neq i} \frac{n_j n_i}{n^2}.$$

Kõigi ülejäänud üleminekute puhul i -nda genotüübi arvukus ei muutu. Seega on tõenäosus, et ühe sammu jooksul i -nda genotüübi arvukus suureneb võrdne tõenäosusega, et see väheneb. Kui vaadelda ainult i -nda genotüübi arvukuse

muutumist, siis on tegu mängija laostumise probleemi analoogiga (alapeatükk 1.3), kus suvalisse seisundisse, milles $n_i = 0$ jõudmine on laostumine ning seisundisse h_i jõudmine on õnnestumine. Otsitav tõenäosus $P[X_T = h_i | X_0 = (n_1, \dots, n_K)]$ on seega võrdeline i -nda genotüübi indiviidide arvuga alghetkel, ehk:

$$P[X_T = h_i | X_0 = (n_1, \dots, n_K)] = \frac{n_i}{n}.$$

Erijuhul, kui $X_0 \in H_{n,K}^*$, $X_0 \neq h_i$ on alghetkel $n_i = 0$ ja seega:

$$P(X_T = h_i | X_0 \in H_{n,K}^*/h_i) = \frac{0}{n} = 0.$$

Kui $X_0 = h_i$, siis alghetkel $n_i = n$ ja

$$P(X_T = h_i | X_0 = h_i) = \frac{n}{n} = 1.$$

Järgneva väite tuletuskäik on toodud [1, lk 104-105].

Väide 2.2. *Olgu Morani baasmudeli puhul populatsioonis n indiviidi ja $K = 2$ genotüüpi (A ja B genotüübid). Kui alghetkel on populatsioonis n_A A genotüübi indiviidi (järelikult $n - n_A$ B genotüübi indiviidi), siis keskmine sammude arv absorbeerumiseni on:*

$$E[T_s | X_0 = (n_A, n - n_A)] = n(n - n_A) \sum_{j=1}^{n_A} (n - j)^{-1} + nn_A \sum_{j=n_A+1}^{n-1} j^{-1}.$$

Evolutsiooni kirjeldamiseks selline mudel ei sobi, sest suvalise algseisundi korral jõutakse selle mudeliga lõpuks olukorda, kus kogu populatsioonis on vaid üks genotüüp. Järgmises peatükis vaadeldakse, mis juhtub, kui mudelisse lisada ka mutatsioonid.

3 Morani baasmudel + mutatsioon

Muteerumist on Morani baasmudelisse võimalik lisada eri moel. Üks võimalus on ära toodud [4, ptk 2.1] järgnevalt: olgu u_i tõenäosus, et paljuneamiseks valitud indiviid muteerub tüübiks i . Siis tõenäosus, et paljunemiseks valitud indiviid muteerub, on $u = u_1 + u_2 + \dots + u_K$. Tõenäosus, et ei toimu muteerumist, on $1 - u$.

Olgu muteerumine ja indiviidi valik sõltumatud. Siis on tõenäosus, et sündiv indiviid on i -ndast genotüübist järgmine: paljunemiseks valitakse i -nda genotüübi indiviid ja see ei muteeru (tõenäosus $\frac{n_i}{n} \cdot (1 - u)$) või paljunemiseks valitud indiviid muteerub (sõltumata esialgsest genotüübist) i -ndaks genotüübiks (tõenäosus u_i). Seega on kokku tõenäosus, et sündiv indiviid on i -ndast genotüübist, $\frac{n_i}{n} \cdot (1 - u) + u_i$. Sureva indiviidi puhul on tõenäosus, et ta on j -ndast genotüübist jätkuvalt $\frac{n_j}{n}$ ning seega igal sammul on:

$$P_{i,j} = \left(\frac{n_i}{n} (1 - u) + u_i \right) \cdot \frac{n_j}{n}. \quad (3.1)$$

Kirjeldatud mudeli puhul on võimalikud seisundid täpselt samad, mis baasmudeli puhul, küll aga on üleminekutõenäosused erinevad. Jätkuvalt on üleminekud võimalikud vaid samasse seisundisse või seisunditesse, milles ühe genotüübi arvukus on suurenenud 1 võrra ja teise oma vähenenud ühe võrra.

Näide 3.1. $n = 4$, $K = 2$ korral üleminekumaatriks on:

	(0, 4)	(1, 3)	(2, 2)	(3, 1)	(4, 0)
(0, 4)	$1 - u_1$	u_1	0	0	0
(1, 3)	$\frac{3-3u_1+u_2}{16}$	$\frac{5-3u_1+u_2}{8}$	$\frac{3+9u_1-3u_2}{16}$	0	0
(2, 2)	0	$\frac{1-u_1+u_2}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1+u_1-u_2}{4}$	0
(3, 1)	0	0	$\frac{3-3u_1+9u_2}{16}$	$\frac{5+u_1-3u_2}{8}$	$\frac{3+u_1-3u_2}{16}$
(4, 0)	0	0	0	u_2	$1 - u_2$

Saadud Markovi ahela üleminekutõenäosused ei sõltu ajast, seega on tegemist jätkuvalt homogeenise Markovi ahelaga. Kui iga i korral on $u_i > 0$, siis saab ka genotüübi arvukus suurened 1 võrra juhul kui selle arvukus eelneval sammul oli 0. Vastava sündumuse tõenäosus on siis u_i . Eeldusel, et iga i korral $u_i > 0$, on kõik seisundid korduvad ja absorbeeruvaid seisundeid ei

ole. Järelikult on Markovi ahel taandumatu. Kuna iga seisundi $(n_1, \dots, n_K)$ puhul on positiivne tõenäosus, et ühe sammuga jõutakse samasse seisundisse, siis on Markovi ahel ka aperioidiline ning seega on täidetud teoreemi (1.1) eeldused ja sellel leidub statsionaarne jaotus.

3.1 Statsionaarne jaotus

Järgneva väite statsionaarne jaotus on võetud [4, ptk 2.1].

Väide 3.1. *Kirjeldataud Markovi ahel on pööratav ja sellel on järgmine statsionaarne jaotus:*

$$P(n_1, \dots, n_K) := \frac{n!}{n_1! \cdots n_K!} \frac{(\alpha_1)_{n_1} \cdots (\alpha_K)_{n_K}}{(|\alpha|)_n}, \quad (3.2)$$

kus $\alpha_i = \frac{nu_i}{1-u}$, $|\alpha| = \frac{nu}{1-u}$, $\alpha_i > 0$ ja $(\alpha)_n = \alpha(\alpha+1) \cdots (\alpha+n-1)$.

Tõestus. Tõestuseks piisab näidata, et esitatud jaotus rahuldab detailse tasakaalu võrrandeid.

Olgu Markovi ahel seisundis $(n_1, \dots, n_K)$. Eelnevast on teada, et ühe sammuga on võimalik sellest positiivse tõenäosusega jõuda kas samasse seisundisse $(n_1, \dots, n_K)$ või sellisesse seisundisse, kus mingi genotüübi arvukus on ühe võrra vähenenud ja ühe genotüübi arvukus on ühe võrra suurenenud

$$(n_1, \dots, n_i + 1, \dots, n_j - 1, \dots, n_K),$$

kusjuures $n_j > 0$. Samasse seisundisse ülemineku puhul kehtib detailse tasakaalu võrrand triviaalselt. Üleminekutõenäosus $P_{i,j}(n_1, \dots, n_K)$ on

$$\left(\frac{n_i}{n}(1-u) + u_i\right) \frac{n_j}{n}.$$

Üleminekutõenäosus $P_{j,i}(n_1, \dots, n_i + 1, \dots, n_j - 1, \dots, n_K)$ on

$$\left(\frac{n_j - 1}{n}(1-u) + u_j\right) \frac{n_i + 1}{n}.$$

Detailse tasakaalu võrrand nõuab, et

$$P(n_1, \dots, n_K) \cdot P_{i,j}(n_1, \dots, n_K) =$$

$$= P(n_1, \dots, n_i + 1, \dots, n_j - 1, \dots, n_K) \cdot P_{j,i}(n_1, \dots, n_i + 1, \dots, n_j - 1, \dots, n_K)$$

ehk

$$\frac{n!}{n_1! \cdots n_K!} \frac{(\alpha_1)_{n_1} \cdots (\alpha_K)_{n_K}}{(|\alpha|)_n} \cdot \left(\frac{n_i}{n} (1-u) + u_i \right) \frac{n_j}{n} =$$

$$\frac{n!}{n_1! \cdots (n_i + 1)! \cdots (n_j - 1)! \cdots n_K!} \frac{(\alpha_1)_{n_1} \cdots (\alpha_i)_{n_i+1} \cdots (\alpha_j)_{n_j-1} \cdots (\alpha_K)_{n_K}}{(|\alpha|)_n} \cdot \left(\frac{n_j - 1}{n} (1-u) + u_j \right) \frac{n_i + 1}{n}.$$

Olgu

$$A = \frac{n!}{n_1! \cdots n_{i-1}! n_{i+1}! \cdots n_{j-1}! n_{j+1}! \cdots n_K!}$$

ja

$$B = \frac{(\alpha_1)_{n_1} \cdots (\alpha_{i-1})_{n_{i-1}} (\alpha_{i+1})_{n_{i+1}} \cdots (\alpha_{j-1})_{n_{j-1}} (\alpha_{j+1})_{n_{j+1}} \cdots (\alpha_K)_{n_K}}{(|\alpha|)_n}.$$

Siis nõutav detailse tasakaalu võrrand on kujul

$$AB \frac{1}{n_i! n_j!} (\alpha_i)_{n_i} (\alpha_j)_{n_j} \left(\frac{n_i}{n} (1-u) + u_i \right) \frac{n_j}{n} =$$

$$= AB \frac{1}{(n_i + 1)! (n_j - 1)!} (\alpha_i)_{n_i+1} (\alpha_j)_{n_j-1} \left(\frac{n_j - 1}{n} (1-u) + u_j \right) \frac{n_i + 1}{n}.$$

Jagades võrduse mõlemad pooli $(AB \frac{1}{(n_i)! (n_j-1)!} (\alpha_i)_{n_i} (\alpha_j)_{n_j-1} \frac{1}{n})$ -ga, saadakse

$$(\alpha_j + n_j - 1) \left(\frac{n_i}{n} (1-u) + u_i \right) = (\alpha_i + n_i) \left(\frac{n_j - 1}{n} (1-u) + u_j \right).$$

Lihtsustades võrrandi vasakut poolt:

$$VP = (\alpha_j + n_j - 1) \left(\frac{n_i}{n} (1-u) + u_i \right) = \frac{nu_j + n_j - un_j - 1 + u}{1-u} \cdot \frac{n_i - n_i u + nu_i}{n}.$$

Lihtsustades võrrandi paremat poolt:

$$PP = (\alpha_i + n_i) \left(\frac{n_j - 1}{n} (1-u) + u_j \right) = \frac{nu_i + n_i - n_i u}{1-u} \cdot \frac{n_j - n_j u - 1 + u + nu_j}{n}.$$

Lihtne on näha, et $VP = PP$ ja seega detailse tasakaalu võrrand kehtib.

□

3.2 Seos Polya urniga

Järgnev Polya urni üldistus põhineb [4, ptk 2.1].

Eelnevas peatükis kirjeldatud mudel on üldistatav Polya urni protsessina. Polya urni mudelis on urnis alghetkel α kuuli, mis on K eri värvi. Igal sammul võetakse urnist juhuslikult üks kuul, vaadatakse selle värvi ning seejärel pannakse urni tagasi. Seejärel lisatakse urni veel üks vaadeldud värvi kuul.

Olgu urnis algselt kuulide arvud $(\alpha_1, \dots, \alpha_K)$. Siis pärast esimest sammu on urnis kuulide arvud $(\alpha_1, \dots, \alpha_i + 1, \dots, \alpha_K)$, kus i on esimesel sammul urnist võetud kuuli värv. Urnis on nüüd $\alpha + 1$ kuuli. Kui korrata seda protsessi n korda, siis on urnis $\alpha + n$ kuuli. Ütleme, et n urni lisatud kuuli moodustavad alghetke populatsiooni $(n_1, \dots, n_K)$. Urnis on vastavalt kuulide arvud

$$(\alpha_1 + n_1, \dots, \alpha_K + n_K).$$

Edasi toimub protsess järgnevalt - igal sammul valitakse juhuslikult üks kuul urnist, täheldatakse selle värv ning pannakse tagasi urni. Seejärel valitakse juhuslikult üks kuul n lisatud kuuli (populatsiooni) seast, mis võetakse urnist välja. Lõpuks lisatakse urni esimesena välja võetud kuuliga sama värvi kuul. Nüüd on urnis ikka $\alpha + n$ kuuli ning populatsiooni suurus n .

Igal sammul tõenäosus, et juurdepanekuks valitakse i -ndat värvi kuul on:

$$\frac{\alpha_i + n_i}{\alpha + n}.$$

Olgu $u = \frac{\alpha}{\alpha + n}$ ning $u_i = \frac{\alpha_i}{\alpha + n}$. Siis

$$\frac{\alpha_i + n_i}{\alpha + n} = u_i + \frac{n_i}{\alpha + n} = u_i + \frac{n_i n}{n(\alpha + n)} = u_i + \frac{n_i}{n} \cdot \frac{n}{\alpha + n} = u_i + \frac{n_i}{n}(1 - u).$$

Igal sammul tõenäosus, et välja võtmiseks valitakse j -ndat värvi kuul on:

$$\frac{n_j}{n}.$$

Järelikult tõenäosus, et ühe sammu jooksul urnis i -ndat värvi kuulide arvukus suureneb 1 võrra ja j -ndat värvi kuulide arvukus väheneb 1 võrra on:

$$P_{i,j} = \left(\frac{n_i}{n}(1 - u) + u_i\right)\frac{n_j}{n},$$

mis on võrdne mutatsiooniga Morani mudelile vastavale üleminekutõenäosusele.

3.3 Alternatiivne muteerumisskeem

Artiklis [4] kirjeldatakse ka teisi muteerumisskeeme. Näiteks üks variant kahe genotüübiga populatsiooni korral on järgnev. Olgu u_1 tõenäosus, et genotüübi 2 järglane muteerub genotüübiks 1. Olgu u_2 tõenäosus, et genotüübi 1 järglane muteerub genotüübiks 2. Tõenäosus, et seisundist (n_1, n_2) toimub üleminek seisundisse $(n_1 + 1, n_2 - 1)$ on

$$P_{1,2}(n_1, n_2) = \left(\frac{n_1}{n}(1 - u_2) + \frac{n_2}{n}u_1\right)\frac{n_2}{n}. \quad (3.3)$$

Võimalikud üleminekud kirjeldatud muteerumisskeemi puhul seisundist (n_1, n_2) on samasse seisundisse või seisunditesse $(n_1 + 1, n_2 - 1), (n_1 - 1, n_2 + 1)$.

Näide 3.2. *Näiteks $n = 4$ puhul on üleminekumaatriks järgmine:*

	(0, 4)	(1, 3)	(2, 2)	(3, 1)	(4, 0)
(0, 4)	$1 - u_1$	u_1	0	0	0
(1, 3)	$\frac{3-3u_1+u_2}{16}$	$\frac{5-3u_1+u_2}{8}$	$\frac{3+9u_1-3u_2}{16}$	0	0
(2, 2)	0	$\frac{1-u_1+u_2}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1+u_1-u_2}{4}$	0
(3, 1)	0	0	$\frac{3-3u_1+9u_2}{16}$	$\frac{5+u_1-3u_2}{8}$	$\frac{3+u_1-3u_2}{16}$
(4, 0)	0	0	0	u_2	$1 - u_2$

Väide 3.2. *Kirjeldatud muteerumisskeemile vastav Markovi ahel on pööratav ning selle statsionaarne jaotus on samuti (3.2), kus u on defineeritud kui $u := u_1 + u_2$.*

Tõestus. Tõestuseks piisab näidata detailse tasakaalu võrrandite kehtimist. Kuna seisundite arv $K = 2$, siis $n = n_1 + n_2$. Järgnev tõestus näitab detailse tasakaalu võrrandi kehtimist ülemineku $(n_1 + 1, n_2 - 1)$ -sse puhul. Vastupidine tõestus on analoogiline. Üleminekutõenäosus:

$$P_{1,2}(n_1, n_2) = \left(\frac{n_1}{n}(1 - u_2) + \frac{n_2}{n}u_1\right)\frac{n_2}{n}.$$

Üleminekutõenäosus:

$$P_{2,1}(n_1 + 1, n_2 - 1) = \left(\frac{n_2 - 1}{n}(1 - u_1) + \frac{n_1 + 1}{n}u_2\right)\frac{n_1 + 1}{n}.$$

Tasakaaluvõrrad on kujul:

$$\begin{aligned} & \frac{n!}{n_1!n_2!} \cdot \frac{(\alpha_1)_{n_1}(\alpha_2)_{n_2}}{(|\alpha|)_n} \left(\frac{n_1}{n}(1-u_2) + \frac{n_2}{n}u_1 \right) \frac{n_2}{n} = \\ & = \frac{n!}{(n_1+1)!(n_2-1)!} \cdot \frac{(\alpha_1)_{n_1+1}(\alpha_2)_{n_2-1}}{(|\alpha|)_n} \left(\frac{n_2-1}{n}(1-u_1) + \frac{n_1+1}{n}u_2 \right) \frac{n_1+1}{n} \end{aligned}$$

Tähistades:

$$A = \frac{n!(\alpha_1)_{n_1}(\alpha_2)_{n_2-1}}{n_1!(n_2-1)!(|\alpha|)_n n},$$

on võrrand kujul:

$$\begin{aligned} & A \cdot (\alpha_2 + n_2 - 1) \left(\frac{n_1}{n}(1-u_2) + \frac{n_2}{n}u_1 \right) = \\ & = A \cdot (\alpha_1 + n_1) \left(\frac{n_2-1}{n}(1-u_1) + \frac{n_1+1}{n}u_2 \right), \end{aligned}$$

mis lihtsustub kujule:

$$\begin{aligned} & A \cdot \frac{nu_2 + n_2 - n_2u - 1 + u}{1-u} \cdot \frac{n_1 - n_1u_2 + n_2u_1}{n} = \\ & = A \cdot \frac{nu_1 + n_1 - n_1u}{1-u} \cdot \frac{n_2 - 1 - n_2u_1 + u_1 + n_1u_2 + u_2}{n}. \end{aligned}$$

Kuna $n = n_1 + n_2$ ja $u = u_1 + u_2$, siis lihtsustub võrrand veelgi:

$$\begin{aligned} & A \cdot \frac{n_1u_2 + n_2 - n_2u_1 - 1 + u}{1-u} \cdot \frac{n_1 - n_1u_2 + n_2u_1}{n} = \\ & = A \cdot \frac{n_2u_1 + n_1 - n_1u_2}{1-u} \cdot \frac{n_2 - 1 - n_2u_1 + u + n_1u_2}{n}, \end{aligned}$$

millest on juba selgelt näha, et võrrandi parem ja vasak pool tõepoolest on võrdsed. $\square$

3.4 Üldine muteerumisskeem

Olgu $U = (u_{ij})$ maatriks, kus u_{ij} on tõenäosus, et sündiv i -nda genotüübi indiviid muteerub hoopis tüübiks j . Olgu indiviidi valik paljunemiseks ja muteerumine sõltumatud. Kõigepealt valitakse juhuslikult paljunema üks indiviid ning seejärel tõenäosusega $\tilde{u}_i := \sum_j u_{ij}$ see muteerub. Järelikult tõenäosus, et sündiv indiviid ei muteeru on vastavalt $1 - \tilde{u}_i$.

Väide 3.3. Üldisele muteerumisskeemile vastav üleminekutõenäosus on

$$P_{i,j}(n_1, \dots, n_K) = \left(\frac{n_i}{n} (1 - \tilde{u}_i) + \sum_l \frac{n_l}{n} u_{li} \right) \frac{n_j}{n}$$

Tõestus. Kõigepealt valitakse juhuslikult üks indiviid paljunema. Tõenäosus, et sünnib i -nda genotüübi indiviid on summa tõenäosustest, et paljunema valitakse i -nda genotüübi indiviid ja see ei muteeru $\left[\frac{n_i}{n} (1 - \tilde{u}_i) \right]$ ja et paljunema valitud indiviidi järglane muteerub tüübiks i $\left(\sum_l \frac{n_l}{n} u_{li} \right)$. Sõltumatult valitakse surema üks indiviid. Tõenäosus, et surema valitakse j -nda genotüübi indiviid, on $\frac{n_j}{n}$ ning see on sõltumatu paljuneva indiviidi valikust. Seega on otsitava sündmuse tõenäosus

$$P_{i,j}(n_1, \dots, n_K) = \left(\frac{n_i}{n} (1 - \tilde{u}_i) + \sum_l \frac{n_l}{n} u_{li} \right) \frac{n_j}{n}.$$

□

Kui maatriksis U on kõik read võrdsed, siis $u_{1i} = u_{2i} = \dots = u_{Ki} := u_i$ ehk suvalise paljunema valitud indiviidi korral on tõenäosus, et sündiv indiviid muteerub tüübiks i ikka u_i . Siis ka $\tilde{u}_1 = \tilde{u}_2 = \dots = \tilde{u}_K := u$. Tulemus on peatüki alguses kirjeldatud muteerumisskeem (3.1), mis on erijuht üldisest muteerumisskeemist. Asendades uued tähistused üldise muteerumisskeemi üleminekutõenäosusesse on selle kuju:

$$P_{i,j}(n_1, \dots, n_K) = \left(\frac{n_i}{n} (1 - u) + \sum_l \frac{n_l}{n} u_i \right) \frac{n_j}{n} = \left(\frac{n_i}{n} (1 - u) + u_i \right) \frac{n_j}{n},$$

mis ongi (1).

Olgu $K = 2$. Üldise muteerumisskeemi maatriks U on kujul:

$$\begin{pmatrix} u_{11} & u_{12} \\ u_{21} & u_{22} \end{pmatrix},$$

kus $\tilde{u}_1 = u_{11} + u_{12}$ ja $\tilde{u}_2 = u_{21} + u_{22}$. Siis üleminekutõenäosus $P_{1,2}(n_1, n_2)$ on kujul:

$$\begin{aligned} P_{1,2}(n_1, n_2) &= \left(\frac{n_1}{n} (1 - \tilde{u}_1) + \frac{n_1}{n} u_{11} + \frac{n_2}{n} u_{21} \right) \frac{n_2}{n} = \\ &= \left(\frac{n_1}{n} (1 - u_{11} - u_{12}) + \frac{n_1}{n} u_{11} + \frac{n_2}{n} u_{21} \right) \frac{n_2}{n} = \end{aligned}$$

$$= \left(\frac{n_1}{n}(1 - u_{12}) + \frac{n_2}{n}u_{21} \right) \frac{n_2}{n}.$$

Tähistades $u_{21} := u_1$ ja $u_{12} := u_2$ jääb üleminekutõenäosus kujule:

$$P_{1,2}(n_1, n_2) = \left(\frac{n_1}{n}(1 - u_2) + \frac{n_2}{n}u_1 \right) \frac{n_2}{n}$$

ehk tegu on alternatiivse muteerumisskeemiga (3.3), mis samuti on erijuht üldisest muteerumisskeemist.

Mutatsioonidega mudel on juba oluliselt parem populatsiooni käitumise kirjeldamisel kui eelnevalt vaadeldud Morani baasmudel. Küll aga on ka sellel oma puudused - nimelt eeldatakse siin, et iga genotüübi indiviidil on võrdne tõenäosus saada valitud paljunemiseks ja võrdne tõenäosus saada valitud suremiseks. Järgnevas peatükis lisatakse mudelisse elulemuse näitaja, mis annab võimaluse mudeldada olukorda, kus mõne genotüübi tõenäosus saada valitud paljunemiseks on suurem kui teistel.

4 Morani baasmudel + mutatsioon + looduslik valik

Lähtudes eelmise peatüki mudeli eeldustest, lisatakse mudelisse ka loodusliku valiku komponent. Olgu igal genotüübil elulemuse näitaja $w_i > 0$. Mida suurem on w_i , seda elujõulisem on i -s genotüüp. Loodusliku valiku kaasamiseks mudelisse on mitu eri varianti. Kõik selles peatükis toodud loodusliku valiku skeemid põhinevad [4, ptk 3]

4.1 Üksikturniiri valik

Alustuseks lähtutakse mutatsiooniga Morani baasmudeli valikust, kus üks indiviid valitakse paljunema ja üks surema. Kusjuures paljuneva indiviidi järglane võib muteeruda (suvalise muteerumisskeemi järgi). Kui vastav valik on tehtud ja sündiv indiviid on i -ndast genotüübist (lihtsa paljunemise või muteerumise tagajärjel) ning surev indiviid on j -ndast genotüübist, siis toimub nende vahel võitlus elu ja surma peale, mille võidab i -nda genotüübi indiviid tõenäosusega:

$$\frac{w_i}{w_i + w_j}.$$

Vastavalt võidab j -nda tüübi indiviid tõenäosusega:

$$1 - \frac{w_i}{w_i + w_j} = \frac{w_j}{w_i + w_j}.$$

Kui võitluse võidab j -nda genotüübi indiviid, siis genotüüpide arvukused populatsioonis ei muutu.

Väide 4.1. *Muteerumisskeemi (3.1) ja üksikturniiri valikuskeemi korral on üleminekutõenäosus*

$$P_{i,j} = \left(\frac{n_i}{n}(1-u) + u_i \right) \cdot \frac{n_j}{n} \cdot \frac{w_i}{w_i + w_j}.$$

Tõestus. Tõenäosus, et sünnib i -nda genotüübi indiviid, on summa tõenäosustest, et paljunemiseks valitakse i -nda genotüübi indiviid ning see ei muteeru ($\frac{n_i}{n} \cdot (1-u)$) ja et paljunemiseks valitud indiviid muteerub tüübiks i (u_i).

Tõenäosus, et suremiseks valitakse j -nda tüübi indiviid, on $\frac{n_j}{n}$. Tõenäosus, et võitluse võidab sündinud i -nda tüübi indiviid, on $\frac{w_i}{w_i + w_j}$ ning see on sõltumatu paljuneva ja sureva indiviidi valikust. Seega tõenäosus, et ühe sammu jooksul suureneb i -nda genotüübi arvukus 1 võrra ja väheneb j -nda genotüübi arvukus 1 võrra, on nende kolme sündmuse koosesinemise tõenäosus, ehk

$$P_{i,j} = \left(\frac{n_i}{n}(1 - u) + u_i \right) \cdot \frac{n_j}{n} \cdot \frac{w_i}{w_i + w_j}.$$

□

Püstitatud eeldustel ($u_i > 0, w_i > 0$ iga i korral) on ka juhul $n_i = 0$ positiivne tõenäosus, et i -nda genotüübi arvukus ühe sammu jooksul suureneb. Seega ei ole loodusliku valikuga mudelile vastavas Markovi ahelas absorbeeruvaid seisundeid ja kõik seisundid on korduvad.

Näide 4.1. $n = 3, K = 2, u_1 = \frac{1}{5}, u_2 = \frac{2}{5}, w_1 = 5, w_2 = 10$ korral üleminekumaatriks on:

	(0, 3)	(1, 2)	(2, 1)	(3, 0)
(0, 3)	$\frac{14}{15}$	$\frac{1}{15}$	0	0
(1, 2)	$\frac{4}{27}$	$\frac{7}{9}$	$\frac{2}{27}$	0
(2, 1)	0	$\frac{32}{135}$	$\frac{32}{45}$	$\frac{7}{135}$
(3, 0)	0	0	$\frac{4}{15}$	$\frac{11}{15}$

Väide 4.2. Olgu mingi muteerumisskeemi S korral Markovi ahel pööratav statsionaarse jaotusega kujul (3.2). See tähendab, et (3.2) rahuldab selle Markovi ahela detailse tasakaalu võrduseid. Lisades sellesse mudelisse üksikturniiri valiku loogika, on tulemuseks saadav Markovi ahel on pööratav ja selle statsionaarne jaotus on kujul:

$$P^*(n_1, \dots, n_K) = P(n_1, \dots, n_K) \cdot \frac{w_1^{n_1} \cdots w_K^{n_K}}{Z_n}, \quad (4.1)$$

kus Z_n on normeeriv konstant, mis garanteerib, et tõenäosuste summa on 1 ning $P(n_1, \dots, n_K)$ on jaotus (3.2).

Tõestus. Pööratavuse jaoks on vaja näidata, et piirjaotus rahuldab detailse tasakaalu võrrandeid. Detailse tasakaalu võrrandite kehtimisest järeldub ka, et piirjaotus on ahela statsionaarne jaotus.

Kui Markovi ahel on seisundis $(n_1, \dots, n_K)$, siis ühe sammuga on võimalik jõuda kas samasse seisundisse või seisundisse $(n_1, \dots, n_i + 1, \dots, n_j - 1, \dots, n_K)$. Sama seisundi korral kehtib detailse tasakaalu võrrand triviaalselt. Üleminekutõenäosus on:

$$P_{i,j}^*(n_1, \dots, n_K) = P_{i,j}(n_1, \dots, n_K) \cdot \frac{w_i}{w_i + w_j},$$

kus $P_{i,j}$ on muteerumisskeemile S vastav üleminekutõenäosus.

Vastupidise ülemineku tõenäosus on siis vastavalt:

$$P_{j,i}^*(n_1, \dots, n_i + 1, \dots, n_j - 1, \dots, n_K) = P_{j,i}(n_1, \dots, n_i + 1, \dots, n_j - 1, \dots, n_K) \cdot \frac{w_j}{w_i + w_j}.$$

Detailse tasakaalu võrrand on kujul:

$$\begin{aligned} & P(n_1, \dots, n_K) \cdot \frac{w_1^{n_1} \dots w_K^{n_K}}{Z_n} \cdot P_{i,j}(n_1, \dots, n_K) \cdot \frac{w_i}{w_i + w_j} = \\ & = P(n_1, \dots, n_i + 1, \dots, n_j - 1, \dots, n_K) \cdot \frac{w_1^{n_1} \dots w_i^{n_i+1} \dots w_j^{n_j-1} \dots w_K^{n_K}}{Z_n} \\ & \quad \cdot P_{j,i}(n_1, \dots, n_i + 1, \dots, n_j - 1, \dots, n_K) \cdot \frac{w_j}{w_i + w_j}. \end{aligned}$$

Lihtsustades jääb:

$$\begin{aligned} & P(n_1, \dots, n_K) \cdot P_{i,j}(n_1, \dots, n_K) \cdot \frac{w_1^{n_1} \dots w_i^{n_i+1} \dots w_K^{n_K}}{Z_n(w_i + w_j)} = \\ & = P(n_1, \dots, n_i + 1, \dots, n_j - 1, \dots, n_K) \cdot \\ & \quad \cdot P_{j,i}(n_1, \dots, n_i + 1, \dots, n_j - 1, \dots, n_K) \cdot \frac{w_1^{n_1} \dots w_i^{n_i+1} \dots w_K^{n_K}}{Z_n(w_i + w_j)}, \end{aligned}$$

millest on näha, et detailse tasakaalu võrrand kehtib.

□

Näide 4.2. Näitele 4.1 vastav statsionaarne jaotus on:

$$\pi = \left(\frac{1280}{2071}, \frac{576}{2071}, \frac{180}{2071}, \frac{35}{2071} \right).$$

Juhul kui üksikturniiri valiku puhul on elulemuse näitajad kõikidel genotüüpidel võrdsed

$$w_1 = \dots = w_K,$$

siis taandub statsionaarne jaotus kujule (3.2). Markovi ahela ülemineku-maatriks on veidi erinev, sest igal sammul on üleminekutõenäosus erinevasse seisundisse poole väiksem (kordaja $\frac{w_i}{w_i + w_j} = \frac{1}{2}$). Kui ühe genotüübi elulemuse näitaja on teistest oluliselt suurem ($w_1 \gg w_2 = \dots = w_K \approx 0$), siis statsionaarse jaotuse teguri $w_1^{n_1} \dots w_K^{n_K}$ põhjal teame, et seisundi $n_1 = n$ on elulemuste astendajad nullid ning $w_i^{n_i} = 1$ kui $i \neq 1$. Kui mingi $i \neq 1$ korral $n_i > 0$, siis tegur $w_i^{n_i} \approx 0$ ja seega kogu statsionaarse jaotuse korrutis on nullilähedane. Järelikult domineerib populatsioonis genotüüp 1.

4.2 Pöördvõrdelise elulemuse valik

Teine skeem loodusliku valiku jaoks võiks olla järgnev: üks indiviid populatsioonist paljuneb (võib ka muteeruda) ja sünnib i -ndat tüüpi indiviid. Seejärel on populatsioonis $n + 1$ indiviidi. Nüüd valitakse $n + 1$ indiviidi seast nende elulemuse pöördväärtustega proportsionaalselt juhuslikult üks indiviid surema. Kui see on i -nda genotüübi indiviid, siis ei ole populatsiooni kompositsioon muutunud ja mudelile vastav Markovi ahel jääb samasse seisundisse. Kui surema valitud indiviid on j -ndast genotüübist ($j \neq i$), siis on populatsioonis i -nda genotüübi arvukus ühe võrra suurenenud ja j -nda genotüübi arvukus ühe võrra vähenenud.

Väide 4.3. *Muteerumisskeemi (3.1) ja pöördvõrdelise elulemuse valiku puhul on üleminekutõenäosus:*

$$P_{i,j}(n_1, \dots, n_K) = \left(\frac{n_i}{n} (1 - u) + u_i \right) \cdot \frac{n_j w_j^{-1}}{\sum_k n_k w_k^{-1} + w_i^{-1}}$$

Tõestus. Tõenäosus, et sünnib i -nda genotüübi indiviid on summa tõenäosustest, et paljunemiseks valitakse i -nda genotüübi indiviid ja see ei muteeru ($\frac{n_i}{n} (1 - u)$) ja tõenäosusest, et sündiv indiviid muteerub tüübiks i (u_i). Pärast sündi on populatsioonis $n + 1$ indiviidi. Tõenäosus, et surema valitakse j -nda genotüübi indiviid, on proportsionaalne j -nda genotüübi elulemuse näitaja

pöördväärtusega, ehk $\frac{n_j w_j^{-1}}{\sum_k n_k w_k^{-1} + w_i^{-1}}$, kus nimetajas on kõigi populatsiooni indiviidide elulemuse näitajate pöördväärtuste summa (kaasa arvatud sündinud i -nda genotüübi indiviidi elulemuse näitaja pöördväärtus).

□

Näide 4.3. $n = 3$, $K = 2$, $u_1 = \frac{1}{5}$, $u_2 = \frac{2}{5}$, $w_1 = 5$, $w_2 = 10$ korral üleminekumatriks on:

	(0, 3)	(1, 2)	(2, 1)	(3, 0)
(0, 3)	$\frac{22}{25}$	$\frac{3}{25}$	0	0
(1, 2)	$\frac{4}{15}$	$\frac{28}{45}$	$\frac{1}{9}$	0
(2, 1)	0	$\frac{8}{45}$	$\frac{34}{45}$	$\frac{1}{15}$
(3, 0)	0	0	$\frac{12}{35}$	$\frac{23}{35}$

Väide 4.4. Olgu muteerumisskeemile S vastav Markovi ahel pööratav statsionaarse jaotusega (3.2). See tähendab, et (3.2) rahuldab selle Markovi ahela detailse tasakaalu võrduseid. Lisades sellesse mudelisse pöördvõrdelise elulemuse valiku on saadud Markovi ahel samuti pööratav statsionaarse jaotusega:

$$P^*(n_1, \dots, n_K) = P(n_1, \dots, n_K) \cdot w_1^{n_1} \cdots w_K^{n_K}.$$

Tõestus. Tõestuse jaoks piisab näidata detailse taskaalu võrrandite kehtivust. Olgu tingimustele vastav Markovi ahel seisundis $(n_1, \dots, n_K)$. Üleminekutõenäosus $P_{i,j}^*$ on:

$$P_{i,j}^*(n_1, \dots, n_K) = P_{i,j}(n_1, \dots, n_K) \cdot \frac{n w_j^{-1}}{\sum_k n_k w_k^{-1} + w_i^{-1}},$$

kus $P_{i,j}$ on muteerumisskeemile S vastav üleminekutõenäosus. Vastupidise ülemineku tõenäosus on:

$$P_{j,i}^*(n_1, \dots, n_i + 1, \dots, n_j - 1, \dots, n_K) = P_{j,i}(n_1, \dots, n_i + 1, \dots, n_j - 1, \dots, n_K) \cdot \frac{n w_i^{-1}}{\sum_k n_k w_k^{-1} + w_i^{-1}}.$$

Detailse tasakaalu võrrand on kujul:

$$P_{i,j}(n_1, \dots, n_K) \cdot \frac{n w_j^{-1}}{\sum_k n_k w_k^{-1} + w_i^{-1}} \cdot P(n_1, \dots, n_K) \cdot \frac{w_1^{n_1} \cdots w_K^{n_K}}{Z_n} =$$

$$\begin{aligned}
&= P_{j,i}(n_1, \dots, n_i + 1, \dots, n_j - 1, \dots, n_K) \cdot \frac{nw_i^{-1}}{\sum_k n_k w_k^{-1} + w_i^{-1}} \cdot \\
&\cdot P(n_1, \dots, n_i + 1, \dots, n_j - 1, \dots, n_K) \cdot \frac{w_1^{n_1} \dots w_i^{n_i+1} \dots w_j^{n_j-1} \dots w_K^{n_K}}{Z_n}
\end{aligned}$$

Lihtsustades

$$\begin{aligned}
&P_{i,j}(n_1, \dots, n_K) \cdot P(n_1, \dots, n_K) \cdot \frac{n \cdot w_1^{n_1} \dots w_j^{n_j-1} \dots w_K^{n_K}}{Z_n(\sum_k n_k w_k^{-1} + w_i^{-1})} = \\
&= P_{j,i}(n_1, \dots, n_i + 1, \dots, n_j - 1, \dots, n_K) \cdot \\
&\cdot P(n_1, \dots, n_i + 1, \dots, n_j - 1, \dots, n_K) \cdot \frac{n \cdot w_1^{n_1} \dots w_j^{n_j-1} \dots w_K^{n_K}}{Z_n(\sum_k n_k w_k^{-1} + w_i^{-1})}
\end{aligned}$$

on näha, et detailse tasakaalu võrrand on tõepoolest rahuldatud.

□

Näide 4.4. Kuna pöördvõrdelise valiku puhul on statsionaarne jaotus sama, mis üksikturniiri valiku korral, siis näitele (4.3) vastav statsionaarne jaotus on samuti:

$$\pi = \left(\frac{1280}{2071}, \frac{576}{2071}, \frac{180}{2071}, \frac{35}{2071} \right).$$

4.3 Pöörvõrdelise elulemuse valik teistpidi

Olgu nüüd mudel järgmine: kõigepealt sureb üks indiviid eelmises alapeatükis kirjeldatud valikuskeemi järgi. Seejärel on populatsioonis $n - 1$ indiviidi. Nüüd valitakse juhuslikult üks indiviid allesjäänutest paljunema ja sündiv indiviid võib ka muteeruda.

Väide 4.5. Muteerumisskeemile (3.1) ja teistpidi pöördvõrdelise elulemuse valiku mudelile vastava Markovi ahela üleminekutõenäosus $P_{i,j}(n_1, \dots, n_K)$ on:

$$\frac{n_j w_j^{-1}}{\sum_k \frac{n_k}{w_k}} \cdot \left(\frac{n_i}{n-1} (1-u) + u_i \right)$$

.

Tõestus. Kõigepealt on populatsioonis n indiviidi, kelle seast valitakse pöördvõrdelise elulemuse valiku abil surema üks indiviid. Tõenäosus, et selleks on j tüüpi indiviid, on:

$$\frac{n_j w_j^{-1}}{\sum_k n_k w_k^{-1}}.$$

Seejärel on populatsioonis $n - 1$ indiviidi, kelle seast tõenäosus, et sünnib i -nda genotüübi indiviid on summa tõenäosusest, et paljuneb i -nda genotüübi indiviid ja ei muteeru ($\frac{n_i}{n-1}(1-u)$) ning et sündiv indiviid muteerub tüübiks i (u_i). Kuna surija ja sündija valitakse sõltumatult, siis ongi kirjeldatud ülemineku tõenäosus:

$$P_{i,j}(n_1, \dots, n_K) = \frac{n_j w_j^{-1}}{\sum_k \frac{n_k}{w_k}} \cdot \left(\frac{n_i}{n-1}(1-u) + u_i \right)$$

□

Näide 4.5. $n = 3$, $K = 2$, $u_1 = \frac{1}{5}$, $u_2 = \frac{2}{5}$, $w_1 = 5$, $w_2 = 10$ korral üleminekumaatriks on:

	(0, 3)	(1, 2)	(2, 1)	(3, 0)
(0, 3)	$\frac{4}{5}$	$\frac{1}{5}$	0	0
(1, 2)	$\frac{2}{5}$	$\frac{2}{5}$	$\frac{1}{5}$	0
(2, 1)	0	$\frac{12}{25}$	$\frac{2}{5}$	$\frac{3}{25}$
(3, 0)	0	0	$\frac{2}{5}$	$\frac{3}{5}$

Teistpidi pöördvõrdelise elulemuse valikuga mudeli puhul ei ole (3.2) enam statsionaarne jaotus.

Väide 4.6. Võttes aluseks mutatsiooniskeemi (3.1), siis lisades mudelisse teistpidi pöördvõrdelise elulemuse valiku on vastav Markovi ahel pööratav ning selle statsionaarne jaotus on:

$$P(n_1, \dots, n_K) = \frac{1}{Z_n} \frac{n!}{n_1! \cdots n_K!} \frac{(\beta_1)_{n_1} \cdots (\beta_K)_{n_K}}{(|\beta|)_n} w_1^{n_1} \cdots w_K^{n_K} \cdot \left(\sum_k n_k w_k^{-1} \right),$$

kus $\beta_i = \frac{(n-1)u_i}{1-u}$, $|\beta| = \frac{(n-1)u}{1-u}$ ja $(\beta_i)_{n_i} = \beta_i \cdot (\beta_i + 1) \cdots (\beta_i + n_i - 1)$.

Tõestus. Tõestuse jaoks piisab näidata, et kehtivad detailse tasakaalu võrrandid, ehk et

$$\begin{aligned} & P_{i,j}(n_1, \dots, n_K) \cdot P(n_1, \dots, n_K) = \\ & = P_{j,i}(n_1, \dots, n_i + 1, \dots, n_j - 1, \dots, n_K) \cdot P(n_1, \dots, n_i + 1, \dots, n_j - 1, \dots, n_K). \end{aligned}$$

Võrrandi vasak pool on kujul:

$$\begin{aligned} & \frac{n_j w_j^{-1}}{\sum_k \frac{n_k}{w_k}} \cdot \left(\frac{n_i}{n-1} (1-u) + u_i \right) \cdot \frac{1}{Z_n} \frac{n!}{n_1! \dots n_K!} \frac{(\beta_1)_{n_1} \dots (\beta_K)_{n_K}}{(|\beta|)_n} \cdot \\ & \cdot w_1^{n_1} \dots w_K^{n_K} \cdot \left(\sum_k n_k w_k^{-1} \right), \end{aligned}$$

mis lihtsustub kujule

$$\begin{aligned} & \left(\frac{n_i}{n-1} (1-u) + u_i \right) \cdot \frac{1}{Z_n} \frac{n!}{n_1! \dots (n_j-1)! \dots n_K!} \frac{(\beta_1)_{n_1} \dots (\beta_K)_{n_K}}{(|\beta|)_n} \cdot \\ & \cdot w_1^{n_1} \dots w_j^{n_j-1} \dots w_K^{n_K} \end{aligned}$$

Tähistades

$$\begin{aligned} A &= \frac{1}{Z_n} \frac{n!}{n_1! \dots (n_j-1)! \dots n_K!} \frac{(\beta_1)_{n_1} \dots (\beta_j)_{n_j-1} \dots (\beta_K)_{n_K}}{(|\beta|)_n} \cdot \\ & \cdot w_1^{n_1} \dots w_j^{n_j-1} \dots w_K^{n_K}, \end{aligned}$$

on detailse tasakaalu võrrandi vasak pool

$$\begin{aligned} & A \left(\frac{n_i}{n-1} (1-u) + u_i \right) (\beta_j + n_j - 1) = \\ & = A \frac{n_i - n_i u + u_i n - u_i}{n-1} \frac{n u_j - u_j + n_j - n_j u - 1 + u}{1-u}. \end{aligned}$$

Võrrandi parem pool on kujul:

$$\begin{aligned} & \frac{(n_i+1)w_i^{-1}}{\sum_k n_k w_k^{-1} + w_i^{-1} - w_j^{-1}} \cdot \left(\frac{n_j-1}{n-1} (1-u) + u_j \right) \cdot \frac{1}{Z_n} \cdot \\ & \cdot \frac{n!}{n_1! \dots (n_i+1)! \dots (n_j-1)! \dots n_K!} \cdot \\ & \cdot \frac{(\beta_1)_{n_1} \dots (\beta_i)_{n_i+1} \dots (\beta_j)_{n_j-1} \dots (\beta_K)_{n_K}}{(|\beta|)_n}. \end{aligned}$$

$$\cdot w_1^{n_1} \cdots w_i^{n_i+1} \cdots w_j^{n_j-1} \cdots w_K^{n_K} \cdot (\sum_k n_k w_k^{-1} + w_i^{-1} - w_j^{-1}),$$

mis lihtsustub kujule

$$\begin{aligned} & A\left(\frac{n_j-1}{n-1}(1-u) + u_j\right)(\beta_i + n_i) = \\ & = A \frac{n_n - n_j u - 1 + u + u_j n - u_j}{n-1} \frac{n u_i - u_i + n_i - u n_i}{1-u}. \end{aligned}$$

Seega on võrrandi vasak ja parem pool võrdsed, ehk detailse tasakaalu võrrand kehtib.

□

Näide 4.6. Näitele 4.5 vastav statsionaarne jaotus on

$$\pi = \left(\frac{48}{85}, \frac{24}{85}, \frac{10}{85}, \frac{3}{85}\right)$$

Võrreldavuseks näite (4.4) statsionaarse jaotusega, näitele 4.5 vastav statsionaarne jaotus kümnendmurdudena ümardatud kolme komakohani on:

$$\pi = (0.565, 0.282, 0.118, 0.035).$$

Näite (4.4) statsionaarne jaotus kümnendmurdudena ümardatud kolme komakohani on:

$$\pi^* = (0.618, 0.278, 0.087, 0.017).$$

Kasutatud kirjandus

- [1] Warren J. Ewens. *Mathematical Population Genetics*. Springer, 2004.
- [2] Meelis Käärik, Kalev Pärna. *Juhuslikud protsessid*. (Loengukonspekt). 2022.
- [3] Geoffrey Grimmett, Davis Stirzaker. *Probability and Random Processes*. Third edition. Oxford University Press, 2001.
- [4] Jüri Lember and Chris Watkins. *An evolutionary model that satisfies detailed balance*. 2019. DOI: [10.48550/ARXIV.1902.10834](https://doi.org/10.48550/ARXIV.1902.10834).

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Reijo Sepp,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose

„Moran tüüpi evolutsioonimudelid”,

mille juhendaja on prof. Jüri Lember, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 3.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Reijo Sepp

10.05.2022