

## НЕПОДВИЖНОЙ ТОЧКЕ КВАДРАТИЧНЫЕ СТОХАСТИЧЕСКИЕ ОПЕРАТОРЫ НА ДЕКАРТОВО ПРОИЗВЕДЕНИЕ $S^1 * S^1$ .

**Х. Ж. Мейлиев**

(КарГУ).

**М.М. Гуломова**

(КарЭИИ)

### АННОТАЦИЯ

*В настоящей работе рассматриваются траектории квадратичные стохастические операторы при менделеевском типе наследования двуполой популяции на одно мерном симплексе.*

**Ключевые слова:** Теория, методов, симплекса.

### ABSTRACT

*In this paper, we consider trajectories of quadratic stochastic operators under the Mendeleev type of inheritance of a bisexual population on a one-dimensional simplex.*

**Keywords:** Theory, methods, simplex.

### ВВЕДЕНИЕ

Понятие квадратичного стохастического оператора, в первый раз было дано в работе С.Н. Бернштейна [1], посвященной решению одной математической проблемы, связанной с теорией наследственности. Квадратичные операторы как объект исследования появились на рубеже тридцатых годов в работах Улама [2], где была поставлена задача изучения поведения траекторий квадратичных операторов. Невозможность создания достаточно развитых аналитических методов в силу сложных и громоздких рекуррентных соотношений при изучении траекторий и необходимость проведения очень большого числа вычислений при изучении конкретных квадратичных операторов не стимулировали интерес к этой задаче. Создание ЭВМ в сороковых годах возродило интерес к проблеме изучения поведения траекторий квадратичных операторов. Улам и его сотрудники провели вычисления на ЭВМ для достаточно большого числа квадратичных операторов.

### ОБСУЖДЕНИЕ И РЕЗУЛЬТАТЫ

Квадратичные стохастические операторы появляются в весьма различных областях математики и ее приложений: теории вероятностей, теории

дифференциальных уравнений, теории динамических систем, математической биологии и других.

Теория квадратичных стохастических операторов развивалась в течение более 85 лет и было опубликовано много работ.

Квадратичный стохастический оператор (КСО) свободой популяции имеет следующий смысл:

Рассмотрим некоторую биологическую популяцию, т.е. замкнутое относительно размножения сообщество организмов. Предположим, что каждая особь, входящая в популяцию, принадлежит некоторой единственной из  $n$  разновидностей  $1, 2, 3, \dots, n$ . Шкала разновидностей (признаков, фенотипов, генотипов) должна быть такой, чтобы разновидности родителей  $i$  и  $j$  однозначно определяли вероятность каждой разновидности  $k$  для непосредственного потомка первого поколения. Обозначим эту вероятность («Коэффициент наследованности») через  $P_{ij,k}$ . Очевидно что в этом случае выполнены условия:

$$P_{ij,k} \geq 0, \sum_{k=1}^n P_{ij,k} = 1, \text{ для всех } i, j, k$$

Предположим, что популяция настолько велика, что можно пренебречь флуктуациями частот. Тогда ее состояния можно описывать набором  $x = (x_1, x_2, x_3, \dots, x_n)$  вероятностей разновидностей. т.е.  $x_i$  есть доля разновидности  $i$  в популяции.

При так называемой панмиксии или случайном скрещивании при фиксированном состоянии  $x = (x_1, x_2, x_3, \dots, x_n)$  родительские пары  $i$  и  $j$  образуются с вероятностью  $x_i x_j$  и, следовательно,

$$x'_k = \sum_{i,j=1}^n P_{ij,k} x_i x_j \quad (1)$$

будет полной вероятностью к среди непосредственных потомков.

$$\text{Множество } S^{n-1} = \{x = (x_1, x_2, \dots, x_n) : x_i \geq 0, \quad i=1, 2, \dots, n, \quad \sum_{i=1}^n x_i = 1\} \quad (2)$$

называется  $n-1$ -мерным симплексом и, так как  $\sum_{k=1}^n x'_k = 1$  и  $x'_k \geq 0$ , то отображение (2) называется квадратичным стохастическим оператором, переводит симплекс  $S^{n-1}$  в себя.

где  $P_{ij,k}$ -коэффициент наследованности удовлетворяют условия:

$$P_{ij,k} \geq 0, \quad \sum_{k=1}^n P_{ij,k} = 1, \quad i,j,k. \quad (3)$$

Среди математических моделей генетики важную роль играют модели, порожденные квадратичными операторами.

Траектория  $\{(x^{(t)})\}_{t=0}^{\infty}$ ,  $t = 1, 2, \dots$  для  $x^{(0)} \in S^{n-1}$  под действием КСО (2) определяется следующим образом:

$$x^{(n+1)} = V(x^{(n)}), n = 0, 1, 2, \dots$$

Одна из основных задач для данного оператора в математической биологии состоит в изучении асимптотического оведения траекторий. Это проблема была полностью решена для вольтеровских КСО которые определяются равенствами (1), (3) и дополнительным предположением

$$P_{ij,k} = 0, \text{ если } k \notin \{i, j\} \quad (4)$$

В настоящей работе мы рассматриваем квадратичные стохастический операторы двуполой популяции на одно мерным симплексе.

**Определения.** Пусть  $F = \{F_1, F_2, F_3 \dots, F_n\}$  – множество женского типа,  $M = \{M_1, M_2, M_3 \dots, M_v\}$  – множество мужских типа. Состоянием популяции называется пара распределений вероятностей

$x = \{x_1, x_2, x_3 \dots, x_n\}$  – и  $y = \{y_1, y_2, y_3 \dots, y_v\}$  – на множествах соответственно F и M.

$$x_i \geq 0 \quad \sum_{i=1}^n x_i = 1 \quad (5)$$

$$y_i \geq 0 \quad \sum_{i=1}^v y_i = 1$$

Пространством состояний данной популяции является  $S^{n-1} \times S^{v-1}$  декартово произведение (n-1) мерного симплекса  $S^{n-1}$  на (v-1) мерной симплекс  $S^{v-1}$ .

Дифференциация популяции называется наследственной, если при любом состоянии (x,y) в поколении G однозначно определено состояние (x',y'), возникающее в следующем поколении G' путем скрещиваний и отбора.

Отображение  $W: S^{n-1} \times S^{v-1} \rightarrow S^{n-1} \times S^{v-1}$  отображающие (n-1)\* (v-1) мерной декартово произведение на себя определяемое равенством

$$(x', y') = W(x, y), (x, y) \in S^{n-1} \times S^{v-1} \quad (6)$$

называется эволюционным оператором. В координатах оно превращается в систему равенств

$$\begin{aligned} x'_i &= f_i(x_1, x_2, x_3, \dots, x_n, y_1, y_2, y_3, \dots, y_v), \\ 1 &\leq i \leq n, \\ (7) \\ y'_k &= g_k(x_1, x_2, x_3, \dots, x_n, y_1, y_2, y_3, \dots, y_v), \\ 1 &\leq k \leq v, \end{aligned}$$

которые также называются эволюционными. Отображение (7) при любом начальном состоянии  $(x^0, y^0)$  однозначно определяет траекторию

$$\begin{aligned} \{(x^{(t)}, y^{(t)})\}_{t=0}^{\infty} : (x^{(t+1)}, y^{(t+1)}) = \\ W((x^{(t)}, y^{(t)})) = W^{(t+1)}((x^{(0)}, y^{(0)})), \quad t = 1, 2, \dots \end{aligned} \quad (8)$$

Множество предельных точек траектории, начинающейся в точке  $(x^0, y^0)$ , называется ее предельным множеством и обозначается через  $\omega(x^0, y^0)$ .

Выведем эволюционные уравнения двуполой популяции. Исходными данными для этого являются коэффициенты наследственности  $P_{ik,j}^{(f)}, P_{ik,j}^{(m)}$ . Величина  $P_{ik,j}^{(f)}$  определяется как вероятность рождения потомка женского типа  $F_j$ ,  $1 \leq j \leq n$ , у матери типа  $F_j$ ,  $1 \leq j \leq n$ , и отца типа  $M_k$ ,  $1 \leq k \leq v$ . Аналогично определяется  $P_{ik,j}^{(m)}$ ,  $1 \leq i \leq n, 1 \leq k \leq v$  очевидно,

$$P_{ik,j}^{(f)} \geq 0, \quad \sum_{j=1}^n P_{ik,j}^{(f)} = 1 \quad P_{ik,j}^{(m)} \geq 0, \quad \sum_{j=1}^n P_{ik,j}^{(m)} = 1 \quad (9)$$

коэффициенты наследственности суммарно учитывает, например, такие факторы, как рекомбинационный процесс, отбор гамет, мутации, дифференциальная рождаемость.

Пусть  $(x, y)$ -состояние в поколении  $G$ .  $(x', y')$ - возникающее в следующем поколении  $G'$  в момент его содержания вероятности типов находятся по формуле полной вероятности:

$$W: \begin{cases} x'_j = \sum_{i,k=1}^{n,v} P_{ik,j}^{(f)} x_i y_k, 1 \leq j \leq n, \\ y'_l = \sum_{i,k=1}^{n,v} P_{ik,l}^{(m)} x_i y_k, 1 \leq l \leq v, \end{cases} \quad (10)$$

Квадратичный стохастический оператор называется менделеевским, если правила наследования, определенные этим оператором, удовлетворяют законам Менделя [8], т.е. траектории квадратичный стохастический операторы стабилизуется со второго шага.

Пусть  $n=v=2$ . Приведём некоторые модели, описываемые квадратичными стохастическими операторами.

1. В модели наследственной передачи, предложенной Элстоном и Стьюартом в 1971 году [8], передача признака от родителей к потомству описывается тремя показателями вероятности этой передачи:

$P_{AA,A}^{(f)}$  - от женского типа родителя с генотипом  $AA$  ребёнку передаётся аллель  $A$ ,  $P_{aA,A}^{(f)}$  - от женского типа родителя с генотипом  $aA$  ребёнку передаётся аллель  $A$ ,  $P_{Aa,A}^{(f)}$  - от женского типа родителя с генотипом  $Aa$  ребёнку передаётся аллель  $A$ ,  $P_{AA,a}^{(f)}$  - от женского типа родителя с генотипом  $AA$  ребёнку передаётся аллель  $A$  и тогда  $P_{...a}^{(f)} = 1 - P_{...A}^{(f)}$ .

Пусть  $x_1 y_1$ ,  $x_1 y_2$ ,  $x_2 y_1$  и  $x_2 y_2$  частоты генотипов  $AA$ ,  $Aa$ ,  $aA$  и  $aa$  соответственно. Тогда квадратичный стохастический оператор определяет, как изменяются частоты генотипов от поколения к поколению по формуле (10):

Обозначим для краткости генотипы  $AA$ ,  $Aa$ ,  $aA$  и  $aa$  через 11, 12, 21, и 22 соответственно.

$$W: \begin{cases} x'_j = \sum_{i,k=1}^2 P_{ik,j}^{(f)} x_i y_k, 1 \leq j \leq n, \\ y'_l = \sum_{i,k=1}^2 P_{ik,l}^{(m)} x_i y_k, 1 \leq l \leq v, \end{cases} \quad (11)$$

Или по ушрению

$$W: \begin{cases} x'_1 = P_{11,1}^{(f)}x_1y_1 + P_{12,1}^{(f)}x_1y_2 + P_{21,1}^{(f)}x_2y_1 + P_{22,1}^{(f)}x_2y_2, \\ x'_2 = P_{11,2}^{(f)}x_1y_1 + P_{12,2}^{(f)}x_1y_2 + P_{21,2}^{(f)}x_2y_1 + P_{22,2}^{(f)}x_2y_2, \\ y'_1 = P_{11,1}^{(m)}x_1y_1 + P_{12,1}^{(m)}x_1y_2 + P_{21,1}^{(m)}x_2y_1 + P_{22,1}^{(m)}x_2y_2, \\ y'_2 = P_{11,2}^{(m)}x_1y_1 + P_{12,2}^{(m)}x_1y_2 + P_{21,2}^{(m)}x_2y_1 + P_{22,2}^{(m)}x_2y_2, \end{cases} \quad (12)$$

В соответствии с гипотезой о менделеевском типе наследования вероятности определены следующим образом:

$$\begin{aligned} P_{11,1}^{(f)} &= 1 & P_{12,1}^{(f)} &= 1 & P_{21,1}^{(f)} &= 0 & P_{22,1}^{(f)} &= 0 \\ P_{11,2}^{(f)} &= 0 & P_{12,2}^{(f)} &= 0 & P_{21,2}^{(f)} &= 1 & P_{22,2}^{(f)} &= 1 \\ P_{11,1}^{(m)} &= 1 & P_{12,1}^{(m)} &= 0 & P_{21,1}^{(m)} &= 1 & P_{22,1}^{(m)} &= 0 \\ P_{11,2}^{(m)} &= 0 & P_{12,2}^{(m)} &= 1 & P_{21,2}^{(m)} &= 0 & P_{22,2}^{(m)} &= 1 \end{aligned} \quad (13)$$

Подставляя величины (13) в (12), получим

$$W: \begin{cases} x'_1 = x_1y_1 + x_1y_2, \\ x'_2 = x_2y_1 + x_2y_2, \\ y'_1 = x_1y_1 + x_2y_1, \\ y'_2 = x_1y_2 + x_2y_2, \end{cases}$$

Или отсюда, т.к.  $x_1 + x_2 = 1, y_1 + y_2 = 1$  окончательно имеем

$$W: \begin{cases} x'_1 = x_1 \\ x'_2 = x_2 \\ y'_1 = y_1, \\ y'_2 = y_2, \end{cases} \quad (14)$$

Т.е. частоты генотипов неизменяются от поколения к поколению, что составляет первое утверждение в законе Харди-Вайнберга.

**Теорема 1.** Закон Харди-Вайнберга не изменяются от поколения к поколению справедлив только при менделеевском типе наследования.

**Доказательство.** Введём следующие обозначения:

$$\begin{aligned} P_{AA,A}^{(f)} &= a, P_{Aa,A}^{(f)} = b, P_{aA,A}^{(f)} = c, P_{aa,A}^{(f)} = d \\ P_{AA,A}^{(m)} &= a_1, P_{Aa,A}^{(m)} = b_1, P_{aA,A}^{(m)} = c_1, P_{aa,A}^{(m)} = d_1 \end{aligned} \quad , \quad \text{тогда Харди-Вайнберга}$$

записывается следующим образом:

$$\begin{cases} x = axy + bx(1-y) + c(1-x)y + d(1-x)(1-y) \\ y = a_1xy + b_1x(1-y) + c_1(1-x)y + d_1(1-x)(1-y) \end{cases}$$

$$\text{Или } \begin{cases} x = (a - b - c + d)xy + (b - d)x + (c - d)y + d \\ y = (a_1 - b_1 - c_1 + d_1)xy + (b_1 - d_1)x + (c_1 - d_1)y + d_1 \end{cases}$$

$$\begin{cases} a - b - c + d = 0 \\ b - d = 0 \\ c - d = 1 \\ d = 0 \end{cases} \quad \begin{cases} a_1 - b_1 - c_1 + d_1 = 0 \\ b_1 - d_1 = 0 \\ c_1 - d_1 = 1 \\ d_1 = 0 \end{cases}$$

Решив эту системы, получим  $a=1, b=1, c=0, d=0, a_1=1, b_1=0, c_1=1, d_1=0$ , откуда и следует утверждение теорема.

2. При менделеевском типе наследования квадратичный стохастической операторы  $\{P_{ij,k}^{(f)}\}_{i,j,k=1}^2, \{P_{ij,k}^{(m)}\}_{i,j,k=1}^2$  определяется следующим образом:

$$\begin{aligned} P_{11,1}^{(f)} &= 1 & P_{12,1}^{(f)} &= 1/2 & P_{21,1}^{(f)} &= 1/2 & P_{22,1}^{(f)} &= 0 \\ P_{11,2}^{(f)} &= 0 & P_{12,2}^{(f)} &= 1/2 & P_{21,2}^{(f)} &= 1/2 & P_{22,2}^{(f)} &= 1 \\ P_{11,1}^{(m)} &= 1 & P_{12,1}^{(m)} &= 1/2 & P_{21,1}^{(m)} &= 1/2 & P_{22,1}^{(m)} &= 0 \\ P_{11,2}^{(m)} &= 0 & P_{12,2}^{(m)} &= 1/2 & P_{21,2}^{(m)} &= 1/2 & P_{22,2}^{(m)} &= 1 \end{aligned} \quad (15)$$

Частоты генотипов от поколения к поколению изменяются найдипо формуле (12). Подставляя в (12) выше указанные вероятности, получим

$$W: \begin{cases} x'_1 = x_1 y_1 + \frac{1}{2} x_1 y_2 + \frac{1}{2} x_2 y_1, \\ x'_2 = \frac{1}{2} x_1 y_2 + \frac{1}{2} x_2 y_1 + x_2 y_2, \\ y'_1 = x_1 y_1 + \frac{1}{2} x_1 y_2 + \frac{1}{2} x_2 y_1, \\ y'_2 = \frac{1}{2} x_1 y_2 + \frac{1}{2} x_2 y_1 + x_2 y_2, \end{cases}$$

Или

ОКОНЧАТЕЛЬНО

$$W: \begin{cases} x'_1 = \frac{1}{2} (x_1 + y_1), \\ x'_2 = \frac{1}{2} (x_2 + y_2), \\ y'_1 = \frac{1}{2} (x_1 + y_1), \\ y'_2 = \frac{1}{2} (x_2 + y_2), \end{cases} \quad (16)$$

Чтобы определить частоты генотипов в следующем поколении, в (16) необходимо подставить  $x'_1, x'_2, y'_1$  и  $y'_2$  т.т. в место  $x_1, x_2, y_1$  и  $y_2$  соответственно, т. е. получим уравнения

$$W: \begin{cases} x''_1 = \frac{1}{2}(x'_1 + y'_1), \\ x''_2 = \frac{1}{2}(x'_2 + y'_2), \\ y''_1 = \frac{1}{2}(x'_1 + y'_1), \\ y''_2 = \frac{1}{2}(x'_2 + y'_2), \end{cases} \quad (17)$$

Или, подставляя в (17) выражения (16), окончательно имеем

$$W: \begin{cases} x''_1 = \frac{1}{2}(x_1 + y_1), \\ x''_2 = \frac{1}{2}(x_2 + y_2), \\ y''_1 = \frac{1}{2}(x_1 + y_1), \\ y''_2 = \frac{1}{2}(x_2 + y_2), \end{cases} \quad (18)$$

откуда следует, что частоты генотипов во всех последующих поколениях будут такими же, как в первом поколении. Сформулируем это свойство в виде следующего теорема.

**Теорема 2.** Устойчивая (стабильная) частота генотипов достигается за одно поколение.

Это теорема есть третья утверждение закона Харди-Вайнберга, правда, чуть в общем виде.

Из (16) видно что прообраз  $((1;0),(0;1))$  и  $((0;1),(1;0))$  пуст, откуда следует, что оператор не является сюръективным отображением.

## REFERENCES

1. Бернштейн С.Н. Решение одной математической проблемы, связанной с теорией наследственности. Уч. Зап. Н.И. квфедр. Украины, отд.матем.,1924,вып.1с 83-115.,
2. Ганиходжаев Р.Н. Квадратичные стохастические операторы, функция Ляпунова и турнира//Мат.Сб.-1992.-83,№8.-С.119-140.



3. Ганиходжаев Р.Н. Карта неподвижных точек функции Ляпунова для одного класса дискретных динамических систем//Мат. Заметки.-1994.-56.-С.1125-1131.
4. Ганиходжаев Н.Н.,Мейлиев Х.Ж. Об одной конструкции квадратичных операторов.//ДАН РУз, 1997.
5. LyubichYa.I. Mathematical structures in populationgenettes//Biomathematics - 1992. 22//.
6. У.А.Розиков, У.У. Жамилов. Вольтерровские квадратичные стохастические операторы двуполой популяции.//Укр.мат.жур.,2001.м 63.№7//
7. Розиков У.А.Жамилов У.У.О динамике строго невольтеровских квадратичных стохастических операторов на двумерном симплексе.//Мат.сб.- 2009.-200,№9.-с.81-94.
8. Генетика и наследственность.//Сб.статей. М.,1987.300 с.