

# Modelos matemáticos en genética de poblaciones

TRABAJO FIN DE GRADO

Curso 2021/2022



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE  
MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS MATEMÁTICAS

GRADO EN MATEMÁTICAS

**Nombre de la estudiante:** Lucía Benito Barca

**Nombre de la tutora:** Ana Carpio Rodríguez

Madrid, 30 de junio de 2022

## Resumen

En este trabajo, se estudia matemáticamente el comportamiento en función del tiempo de una frecuencia alélica en individuos diploides de una población de tamaño fijo y finito, con generaciones no superpuestas y bajo la única influencia de la deriva genética aleatoria. Para ello, se sigue el artículo de referencia [13]. En primer lugar, se plantea el modelo probabilístico de Wright-Fisher y, a partir de las características del modelo, se deriva una aproximación de difusión con la ecuación en derivadas parciales de Fokker-Planck. A continuación, se resuelve dicha ecuación estudiando existencia y unicidad de una nueva solución propuesta en dicho artículo. Finalmente, esta nueva solución permite analizar algunas propiedades del modelo inicial de una forma más sencilla que en el trabajo anteriormente desarrollado por Kimura en [6].

### **PALABRAS CLAVE:**

Ecuación de Fokker-Planck – · – Frecuencia alélica – · – Modelo de Wright-Fisher.

## Abstract

In this project, the behaviour of an allele frequency through time at diploid individuals in a finite population of fixed size, with non-overlapping generations and under the sole influence of the random genetic drift is studied mathematically. For this purpose, reference article [13] is followed. Firstly, the probabilistic Wright-Fisher model is set out and, a diffusion approximation with the Fokker-Planck partial differential equation is derived from the characteristics of the model. Then, this equation is solved by studying existence and uniqueness of a new solution proposed in that article. Finally, this new solution allows analyzing some properties of the initial model more simply than in the work developed by Kimura in [6].

### **KEYWORDS:**

Allele frequency – · – Fokker-Planck equation – · – Wright-Fisher model.

# Índice

<b>1. Introducción</b>	<b>1</b>
<b>2. Planteamiento del problema</b>	<b>2</b>
2.1. El modelo de Wright-Fisher . . . . .	2
2.2. Propiedades relevantes del modelo . . . . .	3
2.3. La ecuación de Fokker-Planck . . . . .	8
<b>3. Existencia y unicidad de soluciones</b>	<b>14</b>
3.1. Resultados auxiliares . . . . .	14
3.2. Construcción de la solución . . . . .	18
<b>4. Propiedades del proceso</b>	<b>29</b>
4.1. Los momentos de orden $n$ centrados en el origen . . . . .	29
4.2. Tiempo de absorción . . . . .	31
4.3. Probabilidad de fijación y probabilidad de coexistencia . . . . .	34
4.4. Heterocigosidad . . . . .	36
<b>5. Conclusiones</b>	<b>37</b>
<b>Apéndice A</b>	<b>39</b>
<b>Referencias</b>	<b>40</b>

# 1. Introducción

El objetivo de este trabajo es analizar desde un punto de vista matemático cómo afecta a una población la deriva genética. Para entender mejor el contexto biológico de este estudio es conveniente, en primer lugar, introducir algunos términos relacionados con la Genética.

La Genética es la parte de la biología que estudia los genes y los mecanismos que regulan la transmisión de los caracteres hereditarios. De hecho, un gen es un fragmento de un cromosoma que guarda la información relativa a uno de estos caracteres hereditarios. Cada gen posee distintas formas alternativas de presentarse, a las cuales se las denomina alelos, y ocupan un lugar determinado en el cromosoma: locus. Un individuo, si es diploide, presenta dos juegos de cromosomas en el núcleo de sus células, por lo que hereda dos alelos por cada gen. Esta herencia esta sujeta, entre otras cosas, a la deriva genética, la cual se trata de la fuerza evolutiva que actúa, junto a la selección natural, cambiando las frecuencias alélicas de las especies en el tiempo. Esto lleva a un efecto estocástico que es consecuencia del muestreo aleatorio en la reproducción y de la pérdida de unos alelos por azar y no por selección natural.

El modelo más básico e importante para la distribución de los alelos en una población es el modelo de Wright-Fisher para la deriva genética, desarrollado implícitamente en 1922 por Fisher en [3] y explícitamente en 1931 por Wright en [14]. Aquí, se tratará la versión más simple de este modelo, la cual se centra en la evolución de las frecuencias relativas de dos alelos en un único locus diploide en una población finita de tamaño fijo con generaciones no superpuestas bajo la única fuerza de la deriva genética aleatoria, sin ninguna otra influencia como, por ejemplo, las mutaciones. Sin embargo, el modelo puede ser generalizado a múltiples alelos, varios locus, con mutaciones, selección, migración, etc., como se puede ver en el libro de referencia [2].

Para el caso de dos alelos, por primera vez en 1955, Kimura ([6]) logra encontrar una solución exacta para el proceso de difusión aproximado para las densidades de las frecuencias de los alelos descritas por una ecuación de Fokker-Planck y deducir las propiedades del proceso estocástico resultante a partir de dicha solución. Tras ello, siguió trabajando en el caso de varios alelos, como puede verse en [5] y [4]. Su solución, sin embargo, no refleja las transiciones que tienen como resultado la pérdida irreversible de uno de los alelos presentes inicialmente en la población. En consecuencia, deducir las propiedades del proceso a partir de su solución es mucho más complejo.

Por ello, este trabajo tiene como objetivo, por un lado, el estudio y entendimiento de una nueva solución del proceso de difusión, la cual fue planteada en el artículo [13]: “*An introduction to the mathematical structure of the Wright-Fisher model of population genetics*” y, por otro lado, analizar las mejoras que esta solución ofrece respecto a la planteada por Kimura.

De este modo, el guión que sigue este estudio es muy similar al del trabajo de

Kimura, aunque seguirá las ideas llevadas a cabo en [13]. Así, en primer lugar, se planteará el modelo de Wright-Fisher y se extraerán de él todas sus características. A partir de estas características, se planteará un problema de aproximación con la ecuación de tipo Fokker-Planck de la cual se estudiará existencia y unicidad de solución. Finalmente, se calcularán las probabilidades de ocurrencia de algunas propiedades del proceso estocástico subyacente a partir de la nueva solución.

## 2. Planteamiento del problema

Esta primera sección tiene como objetivo transformar las condiciones del contexto biológico en un problema matemático, el cual se resolverá durante la siguiente sección, con el fin de extraer información sobre el proceso biológico.

Para ello, se planteará el modelo de Wright-Fisher, del cual se demostrarán algunas propiedades relevantes y, finalmente, se explicará la obtención de la ecuación de Fokker-Planck derivada de dichas propiedades. Todo ello siguiendo los resultados y guión de desarrollo de [13].

### 2.1. El modelo de Wright-Fisher

Se considera una población diploide de tamaño  $N$  en la cual, para cada individuo, en un locus dado, puede haber cualquiera de los dos alelos  $A_1$  o  $A_2$ . Así, un individuo de esta población puede ser, en el locus en cuestión, un homocigoto de tipo  $A_1A_1$  o de tipo  $A_2A_2$  o un heterocigoto de tipo  $A_1A_2$  o  $A_2A_1$  (aunque estos dos últimos tipos se considerarán como uno solo). La población se reproduce en pasos de tiempo discreto, de forma que para cada individuo en la generación  $n + 1$  se escogen aleatoriamente dos padres de la generación  $n$ , heredando un alelo de cada uno de ellos. Así, los alelos de la generación  $n + 1$  se escogen mediante muestreo aleatorio con reemplazo de los de la generación  $n$ .

La variable de interés es el número  $Y_n$  de alelos de tipo  $A_1$  que hay en la población en tiempo  $n$ . Se observa que este número toma valores entre 0 y  $2N$ , pues se cuenta con un total de  $N$  individuos con dos alelos cada uno. Calculando la probabilidad de transición del proceso, realmente se calcula la probabilidad de que el alelo  $A_1$  se haya elegido un determinado número de veces al repetir la elección de alelo las veces necesarias para crear la siguiente generación. Esto es, cada variable  $Y_n$  se distribuye como una Binomial de parámetros  $2N$  y  $p$ , donde  $2N$  es la cantidad de veces que se repite el experimento: una vez por cada elección de un alelo de la población, y  $p$  es la probabilidad de éxito, en este caso, de escoger el alelo  $A_1$ . Como los alelos de la generación  $n + 1$  se escogen a partir de los de la generación  $n$ , se deduce que  $Y_{n+1}|Y_n = i \sim \text{Bin}(2N, \frac{i}{2N})$ , pues por la Regla de Laplace,  $p = \frac{i}{2N}$ . De este modo, la probabilidad de transición resulta:

$$p_{ij} = P(Y_{n+1} = j|Y_n = i) = \binom{2N}{j} \left(\frac{i}{2N}\right)^j \left(1 - \frac{i}{2N}\right)^{2N-j} \quad (1)$$

para  $i, j = 0, \dots, 2N$ .

El hecho de que cualquiera de los alelos  $A_1$  o  $A_2$  desaparezca, es decir, que  $Y_n$  tome el valor 0 o  $2N$ , respectivamente, ocurrirá casi seguro con el paso del tiempo, como puede verse en la Figura 1, y, una vez se alcance uno de estos estados, se permanecerá así para todos los tiempos futuros:

$$P(Y_{n+1} = j | Y_n = 0) = \binom{2N}{j} \left(\frac{0}{2N}\right)^j \left(1 - \frac{0}{2N}\right)^{2N-j} = 0 \quad \forall j \in \{1, \dots, 2N\},$$

$$P(Y_{n+1} = 0 | Y_n = 0) = \binom{2N}{0} \left(\frac{0}{2N}\right)^0 \left(1 - \frac{0}{2N}\right)^{2N-0} = 1,$$

o bien,

$$P(Y_{n+1} = j | Y_n = 2N) = \binom{2N}{j} \left(\frac{2N}{2N}\right)^j \left(1 - \frac{2N}{2N}\right)^{2N-j} = 0 \quad \forall j \in \{0, \dots, 2N-1\},$$

$$P(Y_{n+1} = 2N | Y_n = 2N) = \binom{2N}{2N} \left(\frac{2N}{2N}\right)^{2N} \left(1 - \frac{2N}{2N}\right)^{2N-2N} = 1.$$

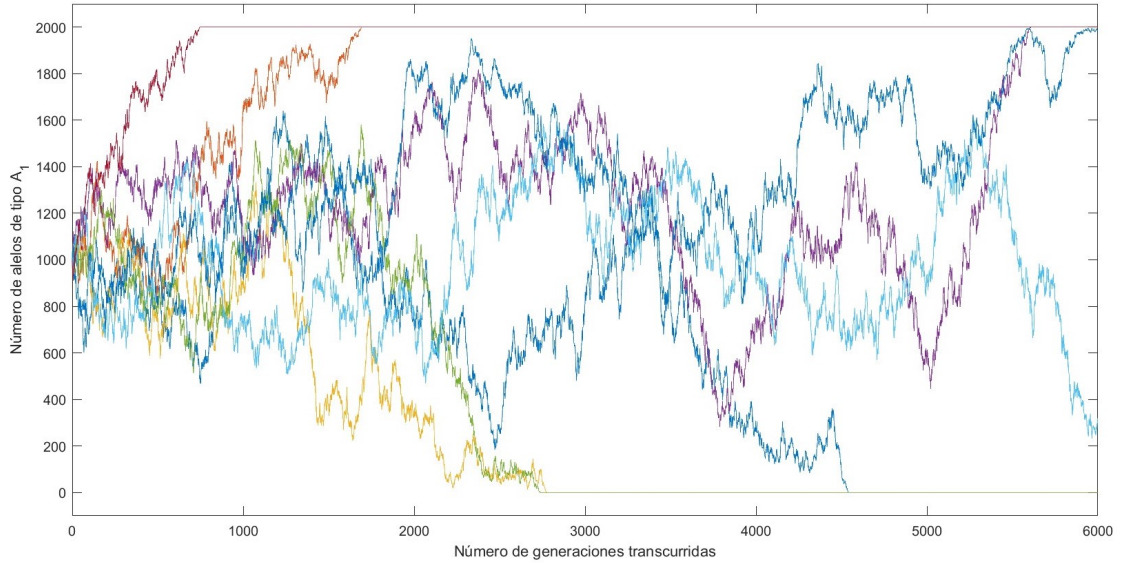


Figura 1: Variación del número de alelos de tipo  $A_1$  a lo largo del tiempo en 8 poblaciones simuladas de 1000 individuos e  $Y_0 = 1000$ .

## 2.2. Propiedades relevantes del modelo

Con el objetivo de que el proceso  $\{Y_n\}_{n \geq 0}$  converja a un proceso de difusión continuo en tiempo y espacio, antes de empezar a estudiar las propiedades de interés, se reescala el tiempo y el tamaño de la población mediante:

$$t = \frac{n}{2N}, \quad X_t = \frac{Y_{2Nt}}{2N}, \quad (2)$$

y, más adelante, se considerará el límite de  $N \rightarrow \infty$ . Este cambio de escala produce una cadena de Markov discreta  $X_t$  que toma valores en  $0, \frac{1}{2N}, \dots, 1$  y con  $t = 1$  correspondiente al paso de  $2N$  generaciones. Además, en el instante inicial se tiene:

$$X_0 = p_0 = \frac{i_0}{2N},$$

donde  $Y_0 = i_0$  es el número de alelos de tipo  $A_1$  existentes en la población en tiempo  $t = n = 0$ . Así, en base a los cálculos hallados en [7], se tienen las siguientes propiedades:

1. La esperanza matemática de la variación del proceso a través de las generaciones es:

$$E[\delta X_t] = 0.$$

*Demostración.* Teniendo en cuenta que  $Y_{n+1}|Y_n \sim \text{Bin}(2N, \frac{Y_n}{2N})$  y que la esperanza de una variable aleatoria con distribución binomial es el producto de los parámetros de dicha distribución, se obtiene:

$$\begin{aligned} E[\delta X_t] &= E \left[ X_{t+\frac{1}{2N}} - X_t | X_t = x \right] = E \left[ X_{t+\frac{1}{2N}} | X_t = x \right] - x = \\ &= E \left[ \frac{Y_{n+1}}{2N} \mid \frac{Y_n}{2N} = x \right] - x = \frac{1}{2N} E[Y_{n+1} | Y_n = 2Nx] - x = \quad (3) \\ &= \frac{1}{2N} \cdot 2N \cdot \frac{Y_n}{2N} - x = \frac{1}{2N} \cdot 2N \cdot \frac{2Nx}{2N} - x = x - x = 0. \end{aligned}$$

□

**Observación.** Durante los cálculos en (3) se ha demostrado indirectamente que la cadena  $\{X_t\}_{t \geq 0}$  es una martingala con respecto a la filtración natural, pues por ser una cadena de Markov, la variable depende solamente de la variable correspondiente al instante inmediatamente anterior, y por tanto, para todo  $t \geq 0$  se tiene:

$$E \left[ X_{t+\frac{1}{2N}} | X_t = x \right] = x \implies E \left[ X_{t+\frac{1}{2N}} | \mathcal{F}_t \right] = E \left[ X_{t+\frac{1}{2N}} | X_t \right] = X_t \quad c.s.$$

Es decir, el número esperado de alelos de tipo  $A_1$  en cada generación corresponde con el número de alelos de tipo  $A_1$  observados en la generación inmediatamente anterior.

2. El momento de orden 2 de la variación del proceso a través de las generaciones es:

$$E[(\delta X_t)^2] = X_t(1 - X_t)\delta t.$$

*Demostración.* Teniendo en cuenta (3):

$$\begin{aligned}
E[(\delta X_t)^2] &= E \left[ (X_{t+\frac{1}{2N}} - X_t)^2 | X_t = x \right] = \\
&= \text{Var} \left[ X_{t+\frac{1}{2N}} - X_t | X_t = x \right] + E \left[ X_{t+\frac{1}{2N}} - X_t | X_t = x \right]^2 = \\
&= \text{Var} \left[ X_{t+\frac{1}{2N}} - X_t | X_t = x \right] = \\
&= \text{Var} \left[ X_{t+\frac{1}{2N}} | X_t = x \right] + \text{Var} [X_t | X_t = x] - \\
&\quad - 2\text{Cov} \left[ X_{t+\frac{1}{2N}}, X_t | X_t = x \right] = \\
&= \text{Var} \left[ X_{t+\frac{1}{2N}} | X_t = x \right] = \text{Var} \left[ \frac{Y_{n+1}}{2N} \mid \frac{Y_n}{2N} = x \right] = \\
&= \left( \frac{1}{2N} \right)^2 \text{Var} [Y_{n+1} | Y_n = 2Nx] = \\
&= \left( \frac{1}{2N} \right)^2 \cdot 2N \cdot \frac{Y_n}{2N} \cdot \left( 1 - \frac{Y_n}{2N} \right) = \\
&= X_t(1 - X_t) \frac{1}{2N} = X_t(1 - X_t) \delta t,
\end{aligned} \tag{4}$$

donde se ha utilizado que  $Y_{n+1} | Y_n \sim \text{Bin}(2N, \frac{Y_n}{2N})$  y que la varianza de una variable aleatoria con distribución binomial es el resultado de multiplicar los dos parámetros de dicha distribución (denotados por  $n', p$ ) y  $1 - p$ .  $\square$

3. El momento de orden  $k$ , con  $k \geq 3$ , de la variación del proceso a través de las generaciones es:

$$E[(\delta X_t)^k] = o(\delta t).$$

*Demostración.* Desarrollando de forma análoga al momento de orden 2 se obtiene:

$$\begin{aligned}
E[(\delta X_t)^k] &= E \left[ (X_{t+\frac{1}{2N}} - X_t)^k | X_t = x \right] = \\
&= E \left[ \sum_{j=0}^k (-1)^{k-j} \binom{k}{j} X_{t+\frac{1}{2N}}^j X_t^{k-j} | X_t = x \right] = \\
&= \sum_{j=0}^k (-1)^{k-j} \binom{k}{j} x^{k-j} E \left[ X_{t+\frac{1}{2N}}^j | X_t = x \right].
\end{aligned}$$

Ahora, se calculará separadamente el valor de  $E \left[ X_{t+\frac{1}{2N}}^j | X_t = x \right]$ . Para ello, se utilizará la siguiente fórmula para los momentos respecto del origen:

$$E[X^k] = \frac{\varphi^{(k)}(0)}{i^k},$$

donde  $\varphi(t)$  denota la función característica de una distribución. En este caso, dado que  $Y_{n+1}|Y_n \sim \text{Bin}(2N, \frac{Y_n}{2N})$ , se utilizará  $\varphi(t) = (e^{it}p + q)^{n'}$ , con  $p$  y  $n'$  los parámetros de la distribución binomial y  $q = 1 - p$ . Así:

$$\begin{aligned}
E \left[ X_{t+\frac{1}{2N}}^j | X_t = x \right] &= E \left[ \left( \frac{Y_{n+1}}{2N} \right)^j \middle| \frac{Y_n}{2N} = x \right] = \left( \frac{1}{2N} \right)^j E[Y_{n+1}^j | Y_n = 2Nx] = \\
&= \left( \frac{1}{2N} \right)^j \frac{\varphi^{(j)}(t)}{i^j} \Big|_{t=0} = \left( \frac{1}{2N} \right)^j \frac{1}{i^j} \cdot i^j \left[ n' p e^{it} (e^{it}p + q)^{n'-1} + \right. \\
&+ \left. \sum_{m=2}^{j-1} k_m \frac{n!}{(n'-m)!} p^m e^{mit} (e^{it}p + q)^{n'-m} + \frac{n!}{(n'-j)!} p^j e^{jit} (e^{it}p + q)^{n'-j} \right] \Big|_{t=0} = \\
&= \left( \frac{1}{2N} \right)^j \left[ n'p + \sum_{m=2}^{j-1} k_m \frac{n!}{(n'-m)!} p^m + \frac{n!}{(n'-j)!} p^j \right],
\end{aligned}$$

donde  $k_m \in \mathbb{N}$  para todo  $m$ .

Nótese que cada  $\frac{n!}{(n'-m)!} = n' \cdot (n'-1) \cdot \dots \cdot (n'-m+1)$  es un polinomio mónico de variable  $n'$  y grado  $m$ , por lo que lo denotaremos como  $P_m(n')$ . Así, sustituyendo los parámetros de la distribución por los valores correspondientes a este caso ( $n' = 2N$  y  $p = \frac{Y_n}{2N} = \frac{2Nx}{2N} = x$ ), obtenemos:

$$\begin{aligned}
E \left[ X_{t+\frac{1}{2N}}^j | X_t = x \right] &= \left( \frac{1}{2N} \right)^j \left[ 2Nx + \sum_{m=2}^{j-1} k_m P_m(2N) x^m + P_j(2N) x^j \right] = \\
&= x^j + o\left(\frac{1}{2N}\right).
\end{aligned}$$

Luego, volviendo al cálculo de  $E[(\delta X_t)^k]$ , resulta:

$$\begin{aligned}
E[(\delta X_t)^k] &= \sum_{j=0}^k (-1)^{k-j} \binom{k}{j} x^{k-j} E \left[ X_{t+\frac{1}{2N}}^j | X_t = x \right] = \\
&= \sum_{j=0}^k (-1)^{k-j} \binom{k}{j} x^{k-j} \left( x^j + o\left(\frac{1}{2N}\right) \right) = \\
&= \left( \sum_{j=0}^k (-1)^{k-j} \binom{k}{j} \right) x^k + o\left(\frac{1}{2N}\right) = \tag{5} \\
&= (1-1)^k x^k + o\left(\frac{1}{2N}\right) = \\
&= o\left(\frac{1}{2N}\right) = o(\delta t).
\end{aligned}$$

□

Por otro lado, otro de los aspectos importantes del proceso es conocer el comportamiento de su momento de orden  $k$  centrado en el origen de la generación  $2Nt$ -ésima:

$$m_k(t) = E[X_t^k].$$

Se tiene que

$$m_k\left(t + \frac{1}{2N}\right) = E\left[X_{t+\frac{1}{2N}}^k\right] = E[(X_t + \delta X_t)^k],$$

y desarrollando el lado derecho:

$$\begin{aligned} m_k\left(t + \frac{1}{2N}\right) &= E[(X_t + \delta X_t)^k] = E\left[\sum_{i=0}^k \binom{k}{i} X_t^{k-i} (\delta X_t)^i\right] = \\ &= \sum_{i=0}^k \binom{k}{i} E[X_t^{k-i} (\delta X_t)^i] = \\ &= E[X_t^k] + \sum_{i=1}^{k-1} \binom{k}{i} E[X_t^{k-i} (\delta X_t)^i] + E[(\delta X_t)^k] = \\ &= m_k(t) + \sum_{i=1}^{k-1} \binom{k}{i} E[X_t^{k-i} (\delta X_t)^i] + o(\delta t). \end{aligned}$$

Ahora, aplicando las siguientes dos propiedades de la esperanza condicionada:

1.  $E[Y] = E[E[Y|\mathcal{D}]]$ . Además, si la  $\sigma$ -álgebra es  $\mathcal{D} = \sigma(X)$ , se tiene que  $E[Y] = E[E[Y|X]]$ .
2. Si  $Z$  es  $\mathcal{D}$ -medible, es decir, si existe una función medible  $f$  tal que  $Z = f(X)$ , entonces  $E[Z \cdot Y|\mathcal{D}] = Z \cdot E[Y|\mathcal{D}]$ .

Se obtiene:

$$\begin{aligned} m_k\left(t + \frac{1}{2N}\right) &= m_k(t) + \sum_{i=1}^{k-1} \binom{k}{i} E[X_t^{k-i} (\delta X_t)^i] + o(\delta t) = \\ &= m_k(t) + \sum_{i=1}^{k-1} \binom{k}{i} E[E[X_t^{k-i} (\delta X_t)^i | X_t]] + o(\delta t) = \\ &= m_k(t) + \sum_{i=1}^{k-1} \binom{k}{i} E[X_t^{k-i} E[(\delta X_t)^i | X_t]] + o(\delta t) = \\ &= m_k(t) + kE[X_t^{k-1} E[\delta X_t | X_t]] + \frac{k(k-1)}{2} E[X_t^{k-2} E[(\delta X_t)^2 | X_t]] + \\ &+ \sum_{i=3}^{k-1} \binom{k}{i} E[X_t^{k-i} E[(\delta X_t)^i | X_t]] + o(\delta t) = \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= m_k(t) + kE[X_t^{k-1} \cdot 0] + \frac{k(k-1)}{2}E[X_t^{k-2} \cdot X_t(1-X_t)\delta t] + \\
&+ \sum_{i=3}^{k-1} \binom{k}{i} E[X_t^{k-i} \cdot o(\delta t)] + o(\delta t) = \\
&= m_k(t) + \frac{k(k-1)}{2}\delta t(E[X_t^{k-1}] - E[X_t^k]) + o(\delta t).
\end{aligned}$$

Luego, reordenando la expresión y suponiendo un  $N$  suficientemente grande como para despreciar el término  $o(\delta t)$ , se llega a la siguiente fórmula recursiva:

$$m_k\left(t + \frac{1}{2N}\right) = \left(1 - \frac{k(k-1)}{2}\delta t\right) \cdot m_k(t) + \frac{k(k-1)}{2}\delta t \cdot m_{k-1}(t). \quad (6)$$

Siguiendo bajo la suposición de que  $N$  es suficientemente grande, es decir,  $\delta t \rightarrow 0$ , podemos reemplazar el sistema (6) por el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales:

$$\dot{m}_k(t) = -\frac{k(k-1)}{2}m_k(t) + \frac{k(k-1)}{2}m_{k-1}(t), \quad (7)$$

donde para obtener esta expresión se ha reordenado (6) y se ha hecho uso de la aproximación

$$\dot{m}_k(t) = \frac{m_k\left(t + \frac{1}{2N}\right) - m_k(t)}{\delta t}.$$

En estas últimas expresiones, el punto denota la derivada con respecto a la variable  $t$ :  $\dot{m}_k(t) = \frac{\partial m_k(t)}{\partial t}$ .

### 2.3. La ecuación de Fokker-Planck

Ahora, a partir de las propiedades obtenidas, se va a iniciar la búsqueda de un proceso continuo que se aproxime bien al proceso discreto anterior. Es decir, se busca un proceso de Markov continuo  $\{X_t\}_{t \geq 0}$  que tome valores en  $[0, 1]$  con las mismas condiciones que en (3), (4), (5) y (7).

Para la búsqueda de este proceso, se va a seguir un desarrollo el cual se apoya en los libros [2] (Sección 4.2) y [9](pág 65).

Del mismo modo que las probabilidades de transición del proceso  $\{Y_n\}_{n \in \mathbb{N}}$  se denotaban por  $p_{ij}$ , se pueden denotar las probabilidades de transición de  $n$  pasos como  $p_{ki}^{(n)} := P(Y_n = i | Y_0 = k)$ . Sin embargo, para el objetivo buscado se va a emplear la siguiente notación:

$$p_{ki}^{(n)} = u(i; k, n).$$

Luego se puede escribir

$$u(j; k, n+1) = \sum_i u(i; k, n)p_{ij}. \quad (8)$$

Por otro lado, como se llevó a cabo un reescalado del tiempo y del tamaño de la población mediante (2), se considera ahora:

$$x = \frac{i}{2N}, \quad x + \delta x = \frac{j}{2N}, \quad p_k = \frac{k}{2N}.$$

El proceso reescalado es un proceso discreto esencialmente igual al original. Sin embargo, cuando  $N \rightarrow \infty$  el proceso converge a un proceso continuo, el cual se quiere indentificar y descubrir sus propiedades.

De este modo, se reescribe la expresión (8) como:

$$u(x + \delta x; p_k, t + \delta t) = \int_0^1 u(x; p_k, t) u(x + \delta x; x, \delta t) dx \quad (9)$$

donde, por construcción,  $u(x + \delta x; p_k, t + \delta t)$  es la función de densidad de la suma de las variables aleatorias  $X_t$  y  $\delta X_t$ . De hecho, dado que la función de densidad de la suma de dos variables aleatorias independientes es la convolución de las dos funciones de densidad de cada variable, es decir,

$$f_{X+Y}(y) = \int_{-\infty}^{+\infty} f_X(x) \cdot f_Y(y-x) dx = (f_X * f_Y)(y) = (f_Y * f_X)(y),$$

se deduce que  $u(x; p_k, t)$  es la función de densidad de  $X_t$  y que  $u(x + \delta x; x, \delta t)$  es la función de densidad de  $\delta X_t$ .

Ahora, haciendo el desarrollo de Taylor del integrando de (9) se obtiene:

$$\begin{aligned} u(x; p_k, t) u(x + \delta x; x, \delta t) &= u(x - \delta x + \delta x; p_k, t) u(x + \delta x - \delta x + \delta x; x, \delta t) = \\ &= \sum_{n=0}^{\infty} \frac{(-\delta x)^n}{n!} \cdot \frac{\partial^n}{\partial x^n} \left( u(x + \delta x; p_k, t) u(x + \delta x + \delta x; x + \delta x, \delta t) \right) = \\ &= u(x + \delta x; p_k, t) u(x + \delta x + \delta x; x + \delta x, \delta t) - \\ &- \delta x \cdot \frac{\partial}{\partial x} \left( u(x + \delta x; p_k, t) u(x + \delta x + \delta x; x + \delta x, \delta t) \right) + \\ &+ \frac{(\delta x)^2}{2} \cdot \frac{\partial^2}{\partial x^2} \left( u(x + \delta x; p_k, t) u(x + \delta x + \delta x; x + \delta x, \delta t) \right) + \\ &+ \sum_{n \geq 3} \frac{(-\delta x)^n}{n!} \cdot \frac{\partial^n}{\partial x^n} \left( u(x + \delta x; p_k, t) u(x + \delta x + \delta x; x + \delta x, \delta t) \right). \end{aligned}$$

Insertando la anterior expresión en (9) e integrando sobre  $\delta x$ , se tiene:

$$\begin{aligned}
u(x + \delta x; p_k, t + \delta t) &= \int_0^1 \left[ u(x + \delta x; p_k, t)u(x + \delta x + \delta x; x + \delta x, \delta t) - \right. \\
&- \delta x \cdot \frac{\partial}{\partial x} \left( u(x + \delta x; p_k, t)u(x + \delta x + \delta x; x + \delta x, \delta t) \right) + \\
&+ \frac{(\delta x)^2}{2} \cdot \frac{\partial^2}{\partial x^2} \left( u(x + \delta x; p_k, t)u(x + \delta x + \delta x; x + \delta x, \delta t) \right) + \\
&\left. + \sum_{n \geq 3} \frac{(-\delta x)^n}{n!} \cdot \frac{\partial^n}{\partial x^n} \left( u(x + \delta x; p_k, t)u(x + \delta x + \delta x; x + \delta x, \delta t) \right) \right] d\delta x.
\end{aligned}$$

A continuación, se integrará cada sumando por separado, obteniendo los siguientes cuatro términos. Para ello, se tendrá en cuenta, por un lado, que si no se conoce el valor de  $x$ ,  $x + \delta x$  actúa como una variable en sí y no como la suma de dos variables, y por otro, que  $u(x + \delta x + \delta x; x + \delta x, \delta t)$  corresponde a la función de densidad de  $\delta X_t$ . Así:

1. El primer sumando resulta:

$$\begin{aligned}
&\int_0^1 u(x + \delta x; p_k, t)u(x + \delta x + \delta x; x + \delta x, \delta t) d\delta x = \\
&= u(x + \delta x; p_k, t) \cdot \underbrace{\int_0^1 u(x + \delta x + \delta x; x + \delta x, \delta t) d\delta x}_{=1} = u(x + \delta x; p_k, t).
\end{aligned}$$

2. El segundo término es nulo:

$$\begin{aligned}
&\int_0^1 -\delta x \cdot \frac{\partial}{\partial x} \left( u(x + \delta x; p_k, t)u(x + \delta x + \delta x; x + \delta x, \delta t) \right) d\delta x = \\
&= -\frac{\partial}{\partial x} \left( u(x + \delta x; p_k, t) \cdot \int_0^1 \delta x \cdot u(x + \delta x + \delta x; x + \delta x, \delta t) d\delta x \right) = \\
&= -\frac{\partial}{\partial x} \left( u(x + \delta x; p_k, t) \cdot E[\delta X_t] \right) = 0.
\end{aligned}$$

3. El tercer sumando queda:

$$\begin{aligned}
& \int_0^1 \frac{(\delta x)^2}{2} \cdot \frac{\partial^2}{\partial x^2} \left( u(x + \delta x; p_k, t) u(x + \delta x + \delta x; x + \delta x, \delta t) \right) d\delta x = \\
& = \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} \left( u(x + \delta x; p_k, t) \cdot \int_0^1 (\delta x)^2 \cdot u(x + \delta x + \delta x; x + \delta x, \delta t) d\delta x \right) = \\
& = \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} \left( u(x + \delta x; p_k, t) \cdot E[(\delta X_t)^2] \right) = \\
& = \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} \left( x(1-x)\delta t \cdot u(x + \delta x; p_k, t) \right).
\end{aligned}$$

4. Por último, el cuarto sumando es:

$$\begin{aligned}
& \int_0^1 \sum_{n \geq 3} \frac{(-\delta x)^n}{n!} \cdot \frac{\partial^n}{\partial x^n} \left( u(x + \delta x; p_k, t) u(x + \delta x + \delta x; x + \delta x, \delta t) \right) d\delta x = \\
& = \sum_{n \geq 3} \frac{(-1)^n}{n!} \cdot \frac{\partial^n}{\partial x^n} \left( u(x + \delta x; p_k, t) \cdot \right. \\
& \quad \left. \cdot \int_0^1 (\delta x)^n \cdot u(x + \delta x + \delta x; x + \delta x, \delta t) d\delta x \right) = \\
& = \sum_{n \geq 3} \frac{(-1)^n}{n!} \cdot \frac{\partial^n}{\partial x^n} \left( u(x + \delta x; p_k, t) \cdot E[(\delta X_t)^k] \right) = o(\delta t).
\end{aligned}$$

Por tanto, la expresión (9) resulta:

$$u(x + \delta x; p_k, t + \delta t) = u(x + \delta x; p_k, t) + \frac{1}{2} \delta t \frac{\partial^2}{\partial x^2} \left( x(1-x)u(x + \delta x; p_k, t) \right) + o(\delta t).$$

Finalmente, simplificando la notación, despreciando los términos de orden pequeño y teniendo en cuenta la aproximación

$$\frac{\partial}{\partial t} u(x + \delta x; p_k, t) = \frac{u(x + \delta x; p_k, t + \delta t) - u(x + \delta x; p_k, t)}{\delta t},$$

se tiene que la función de densidad  $u(x, t)$  del proceso continuo que se busca es solución de la llamada ecuación de Fokker-Planck:

$$u_t(x, t) = \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} (x(1-x)u(x, t)). \quad (10)$$

Aquí,  $u_t$  denota la derivada parcial de  $u(x, t)$  respecto de la variable de tiempo  $t$ . Por tanto, para conocer la función de densidad del proceso continuo, se debe resolver esta ecuación de Fokker-Planck para este problema.

Por otra parte, se conoce que en tiempo  $t = 0$  la frecuencia relativa del alelo  $A_1$  es  $p_0$ , luego a la condición (10) se le puede vincular una condición inicial. Para ello, se hará uso de la función Delta de Dirac en  $p_0$ , la cual se define a través del producto

$$(f, g) := \int_0^1 f(x)g(x)dx \quad \text{con } f, g : [0, 1] \longrightarrow \mathbb{R} \text{ funciones de cuadrado integrable,}$$

como

$$(\delta_{p_0}, \phi) = \int_0^1 \delta_{p_0}(x)\phi(x) dx := \phi(p_0),$$

donde  $\phi : [0, 1] \longrightarrow \mathbb{R}$  es una función continua. Esta definición, se trata de una definición formal de  $\delta_{p_0}$ ; definida de esta forma no es una función en sí misma, sino que opera en funciones continuas asignándolas su valor en el punto particular  $p_0$ . Intuitivamente, esta función concentra todo su valor en  $x = p_0$  y tiene un valor nulo en cualquier otro punto. De este modo, para expresar que en tiempo  $t = 0$  la frecuencia relativa del alelo  $A_1$  es  $p_0$  se puede utilizar la siguiente condición inicial:

$$u(x, 0) = \delta_{p_0}(x). \quad (11)$$

Posteriormente, la frecuencia de este alelo evoluciona estocásticamente de acuerdo a la ecuación obtenida anteriormente  $u_t(x, t) = \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2}(x(1-x)u(x, t))$ . Por lo tanto, para  $t > 0$  ya no se conoce el valor exacto de esta frecuencia relativa, solo su densidad de probabilidad dada por  $u(x, t)$ . Es decir, para cada  $x$ , se sabe la densidad de probabilidad de valer  $x$  que tiene la frecuencia del alelo en tiempo  $t$ , y esta viene dada por  $u(x, t)$ .

Además, por otro lado, debido a esta búsqueda de un proceso continuo se tiene que el momento de orden  $k$  se convierte en  $m_k(t) = \int_0^1 u(x, t)x^k dx$  y, usando la condición (7), se obtiene:

$$\begin{aligned} (u_t, x^k) &= \int_0^1 \frac{\partial}{\partial t} u(x, t)x^k dx = \frac{d}{dt} \int_0^1 u(x, t)x^k dx = \dot{m}_k(t) = \\ &= -\frac{k(k-1)}{2} \int_0^1 u(x, t)x^k dx + \frac{k(k-1)}{2} \int_0^1 u(x, t)x^{k-1} dx = \\ &= \left( u, -\frac{k(k-1)}{2}x^k + \frac{k(k-1)}{2}x^{k-1} \right) = \\ &= \left( u, \frac{1}{2}x(1-x) \frac{\partial^2}{\partial x^2}(x^k) \right), \quad \forall k \geq 0. \end{aligned}$$

Dado que los polinomios son densos en el espacio de funciones de cuadrado integrable en el intervalo unidad (Ver Apéndice A), se tiene que:

$$(u_t, \phi) = \left( u, \frac{1}{2}x(1-x) \frac{\partial^2}{\partial x^2} \phi \right) \quad (12)$$

para toda función de cuadrado integrable  $\phi : [0, 1] \rightarrow \mathbb{R}$  tal que sea dos veces diferenciable en el intervalo abierto  $(0, 1)$ .

Considerar las condiciones (10), (11) y (12) conduce al concepto que se busca de una solución de la ecuación de Fokker-Planck asociada al modelo de Wright-Fisher para conocer la función de densidad del proceso. Para definir este concepto, se necesitará introducir la notación de los siguientes espacios de funciones:

**Definición 1.** *Considerando el producto escalar:*

$$(f, g) := \int_{[0,1]} f(x)g(x) dx, \quad \forall f \in H, \quad g \in H_0,$$

se define el espacio  $H$  como:

$$H := \{f : [0, 1] \rightarrow [0, \infty] \text{ / } f \text{ es medible y cumple que } (f, g) < \infty, \quad \forall g \in H_0\},$$

donde el espacio  $H_0$  es:

$$H_0 := C^\infty([0, 1]).$$

Luego, el concepto de solución de la ecuación de Fokker-Planck obtenida es:

**Definición 2.** *Definiendo el operador diferencial  $L$  como:*

$$Lu(x) := \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} (x(1-x)u(x)), \quad (13)$$

y su operador adjunto<sup>1</sup>  $L^*$  como:

$$L^*\phi(x) := \frac{1}{2} x(1-x) \frac{\partial^2}{\partial x^2} \phi(x), \quad (14)$$

se dice que  $u \in H$  es una solución de la ecuación de Fokker-Planck asociada al modelo de Wright-Fisher si

$$u_t = Lu \quad \text{en} \quad (0, 1) \times (0, \infty), \quad (15)$$

$$u(x, 0) = \delta_{p_0}(x) \quad \text{en} \quad (0, 1), \quad (16)$$

$$(u_t, \phi) = (u, L^*\phi), \quad \forall \phi \in H_0, \quad (17)$$

para toda función de cuadrado integrable  $\phi : [0, 1] \rightarrow \mathbb{R}$  que sea dos veces diferenciable en el intervalo abierto  $(0, 1)$ .

Este concepto de solución permitirá demostrar la existencia única de una solución, de la cual se pueden derivar todas las características de interés del proceso de Wright-Fisher.

---

<sup>1</sup>Sea  $V$  un espacio vectorial con su producto interno, se define un operador adjunto  $A^*$  de un operador lineal  $A$  como el operador que cumple

$$\forall x, y \in V \quad (x, Ay) = (A^*x, y).$$

Luego, por (12) y (15) se tiene que  $L^*$  es el operador adjunto de  $L$ .

### 3. Existencia y unicidad de soluciones

Esta sección, la cual explica los resultados y pasos seguidos en [13], trata la existencia y unicidad de la solución descrita en la definición 2. Durante su desarrollo, se aplicará un esquema matemático para la construcción de una solución de la ecuación diferencial en términos de las autofunciones del operador diferencial involucrado. En este caso, estas autofunciones pueden ser construidas a partir de una familia de polinomios ortogonales clásicos: los polinomios de Gegenbauer.

#### 3.1. Resultados auxiliares

Antes de comenzar con la construcción de la solución, será conveniente conocer las características más notables de los polinomios de Gegenbauer. Aunque aquí solo se verá una pequeña introducción sobre algunas de las propiedades de esta familia de polinomios, puede consultarse [12] si se quiere profundizar en este tema.

Los polinomios de Gegenbauer o polinomios ultrasféricos constituyen casos especiales de los polinomios de Jacobi  $P_n^{\alpha,\beta}(z)$ , cuyas propiedades pueden derivarse de las llamadas funciones hipergeométricas (véase [8]). Este tipo de polinomios de Jacobi se particulariza por cumplir  $\alpha = \beta = \lambda - \frac{1}{2}$ , con  $\lambda > -\frac{1}{2}$ .

De este modo, en general, los polinomios de Gegenbauer satisfacen la siguiente relación de recurrencia:

$$\begin{aligned} P_0^{(\lambda)}(z) &= 1 \\ P_1^{(\lambda)}(z) &= 2\lambda z \\ nP_n^{(\lambda)}(z) &= 2(n + \lambda - 1)zP_{n-1}^{(\lambda)}(z) - (n + 2\lambda - 2)P_{n-2}^{(\lambda)}(z), \quad n = 2, 3, 4\dots \end{aligned}$$

y resuelven la ecuación diferencial:

$$(1 - z^2)y''(z) - (2\lambda + 1)zy'(z) + n(n + 2\lambda)y = 0.$$

Concretamente, en este caso se tomará  $\alpha = \beta = 1$ , es decir,  $\lambda = \frac{3}{2}$ , para definir los polinomios de Gegenbauer  $Y_m(z)$  que se van a utilizar. De esta forma, los polinomios  $Y_m(z)$  se definen mediante la fórmula de recurrencia como:

$$\begin{aligned} Y_0(z) &= 1 \\ Y_1(z) &= 3z \\ Y_m(z) &= \frac{1}{m} \left[ 2z\left(m + \frac{1}{2}\right)Y_{m-1}(z) - (m + 1)Y_{m-2}(z) \right], \quad m = 2, 3, 4\dots \end{aligned} \tag{18}$$

Y resuelven la ecuación diferencial:

$$(1 - z^2)y''(z) - 4zy'(z) + m(m + 3)y(z) = 0. \tag{19}$$

Una propiedad importante de estos polinomios se recoge en el siguiente lema, cuya demostración se basa en la demostración de la ortogonalidad de otro tipo de polinomios de Jacobi: los polinomios de Legendre, la cual se puede encontrar en [11] (Teorema 2.4.1).

**Lema 1.** Los polinomios de Gegenbauer  $\{Y_m(z)\}_{m=0}^{\infty}$  son polinomios ortogonales en el intervalo  $[-1, 1]$  con respecto de la función de peso  $\omega(z) = 1 - z^2$ ; es decir, para  $m \neq n$  se cumple:

$$\int_{-1}^1 (1 - z^2) Y_m(z) Y_n(z) dz = 0. \quad (20)$$

*Demostración.* Por ser  $Y_m(z)$  e  $Y_n(z)$  polinomios de grado  $m$  y  $n$ , respectivamente, de la familia de polinomios de Gegenbauer anteriormente definidos, satisfacen las ecuaciones:

$$\begin{aligned} (1 - z^2) Y_m''(z) - 4z Y_m'(z) + m(m + 3) Y_m(z) &= 0, \\ (1 - z^2) Y_n''(z) - 4z Y_n'(z) + n(n + 3) Y_n(z) &= 0. \end{aligned}$$

Multiplicando la primera ecuación por  $Y_n(z)$ , la segunda por  $Y_m(z)$  y restando una a la otra, se obtiene:

$$\begin{aligned} (1 - z^2) Y_m''(z) Y_n(z) - 4z Y_m'(z) Y_n(z) + m(m + 3) Y_m(z) Y_n(z) - (1 - z^2) Y_n''(z) Y_m(z) + \\ + 4z Y_n'(z) Y_m(z) - n(n + 3) Y_n(z) Y_m(z) = 0 \implies \\ [m(m + 3) - n(n + 3)] Y_m(z) Y_n(z) = (1 - z^2) Y_n''(z) Y_m(z) - 4z Y_n'(z) Y_m(z) - \\ - [(1 - z^2) Y_m''(z) Y_n(z) - 4z Y_m'(z) Y_n(z)]. \end{aligned}$$

Ahora, se multiplica a ambos lados por la función de peso  $\omega(z) = 1 - z^2$  e, integrando en  $[-1, 1]$ , se tiene:

$$\begin{aligned} [m(m + 3) - n(n + 3)] \int_{-1}^1 (1 - z^2) Y_m(z) Y_n(z) dz = \\ \int_{-1}^1 (1 - z^2)^2 Y_n''(z) Y_m(z) dz - \int_{-1}^1 4z(1 - z^2) Y_n'(z) Y_m(z) dz - \\ - \left[ \int_{-1}^1 (1 - z^2)^2 Y_m''(z) Y_n(z) dz - \int_{-1}^1 4z(1 - z^2) Y_m'(z) Y_n(z) dz \right]. \end{aligned}$$

Integrando por partes la segunda integral, de modo que se toma  $u = Y_n'(z) Y_m(z) \rightarrow du = Y_n''(z) Y_m(z) + Y_n'(z) Y_m'(z)$  y  $dv = -4z(1 - z^2) \rightarrow v = (1 - z^2)^2$ , y la cuarta integral tomando  $u = Y_m'(z) Y_n(z) \rightarrow du = Y_m''(z) Y_n(z) + Y_m'(z) Y_n'(z)$  y  $dv =$

$-4z(1 - z^2) \rightarrow v = (1 - z^2)^2$ , se obtiene:

$$\begin{aligned}
& [m(m+3) - n(n+3)] \int_{-1}^1 (1 - z^2) Y_m(z) Y_n(z) dz = \\
& \int_{-1}^1 (1 - z^2)^2 Y_n''(z) Y_m(z) dz + [(1 - z^2)^2 Y_n'(z) Y_m(z)]_{-1}^1 - \\
& - \int_{-1}^1 (1 - z^2)^2 Y_n''(z) Y_m(z) dz - \int_{-1}^1 (1 - z^2)^2 Y_n'(z) Y_m'(z) dz \\
& - \left[ \int_{-1}^1 (1 - z^2)^2 Y_m''(z) Y_n(z) dz + [(1 - z^2)^2 Y_m'(z) Y_n(z)]_{-1}^1 \right. \\
& \left. - \int_{-1}^1 (1 - z^2)^2 Y_m''(z) Y_n(z) dz - \int_{-1}^1 (1 - z^2)^2 Y_m'(z) Y_n'(z) dz \right] = 0.
\end{aligned}$$

Luego, como  $m \neq n \implies m(m+3) \neq n(n+3)$  y, por tanto, el resultado queda probado.  $\square$

De aquí en adelante, se utilizarán los polinomios de Gegenbauer  $X_m(x)$  definidos como:

$$X_m(x) := Y_m(z),$$

donde se considera el cambio de variable  $z = 1 - 2x$ .

En consecuencia, surge el siguiente corolario del Lema 1:

**Corolario 1.** *Los polinomios de Gegenbauer  $\{X_m\}_{m=0}^\infty$  son polinomios ortogonales en el intervalo  $[0, 1]$  con respecto a la función de peso  $w(x) := x(1 - x)$ ; es decir, para  $m \neq n$  se cumple:*

$$\int_0^1 x(1 - x) X_m(x) X_n(x) dx = 0. \quad (21)$$

*Demostración.* Basta realizar el cambio de variable  $z = 1 - 2x$  en la expresión (20) para obtener el resultado.  $\square$

Una vez introducidos los polinomios que se requerirán para la construcción de la solución de la ecuación diferencial, se verán, a continuación, ciertos resultados que serán de utilidad durante el proceso de construcción.

**Lema 2.** *Para todo  $m \geq 0$ , en  $H_0$  se tiene*

$$LX_m = -\lambda_m X_m,$$

donde

$$\lambda_m := \frac{(m+1)(m+2)}{2}.$$

*Demostración.* Dado que  $X_m(x)$  es un polinomio de Gegenbauer, resuelve (19):

$$(1 - z^2) \frac{\partial^2}{\partial z^2} X_m(x(z)) - 4z \frac{\partial}{\partial z} X_m(x(z)) + m(m+3) X_m(x(z)) = 0.$$

Por otro lado, teniendo en cuenta el cambio de variable  $z = 1 - 2x$ , se tiene que  $x(z) = \frac{1-z}{2}$ , y, por tanto,  $\frac{\partial x(z)}{\partial z} = -\frac{1}{2}$ . Luego, la anterior ecuación es equivalente a:

$$\begin{aligned} (1 - (1 - 2x)^2) \frac{\partial^2}{\partial x^2} X_m(x) \left( \frac{\partial x}{\partial z} \right)^2 - 4(1 - 2x) \frac{\partial}{\partial x} X_m(x) \frac{\partial x}{\partial z} + m(m+3) X_m(x) &= 0 \\ \iff x(1-x) \frac{\partial^2}{\partial x^2} X_m(x) + 2(1-2x) \frac{\partial}{\partial x} X_m(x) + m(m+3) X_m(x) &= 0 \\ \iff x(1-x) \frac{\partial^2}{\partial x^2} X_m(x) + 2(1-2x) \frac{\partial}{\partial x} X_m(x) + [-2 + m(m+3) + 2] X_m(x) &= 0 \\ \iff \frac{\partial^2}{\partial x^2} (x(1-x) \cdot X_m(x)) + [(m+1)(m+2)] X_m(x) &= 0 \\ \iff \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} (x(1-x) \cdot X_m(x)) = -\frac{(m+1)(m+2)}{2} X_m(x) & \\ \iff LX_m(x) = -\lambda_m X_m. & \end{aligned}$$

Obteniendo así el resultado. □

**Lema 3.** Si  $X$  es un autovector de  $L$  correspondiente al autovalor  $\lambda$ , entonces  $wX$  es un autovector de  $L^*$  correspondiente al autovalor  $\lambda$ .

*Demostración.* Suponiendo que  $X$  es un autovector de  $L$  para el autovalor  $\lambda$ , se tiene que:

$$LX = \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} (wX) = -\lambda X.$$

Multiplicando ambos lados por  $w$  se obtiene:

$$L^*(wX) = \frac{1}{2} w \frac{\partial^2}{\partial x^2} (wX) = -\lambda (wX).$$

Concluyendo así la demostración. □

Por último, se tiene el siguiente resultado:

**Lema 4.** El espectro<sup>2</sup> del operador  $L$  es

$$\text{Spec}(L) = \bigcup_{m \geq 0} \left\{ \lambda_m = \frac{(m+1)(m+2)}{2} \right\} := \Lambda,$$

y el autovector de  $L$  correspondiente a  $\lambda_m$  es el polinomio de Gegenbauer  $X_m(x)$  (salvo una constante).

---

<sup>2</sup>El espectro de un operador es un conjunto de valores que generaliza el concepto de autovalor a espacios vectoriales de dimensión infinita.

*Demostración.* Del Lema 2 se tiene que  $L(X_m) = -\lambda_m X_m$  en  $H_0$ , luego  $\Lambda \subseteq \text{Spec}(L)$ . Para demostrar el contenido contrario, se probará que si  $\lambda \notin \Lambda$ , entonces  $\lambda$  no es autovalor de  $L$ .

Para ello, tomando  $\lambda \notin \Lambda$ , se asume que existe algún  $X \in H_0$  tal que  $LX = -\lambda X \in H_0$ . Dado que  $\{X_m\}_{m \geq 0}$  es una base de  $H_0$ , podemos representar  $X$  como  $X = \sum_{m=0}^{\infty} d_m X_m$ . Entonces, dada la linealidad del operador  $L$ , se tiene:

$$\begin{aligned} \sum_{m=0}^{\infty} d_m (-\lambda_m X_m) &= \sum_{m=0}^{\infty} d_m L(X_m) = L \left( \sum_{m=0}^{\infty} d_m X_m \right) = L(X) = -\lambda X = \\ &= -\lambda \sum_{m=0}^{\infty} d_m X_m. \end{aligned}$$

Ahora, para cualquier  $n \geq 0$ , se multiplica esta relación por  $wX_n$  y se integra en  $[0, 1]$ . De la ortogonalidad en (21) se obtiene:

$$d_n \lambda_n (X_n, wX_n) = d_n \lambda (X_n, wX_n).$$

Dado que  $(X_n, wX_n) \neq 0$  y  $\lambda_n \neq \lambda$ , necesariamente  $d_n = 0$ . Como esto ocurriría para cada  $n \geq 0$ , se tiene que  $X = 0$ , es decir,  $\lambda$  no es un autovalor de  $L$ . Así, queda probado que  $\text{Spec}(L) = \Lambda$ .

Por otra parte, queda probar que si  $X$  es un autovector de  $L$  para el autovalor  $\lambda_m$ , entonces  $X = cX_m$ . Para ello, se toma la representación  $X = \sum_{n=0}^{\infty} d_n X_n$  y, dada la linealidad del operador  $L$ , resulta:

$$\begin{aligned} \sum_{n=0}^{\infty} d_n (-\lambda_n X_n) &= \sum_{n=0}^{\infty} d_n L(X_n) = L \left( \sum_{n=0}^{\infty} d_n X_n \right) = L(X) = -\lambda_m X = \\ &= -\lambda_m \sum_{n=0}^{\infty} d_n X_n. \end{aligned}$$

Ahora, para cualquier  $k \geq 0$ , se multiplica la anterior expresión por  $wX_k$  y se integra en  $[0, 1]$ . Teniendo en cuenta la ortogonalidad en (21), se obtiene:

$$d_k \lambda_k (X_k, wX_k) = d_k \lambda_m (X_k, wX_k).$$

Dado que  $(X_k, wX_k) \neq 0$  y, para todo  $m \neq k$ , se tiene  $\lambda_m \neq \lambda_k$ , entonces, necesariamente,  $d_k = 0$  si  $k \neq m$ . Por tanto,  $X = d_m X_m$ .  $\square$

Ahora, una vez conocidos estos resultados, se puede iniciar el proceso de construcción de la solución.

### 3.2. Construcción de la solución

Durante esta subsección, se va a construir la solución de la ecuación diferencial propuesta en [13] y a probar su unicidad. En primer lugar, se calculará la solución

general de la ecuación de Fokker-Planck (15) mediante el método de separación de variables. Luego, se construirá una solución dependiendo de parámetros y, usando las condiciones (16) y (17), se determinarán dichos parámetros. Finalmente, se verificará la solución y se comprobará su unicidad.

*Paso 1. Cálculo de la solución general:*

Con el fin de emplear el método de separación de variables, se asume que  $u_0(x, t) = X(x)T(t)$  es una solución de la ecuación de Fokker-Planck (15). Por tanto, se tiene:

$$\left. \begin{array}{l} (u_0)_t = X \cdot T_t \\ (u_0)_t = Lu_0 = T \cdot L(X) \end{array} \right\} \implies \frac{T_t}{T} = \frac{L(X)}{X}.$$

Dado que el término a la izquierda de la igualdad sólo depende de  $t$  y el término de la derecha sólo depende de  $x$ , se deduce que:

$$\frac{T_t}{T} = \frac{L(X)}{X} = -\lambda,$$

donde  $\lambda$  es una constante independiente de ambas variables.

De aquí, se obtiene, por un lado, que  $L(X) = -\lambda X$  luego, por lo establecido en el Lema 4, se deduce que  $\lambda \in \text{Spec}(L)$  y, por tanto,  $X(x)$  será cada uno de los polinomios de Gegenbauer  $X_m(x)$  correspondientes a cada  $\lambda_m$  (salvo por una constante).

Por otro lado, resolviendo la ecuación diferencial ordinaria  $\frac{T_t}{T} = -\lambda$ , se tiene que  $T(t) = k_m \cdot e^{-\lambda_m t}$  para cada  $m \geq 0$ .

De esta forma, se obtiene la solución general de la ecuación (15) como:

$$u_0(x, t) = \sum_{m \geq 0} c_m X_m(x) e^{-\lambda_m t}.$$

*Paso 2. Construcción de una nueva solución:*

El objetivo de construir una nueva solución general dependiente de parámetros es poder tener en cuenta las transiciones hasta que uno de los dos tipos de alelos desaparece en la población, es decir, cuando  $x = 0$  (correspondiente a la pérdida del tipo  $A_1$ ) o  $x = 1$  (correspondiente a la pérdida del tipo  $A_2$ ). Por tanto, la solución general  $u \in H$  de (15) es de la forma:

$$u(x, t) = \sum_{m \geq 0} c_m (X_m(x) + a_{m,0} \delta_0(x) + a_{m,1} \delta_1(x)) e^{-\lambda_m t} + b_0 \delta_0(x) + b_1 \delta_1(x),$$

donde  $\delta_0$  y  $\delta_1$  son los funcionales Delta de Dirac en 0 y 1, y  $a_{m,0}$ ,  $a_{m,1}$ ,  $b_0$  y  $b_1$  son los parámetros a determinar.

*Paso 3. Determinación de los parámetros:*

Ahora, haciendo uso de las condiciones (16) y (17), se determinarán los valores

de los parámetros. Para ello, en primer lugar, utilizando la condición (17) para  $\phi = 1 \in H_0$ ,  $\phi = x \in H_0$  y  $\phi = wX_n \in H_0$ , da como resultado:

$$(u_t, 1) = (u, L^*(1)) = (u, \frac{1}{2}x(1-x)\frac{\partial^2}{\partial x^2}(1)) = 0,$$

$$(u_t, x) = (u, L^*(x)) = (u, \frac{1}{2}x(1-x)\frac{\partial^2}{\partial x^2}(x)) = 0,$$

$$(u_t, wX_n) = (u, L^*(wX_n)) = (u, -\lambda_n wX_n) = -\lambda_n(u, wX_n),$$

donde en la última expresión se ha hecho uso del Lema 3.

De aquí, se deduce:

$$\begin{aligned} \text{Si } (u_t, 1) = 0 &\implies \int_{[0,1]} u_t \, dx = \frac{\partial}{\partial t} \int_{[0,1]} u \, dx = 0 \implies \\ &\implies (u, 1) = \int_{[0,1]} u \, dx \text{ no depende de la variable } t. \end{aligned} \quad (22)$$

Del mismo modo:

$$\begin{aligned} \text{Si } (u_t, x) = 0 &\implies \int_{[0,1]} u_t \cdot x \, dx = \int_{[0,1]} \frac{\partial}{\partial t}(u \cdot x) \, dx = \frac{\partial}{\partial t} \int_{[0,1]} u \cdot x \, dx = 0 \implies \\ &\implies (u, x) = \int_{[0,1]} u \cdot x \, dx \text{ no depende de la variable } t. \end{aligned} \quad (23)$$

Por otro lado:

$$\begin{aligned} \text{Si } (u_t, wX_n) = -\lambda_n(u, wX_n) &\implies \int_{[0,1]} u_t \cdot wX_n \, dx = \int_{[0,1]} \frac{\partial}{\partial t}(u \cdot wX_n) \, dx = \\ &= \frac{\partial}{\partial t} \int_{[0,1]} u \cdot wX_n \, dx = -\lambda_n(u, wX_n) \implies (u, wX_n) = K(x) \cdot e^{-\lambda_n t}. \end{aligned}$$

Tomando  $t = 0$  para determinar  $K(x)$ :

$$(u(x, 0), wX_n) = K(x) \implies (u, wX_n) = (u(x, 0), wX_n) \cdot e^{-\lambda_n t}. \quad (24)$$

Por otra parte, con la condición (16), se obtiene:

$$(u(\cdot, 0), 1) = \int_{[0,1]} 1 \cdot \delta_{p_0}(\cdot) \, dx = 1,$$

$$(u(\cdot, \infty), 1) = \int_{[0,1]} b_0 \delta_0(\cdot) + b_1 \delta_1(\cdot) \, dx = b_0 + b_1,$$

$$\begin{aligned} (u, 1) &= \int_{[0,1]} \sum_{m \geq 0} c_m (X_m(x) + a_{m,0} \delta_0(x) + a_{m,1} \delta_1(x)) e^{-\lambda_m t} + b_0 \delta_0(x) + b_1 \delta_1(x) \, dx \\ &= \sum_{m \geq 0} c_m \left( \int_{[0,1]} X_m(x) \, dx + a_{m,0} + a_{m,1} \right) e^{-\lambda_m t} + b_0 + b_1. \end{aligned}$$

$$(u(\cdot, 0), x) = \int_{[0,1]} x \delta_{p_0}(\cdot) \, dx = p_0,$$

$$(u(\cdot, \infty), x) = \int_{[0,1]} x b_0 \delta_0(\cdot) + x b_1 \delta_1(\cdot) \, dx = b_1,$$

$$\begin{aligned} (u, x) &= \int_{[0,1]} x \left( \sum_{m \geq 0} c_m (X_m(x) + a_{m,0} \delta_0(x) + a_{m,1} \delta_1(x)) e^{-\lambda_m t} + b_0 \delta_0(x) + b_1 \delta_1(x) \right) \, dx \\ &= \sum_{m \geq 0} c_m \left( \int_{[0,1]} x X_m(x) \, dx + a_{m,1} \right) e^{-\lambda_m t} + b_1. \end{aligned}$$

$$(u(\cdot, 0), wX_n) = \int_{[0,1]} wX_n \delta_{p_0}(\cdot) \, dx = w(p_0)X_n(p_0),$$

$$\begin{aligned} (u, wX_n) &= \int_{[0,1]} \sum_{m \geq 0} c_m [x(1-x)X_n(x)X_m(x) + a_{m,0}x(1-x)X_n(x)\delta_0(x) + \\ & a_{m,1}x(1-x)X_n(x)\delta_1(x)] e^{-\lambda_m t} + b_0x(1-x)X_n(x)\delta_0(x) + b_1x(1-x)X_n(x)\delta_1(x) \, dx \\ &= c_n \left( \int_{[0,1]} wX_n(x)X_n(x) \, dx \right) e^{-\lambda_n t} = c_n(X_n, wX_n) e^{-\lambda_n t}. \end{aligned}$$

Luego, por las condiciones (22), (23) y (24), se tienen las siguientes relaciones:

$$\begin{aligned}
(u(\cdot, 0), 1) &= (u(\cdot, \infty), 1) \implies b_0 + b_1 = 1, \\
(u(\cdot, 0), x) &= (u(\cdot, \infty), x) \implies b_1 = p_0, \\
(u(\cdot, 0), 1) &= (u, 1) \implies \sum_{m \geq 0} c_m \left( \int_{[0,1]} X_m(x) dx + a_{m,0} + a_{m,1} \right) e^{-\lambda_m t} + b_0 + b_1 = 1, \\
(u(\cdot, 0), x) &= (u, x) \implies \sum_{m \geq 0} c_m \left( \int_{[0,1]} x X_m(x) dx + a_{m,1} \right) e^{-\lambda_m t} + b_1 = p_0, \\
(u, wX_n) &= (u(\cdot, 0), wX_n) e^{-\lambda_n t} \implies c_n (X_n, wX_n) e^{-\lambda_n t} = w(p_0) X_n(p_0) e^{-\lambda_n t}.
\end{aligned}$$

Por tanto, los parámetros quedan determinados como:

$$\begin{aligned}
b_1 &= p_0, & b_0 &= 1 - p_0, \\
a_{m,1} &= - \int_{[0,1]} x X_m(x) dx, & a_{m,0} &= - \int_{[0,1]} (1-x) X_m(x) dx, \\
c_m &= \frac{w(p_0) X_m(p_0)}{(X_m, wX_m)}.
\end{aligned}$$

Por último, para obtener la expresión explícita de la solución, queda calcular el valor de los parámetros  $a_{m,0}$ ,  $a_{m,1}$  y  $c_m$ :

$$(i) \quad a_{m,0} = - \int_{[0,1]} (1-x) X_m(x) dx = -\frac{1}{2}.$$

*Demostración.* Dado que se demostrará por el método de inducción, el primer paso será comprobar que la igualdad se cumple para los casos base:

$$\begin{aligned}
\mathbf{m} = \mathbf{0} &\implies X_0(x) = 1 \implies a_{0,0} = - \int_{[0,1]} (1-x) \cdot 1 dx = -x + \frac{x^2}{2} \Big|_0^1 = -\frac{1}{2}. \\
\mathbf{m} = \mathbf{1} &\implies X_1(x) = 3 - 6x \implies a_{1,0} = - \int_{[0,1]} (1-x)(3-6x) dx = \\
&= -3x + 9 \cdot \frac{x^2}{2} - 6 \cdot \frac{x^3}{3} \Big|_0^1 = -\frac{1}{2}.
\end{aligned}$$

Una vez verificados los casos base, se supondrá como hipótesis de inducción que la igualdad se cumple para  $m-1$  y  $m-2$ , y se probará que entonces, la igualdad también se cumplirá para  $m$ :

Por (18) se tiene que  $X_m(x) = \frac{1}{m} \left[ (2-4x)(m+\frac{1}{2})X_{m-1}(x) - (m+1)X_{m-2}(x) \right]$ ,

luego:

$$\begin{aligned}
& - \int_{[0,1]} (1-x)X_m(x)dx = -\frac{1}{m} \int_{[0,1]} (1-x)(2-4x)(m+\frac{1}{2})X_{m-1}(x)dx + \\
& + \frac{1}{m} \int_{[0,1]} (1-x)(m+1)X_{m-2}(x)dx = \\
& = -\frac{m+\frac{1}{2}}{m} \int_{[0,1]} (2-6x+4x^2)X_{m-1}(x)dx + \\
& + \frac{m+1}{m} \int_{[0,1]} (1-x)X_{m-2}(x)dx.
\end{aligned}$$

Resolviendo separadamente cada una de las integrales de la anterior expresión:

$$\begin{aligned}
& - \int_{[0,1]} (2-6x+4x^2)X_{m-1}(x)dx = - \int_{[0,1]} (2(1-x)-4x+4x^2)X_{m-1}(x)dx = \\
& = -2 \int_{[0,1]} (1-x)X_{m-1}(x)dx + \int_{[0,1]} 4x(1-x)X_{m-1}(x)X_0(x)dx,
\end{aligned}$$

haciendo uso de la hipótesis de inducción y de la ortogonalidad de (21), la integral queda:

$$- \int_{[0,1]} (2-6x+4x^2)X_{m-1}(x)dx = 2 \cdot \left(-\frac{1}{2}\right) + 0 = -1.$$

Por otro lado, haciendo directamente uso de la hipótesis de inducción, la otra integral da como resultado:

$$\int_{[0,1]} (1-x)X_{m-2}(x)dx = \frac{1}{2}.$$

Finalmente, la integral que se tenía por objetivo calcular resulta:

$$- \int_{[0,1]} (1-x)X_m(x)dx = \frac{m+\frac{1}{2}}{m} \cdot (-1) + \frac{m+1}{m} \cdot \frac{1}{2} = -\frac{1}{2}.$$

Por tanto, queda probado que la igualdad se cumple para todo  $m \geq 0$ .  $\square$

$$(\text{II}) \quad a_{m,1} = - \int_{[0,1]} xX_m(x)dx = (-1)^{m+1}\frac{1}{2}.$$

*Demostración.* De forma análoga a la demostración anterior, procediendo por el método de inducción, el primer paso es comprobar que la igualdad se verifica para los casos base:

$$\mathbf{m} = \mathbf{0} \quad \Rightarrow X_0(x) = 1 \Rightarrow a_{0,1} = - \int_{[0,1]} x \cdot 1 dx = - \left. \frac{x^2}{2} \right|_0^1 = (-1)^1 \frac{1}{2}.$$

$$\begin{aligned} \mathbf{m} = \mathbf{1} \quad \Rightarrow X_1(x) = 3 - 6x \Rightarrow a_{1,1} &= - \int_{[0,1]} x(3 - 6x) dx = \\ &= -3 \cdot \left. \frac{x^2}{2} + 6 \cdot \frac{x^3}{3} \right|_0^1 = (-1)^2 \frac{1}{2}. \end{aligned}$$

Una vez comprobada la igualdad para los casos base, se supondrá como hipótesis de inducción que la igualdad se cumple para  $m - 1$  y  $m - 2$ , y se probará entonces, que la igualdad también se cumple para  $m$ :

Por (18) se tiene que  $X_m(x) = \frac{1}{m} [(2 - 4x)(m + \frac{1}{2})X_{m-1}(x) - (m + 1)X_{m-2}(x)]$ , luego:

$$\begin{aligned} - \int_{[0,1]} x X_m(x) dx &= \\ &= - \frac{1}{m} \int_{[0,1]} x(2 - 4x)(m + \frac{1}{2})X_{m-1}(x) dx + \frac{1}{m} \int_{[0,1]} x(m + 1)X_{m-2}(x) dx = \\ &= - \frac{m + \frac{1}{2}}{m} \int_{[0,1]} (2x - 4x^2)X_{m-1}(x) dx + \frac{m + 1}{m} \int_{[0,1]} x X_{m-2}(x) dx. \end{aligned}$$

Calculando cada integral de la expresión anterior por separado:

$$\begin{aligned} - \int_{[0,1]} (2x - 4x^2)X_{m-1}(x) dx &= - \int_{[0,1]} (2x - 4x^2 + 4x - 4x)X_{m-1}(x) dx = \\ &= 2 \int_{[0,1]} x X_{m-1}(x) dx - \int_{[0,1]} 4x X_{m-1}(x) dx. \end{aligned}$$

Utilizando la hipótesis de inducción y la ortogonalidad de (21), se obtiene:

$$- \int_{[0,1]} (2x - 4x^2)X_{m-1}(x) dx = 2 \cdot (-1)^{m+1} \frac{1}{2} - 0 = (-1)^{m+1}.$$

Por otro lado, haciendo uso directamente de la hipótesis de inducción, la otra integral da como resultado:

$$\int_{[0,1]} x X_{m-2}(x) dx = (-1)^m \frac{1}{2}.$$

Por tanto, la integral que se tenía por objetivo resolver resulta:

$$-\int_{[0,1]} x X_m(x) dx = \frac{m + \frac{1}{2}}{m} \cdot (-1)^{m+1} + \frac{m+1}{m} \cdot (-1)^m \frac{1}{2} = (-1)^{m+1} \frac{1}{2}.$$

Así, queda probado que la igualdad se cumple para todo  $m \geq 0$ . □

$$(III) (X_m, wX_m) = \frac{(m+1)(m+2)}{8(m+\frac{3}{2})}.$$

*Demostración.* Para esta demostración se hará uso de la siguiente igualdad, la cual ha sido obtenida de [12](pág. 81 fórmula (4.7.15)):

$$\int_{-1}^1 (Y_n(z))^2 \cdot (1-z^2) dz = \frac{\pi 2^{-2} \Gamma(n+3)}{n!(n+\frac{3}{2})[\Gamma(\frac{3}{2})]^2} = \frac{\frac{\pi}{4}(n+2)!}{n!(n+\frac{3}{2}) \left[\frac{\sqrt{\pi}}{2}\right]^2} = \frac{(n+2)(n+1)}{(n+\frac{3}{2})}.$$

Haciendo el cambio de variable correspondiente para obtener  $X_m(x)$ , es decir, haciendo  $z = 1 - 2x$ , se tiene:

$$\begin{aligned} Y_m(z) &= Y_m(1-2x) = X_m(x), \\ 1-z^2 &= 1-(1-2x)^2 = 1-1+4x-4x^2 = 4x(1-x), \\ dz &= -2dx \implies dx = -\frac{1}{2}dz, \end{aligned}$$

y los límites de integración quedan:

$$z = 1 - 2x \implies x = \frac{1-z}{2} \implies \begin{cases} z = -1 \implies x = \frac{1-(-1)}{2} = 1 \\ z = 1 \implies x = \frac{1-1}{2} = 0 \end{cases}$$

Por tanto, se tiene:

$$\begin{aligned} \int_{-1}^1 (Y_m(z))^2 \cdot (1-z^2) dz &= -2 \int_1^0 (X_m(x))^2 \cdot 4x(1-x) \cdot \left(-\frac{1}{2}\right) dz = \\ &= -2 \cdot 4 \cdot (-1) \int_0^1 x(1-x)(X_m(x))^2 dx = 8(X_m, wX_m), \end{aligned}$$

de donde se deduce entonces que:

$$(X_m, wX_m) = \frac{(m+2)(m+1)}{8(m+\frac{3}{2})}.$$

□

Finalmente, una vez calculados los coeficientes, se tiene que la solución de la ecuación resulta:

$$\begin{aligned}
u(x, t) = & \sum_{m \geq 0} c_m X_m(x) e^{-\lambda_m t} + \left( 1 - p_0 + \sum_{m \geq 0} c_m a_{m,0} e^{-\lambda_m t} \right) \delta_0(x) + \\
& + \left( p_0 + \sum_{m \geq 0} c_m a_{m,1} e^{-\lambda_m t} \right) \delta_1(x),
\end{aligned} \tag{25}$$

donde cada  $X_m(x)$  es un polinomio de Gegenbauer,

$$\begin{aligned}
\lambda_m &= \frac{(m+1)(m+2)}{2}, & a_{m,0} &= -\frac{1}{2}, \\
a_{m,1} &= (-1)^{m+1} \frac{1}{2}, & c_m &= \frac{8w(p_0)X_m(p_0)(m+\frac{3}{2})}{(m+1)(m+2)}.
\end{aligned}$$

*Paso 4. Verificación de la solución:*

Ahora queda probar que la solución  $u$  construida satisface las condiciones (15, 16, 17). En primer lugar, debido a que cuando  $x \in (0, 1)$ ,  $u = u_0$ , se tiene que  $u$  satisface la ecuación de Fokker-Planck (15):

$$\begin{aligned}
Lu &= L \left( \sum_{m \geq 0} c_m X_m(x) e^{-\lambda_m t} \right) = \sum_{m \geq 0} c_m L(X_m(x)) e^{-\lambda_m t} = \\
&= \sum_{m \geq 0} c_m X_m(x) (-\lambda_m) e^{-\lambda_m t} = u_t \quad \text{en } (0, 1) \times (0, \infty).
\end{aligned}$$

Además, a partir de la representación (25) se obtiene:

$$\begin{aligned}
(u, 1) &= \sum_{m \geq 0} c_m \left( \int_{[0,1]} X_m(x) dx + a_{m,0} + a_{m,1} \right) e^{-\lambda_m t} + 1 - p_0 + p_0 = \\
&= \sum_{m \geq 0} c_m \left( \int_{[0,1]} X_m(x) dx - \int_{[0,1]} (1-x) X_m(x) dx - \int_{[0,1]} x X_m(x) dx \right) e^{-\lambda_m t} + \\
&+ 1 - p_0 + p_0 = 1, \\
(u, x) &= \sum_{m \geq 0} c_m \left( \int_{[0,1]} x X_m(x) dx + a_{m,1} \right) e^{-\lambda_m t} + p_0 = \\
&= \sum_{m \geq 0} c_m \left( \int_{[0,1]} x X_m(x) dx - \int_{[0,1]} x X_m(x) dx \right) e^{-\lambda_m t} + p_0 = p_0,
\end{aligned} \tag{26}$$

$$\begin{aligned}(u, wX_n) &= c_n(X_n, wX_n)e^{-\lambda_n t} = \frac{w(p_0)X_n(p_0)}{(X_n, wX_n)}(X_n, wX_n)e^{-\lambda_n t} = \\ &= w(p_0)X_n(p_0)e^{-\lambda_n t},\end{aligned}$$

de donde se deduce que:

$$\begin{aligned}(u(\cdot, 0), 1) &= 1 = (\delta_{p_0}, 1), \\ (u(\cdot, 0), x) &= p_0 = (\delta_{p_0}, x), \\ (u(\cdot, 0), wX_n) &= w(p_0)X_n(p_0) = (\delta_{p_0}, wX_n).\end{aligned}$$

Dado que  $\{1, x, \{wX_n\}_{n \geq 0}\}$  es una base de  $H_0$  (por serlo  $\{X_n\}_{n \geq 0}$ ), tomando  $\phi \in H_0$  se tiene:

$$\phi = c_0 \cdot 1 + c_1 \cdot x + \sum_{m \geq 0} c_{m+2} wX_m \quad \text{con } c_m \in \mathbb{R}, \forall m \geq 0.$$

Luego:

$$\begin{aligned}(u(\cdot, 0), \phi) &= (u(\cdot, 0), c_0 \cdot 1 + c_1 \cdot x + \sum_{m \geq 0} c_{m+2} wX_m) = \\ &= c_0(u(\cdot, 0), 1) + c_1(u(\cdot, 0), x) + \sum_{m \geq 0} c_{m+2}(u(\cdot, 0), wX_m) = \\ &= c_0(\delta_{p_0}, 1) + c_1(\delta_{p_0}, x) + \sum_{m \geq 0} c_{m+2}(\delta_{p_0}, wX_m) = \\ &= (\delta_{p_0}, c_0 \cdot 1 + c_1 \cdot x + \sum_{m \geq 0} c_{m+2} wX_m) = (\delta_{p_0}, \phi) \quad \forall \phi \in H_0.\end{aligned}$$

Es decir,  $u(\cdot, 0) = \delta_{p_0} \in H$  y, por tanto,  $u$  satisface la condición (16).

Finalmente, de (26) se tienen también las siguientes relaciones:

$$(u_t, 1) = \int_{[0,1]} \frac{\partial}{\partial t}(u \cdot 1) dx = \frac{\partial}{\partial t} \int_{[0,1]} (u \cdot 1) dx = \frac{\partial}{\partial t}(u, 1) = \frac{\partial}{\partial t}(1) = 0 = (u, L^*(1)),$$

$$(u_t, x) = \int_{[0,1]} \frac{\partial}{\partial t}(u \cdot x) dx = \frac{\partial}{\partial t} \int_{[0,1]} (u \cdot x) dx = \frac{\partial}{\partial t}(u, x) = \frac{\partial}{\partial t}(p_0) = 0 = (u, L^*(x)),$$

$$\begin{aligned}(u_t, wX_n) &= \int_{[0,1]} \frac{\partial}{\partial t}(u \cdot wX_n) dx = \frac{\partial}{\partial t} \int_{[0,1]} (u \cdot wX_n) dx = \frac{\partial}{\partial t}(u, wX_n) = \\ &= \frac{\partial}{\partial t}(w(p_0)X_n(p_0)e^{-\lambda_n t}) = (-\lambda_n)w(p_0)X_n(p_0)e^{-\lambda_n t} = \\ &= -\lambda_n(u, wX_n) = (u, L^*(wX_n)).\end{aligned}$$

Dado que  $\{1, x, \{wX_n\}_{n \geq 0}\}$  es una base de  $H_0$ , para cualquier función  $\phi \in H_0$  se sigue que:

$$\phi = c_0 \cdot 1 + c_1 \cdot x + \sum_{m \geq 0} c_{m+2} wX_m \quad \text{con } c_m \in \mathbb{R}, \forall m \geq 0.$$

Y como  $L^*$  es un operador lineal, se tiene:

$$\begin{aligned} (u_t, \phi) &= (u_t, c_0 \cdot 1 + c_1 \cdot x + \sum_{m \geq 0} c_{m+2} wX_m) = \\ &= c_0(u_t, 1) + c_1(u_t, x) + \sum_{m \geq 0} c_{m+2}(u_t, wX_m) = \\ &= c_0(u, L^*(1)) + c_1(u, L^*(x)) + \sum_{m \geq 0} c_{m+2}(u, L^*(wX_m)) = \\ &= (u, L^*(c_0 \cdot 1 + c_1 \cdot x + \sum_{m \geq 0} c_{m+2} wX_m)) = (u, L^*(\phi)) \quad \forall \phi \in H_0. \end{aligned}$$

Es decir,  $u$  satisface la condición (17).

Por lo tanto,  $u$  es una solución de la ecuación de Fokker-Planck asociada al modelo de Wright-Fisher.

*Paso 5. Unicidad de solución:*

Se puede ver de forma sencilla que esta solución es única. En efecto, suponiendo que  $u_1$  y  $u_2$  son dos soluciones de la ecuación de Fokker-Planck asociada al modelo de Wright-Fisher, entonces  $u = u_1 - u_2$  satisface:

$$\begin{aligned} u_t &= (u_1)_t - (u_2)_t = Lu_1 - Lu_2 = Lu \quad \text{en } (0, 1) \times (0, \infty), \\ u(x, 0) &= u_1(x, 0) - u_2(x, 0) = \delta_{p_0}(x) - \delta_{p_0}(x) = 0 \quad \text{en } (0, 1), \\ (u_t, \phi) &= ((u_1)_t, \phi) - ((u_2)_t, \phi) = (u_1, L^*(\phi)) - (u_2, L^*(\phi)) = \\ &= (u_1 - u_2, L^*(\phi)) = (u, L^*(\phi)), \quad \forall \phi \in H_0. \end{aligned}$$

Por tanto, se tiene:

$$\begin{aligned} (u_t, 1) &= (u, L^*(1)) = 0 \Rightarrow (u, 1) = (u(\cdot, 0), 1) = 0, \\ (u_t, x) &= (u, L^*(x)) = 0 \Rightarrow (u, x) = (u(\cdot, 0), x) = 0, \\ (u_t, wX_n) &= (u, L^*(wX_n)) = -\lambda_n(u, wX_n) \Rightarrow (u, wX_n) = (u(\cdot, 0), wX_n) e^{-\lambda_n t} = 0. \end{aligned}$$

Dado que  $\{1, x, \{wX_n\}_{n \geq 0}\}$  es una base de  $H_0$ , se obtiene que, para toda función  $\phi \in H_0$ , se cumple  $(u, \phi) = 0$ , de donde se deduce que  $u = 0$ , y por tanto, ambas soluciones son la misma.

En conjunto, se obtiene el siguiente resultado principal:

**Teorema 1.** *La ecuación de Fokker-Planck asociada al modelo de Wright-Fisher posee una única solución.*

## 4. Propiedades del proceso

En esta última sección se van a estudiar y calcular, del mismo modo que en [13], algunas medidas de centralización de algunas de las propiedades derivadas de la evolución del proceso  $\{X_t\}_{t \geq 0}$ , como por ejemplo: el tiempo de absorción, la fijación de un alelo o la coexistencia de ambos, y la heterogeneidad.

Además, cabe destacar que, gracias a la solución obtenida en la sección anterior, es posible conseguir de forma explícita las siguientes medidas. A continuación, se verá cómo obtener dichas expresiones:

### 4.1. Los momentos de orden $n$ centrados en el origen

Para seguir entendiendo cómo funciona la evolución del proceso, puede ser de utilidad saber la expresión explícita para calcular los momentos de orden  $n$ :  $m_n(t)$ . Para ello, en primer lugar se demostrará por el método de inducción la siguiente igualdad:

$$\int_{[0,1]} x^n X_{m-1}(x) dx = (-1)^m \frac{1}{2} \left[ \frac{(n-1) \dots (n-m)}{(n+1) \dots (n+m)} - 1 \right] \quad \forall m \geq 1.$$

*Demostración.* Dado que se trata de una demostración por el método de inducción, el primer paso es comprobar los casos base:

$$\mathbf{m = 1} \quad \Rightarrow X_0(x) = 1 \Rightarrow \int_{[0,1]} x^n dx = \frac{1}{n+1} = (-1) \cdot \frac{1}{2} \cdot \left[ \frac{(n-1)}{(n+1)} - 1 \right].$$

$$\mathbf{m = 2} \quad \Rightarrow X_1(x) = 3 - 6x \Rightarrow \int_{[0,1]} x^n (3 - 6x) dx = \frac{3}{n+1} - \frac{6}{n+2} = \frac{-3n}{(n+1)(n+2)} = (-1)^2 \cdot \frac{1}{2} \cdot \left[ \frac{(n-1)(n-2)}{(n+1)(n+2)} - 1 \right].$$

Una vez verificados los casos base, se supondrá como hipótesis de inducción que la igualdad se cumple para  $m-2$  y  $m-3$ , y se probará que entonces, la igualdad también se cumplirá para  $m-1$ :

Por (18) se tiene que  $X_{m-1}(x) = \frac{1}{m-1} \left[ (2-4x)(m-\frac{1}{2})X_{m-2}(x) - mX_{m-3}(x) \right]$ , lue-

go:

$$\begin{aligned}
\int_{[0,1]} x^n X_{m-1}(x) dx &= 2 \cdot \frac{m - \frac{1}{2}}{m - 1} \int_{[0,1]} x^n X_{m-2}(x) dx - \\
&- 4 \cdot \frac{m - \frac{1}{2}}{m - 1} \int_{[0,1]} x^{n+1} X_{m-2}(x) dx - \frac{m}{m - 1} \int_{[0,1]} x^n X_{m-3}(x) dx \stackrel{H.I.}{=} \\
&= \frac{m - \frac{1}{2}}{m - 1} \left( (-1)^{m-1} \left[ \frac{(n-1) \dots (n-m+1)}{(n+1) \dots (n+m-1)} - 1 \right] \right) - \\
&- 2 \cdot \frac{m - \frac{1}{2}}{m - 1} \left( (-1)^{m-1} \left[ \frac{n \dots (n-m+2)}{(n+2) \dots (n+m)} - 1 \right] \right) - \\
&- \frac{m}{m - 1} \left( (-1)^{m-2} \cdot \frac{1}{2} \left[ \frac{(n-1) \dots (n-m+2)}{(n+1) \dots (n+m-2)} - 1 \right] \right) = \\
&= (-1)^m \cdot \frac{1}{2} \left[ 1 \cdot \left( \frac{2m-1}{m-1} - \frac{4m-2}{m-1} + \frac{m}{m-1} \right) - \right. \\
&- \frac{(n-1) \dots (n-m+2)}{(n+1) \dots (n+m)} \cdot \left( \frac{(2m-1)(n-m+1)(n+m)}{m-1} - \right. \\
&- \left. \left. \frac{(4m-2)n(n+1)}{m-1} + \frac{m(n+m-1)(n+m)}{m-1} \right) \right] = \\
&= (-1)^m \cdot \frac{1}{2} \left[ 1 \cdot (-1) - \frac{(n-1) \dots (n-m+2)}{(n+1) \dots (n+m)} \cdot \frac{(1-m)(n-m+1)(n-m)}{m-1} \right] = \\
&= (-1)^m \frac{1}{2} \left[ \frac{(n-1) \dots (n-m)}{(n+1) \dots (n+m)} - 1 \right].
\end{aligned}$$

Por tanto, queda probado que la igualdad se cumple  $\forall m \geq 1$ . □

Ahora, teniendo en cuenta dicho resultado, se tiene que el momento de orden  $n$

es:

$$\begin{aligned}
m_n(t) &= (u, x^n) = \\
&= \int_{[0,1]} x^n \left[ \sum_{m=0}^{\infty} c_m X_m(x) e^{-\lambda_m t} + \left( 1 - p_0 + \sum_{m=0}^{\infty} c_m a_{m,0} e^{-\lambda_m t} \right) \delta_0(x) + \right. \\
&\quad \left. + \left( p_0 + \sum_{m=0}^{\infty} c_m a_{m,1} e^{-\lambda_m t} \right) \delta_1(x) \right] dx = \\
&= \sum_{m=0}^{\infty} c_m \left( \int_{[0,1]} x^n X_m(x) dx \right) e^{-\lambda_m t} + \left( p_0 + \sum_{m=0}^{\infty} c_m a_{m,1} e^{-\lambda_m t} \right) = \\
&= p_0 + \sum_{i=1}^{\infty} c_{i-1} \left( \int_{[0,1]} x^n X_{i-1}(x) dx + a_{i-1,1} \right) e^{-\lambda_{i-1} t} = \\
&= p_0 + \sum_{i=1}^{\infty} \frac{2(2i+1)}{i(i+1)} p_0 (1-p_0) (-1)^i \cdot X_{i-1}(p_0) \frac{(n-1) \dots (n-i)}{(n+1) \dots (n+i)} e^{-\frac{i(i+1)}{2} t},
\end{aligned}$$

donde, para la última igualdad, se ha tenido en cuenta que:

$$\begin{aligned}
c_{i-1} &= \frac{8p_0(1-p_0)X_{i-1}(p_0)(i+\frac{1}{2})}{i(i+1)}, \\
\lambda_{i-1} &= \frac{i(i+1)}{2}, \\
\int_{[0,1]} x^n X_{i-1}(x) dx + a_{i-1,1} &= (-1)^i \frac{1}{2} \left[ \frac{(n-1) \dots (n-i)}{(n+1) \dots (n+i)} - 1 \right] + (-1)^i \frac{1}{2} = \\
&= (-1)^i \frac{1}{2} \frac{(n-1) \dots (n-i)}{(n+1) \dots (n+i)}.
\end{aligned}$$

## 4.2. Tiempo de absorción

Se define *tiempo de absorción* como el tiempo que transcurre hasta que en la población sólo queda un tipo de alelo. Ahora, es interesante calcular entorno a qué valor estará este tiempo de absorción.

Sea  $V_0 := \{0, 1\}$  el dominio que representa una población de un alelo, donde 0 corresponde a la pérdida del alelo  $A_1$ , esto es, la fijación del alelo  $A_2$ , y 1 corresponde a la situación contraria. Se denota por

$$T(p_0) = \inf\{t > 0 : X_t \in V_0 | X_0 = p_0\}$$

al primer instante en el que a la población sólo le queda un tipo de alelo, es decir, cuando ocurre la absorción. Nótese que  $T(p_0)$  es una variable aleatoria continua

que toma valores en  $[0, \infty)$  con función de densidad denotada por  $\phi(t, p_0)$ . Como el conjunto de absorción  $V_0$  es invariante bajo el proceso  $X_t$ , es decir, si  $X_s \in V_0$  entonces  $X_t \in V_0$  para todo  $t \geq s$ , se tiene que:

$$P(T(p_0) \leq t) = P(X_t \in V_0 | X_0 = p_0).$$

Utilizando esta igualdad y denotando por  $F_T(t)$  a la función de distribución de  $T(p_0)$ , resulta:

$$F_T(t) = P(T(p_0) \leq t) = P(X_t \in V_0 | X_0 = p_0) \Rightarrow \frac{\partial P(X_t \in V_0 | X_0 = p_0)}{\partial t} = \phi(t, p_0).$$

Por otra parte, dado que:

$$P(X_t \in V_0 | X_0 = p_0) = \int_{V_0} u(x, p_0, t) dx,$$

cambiando el orden de la integral y la derivada, se obtiene que:

$$\phi(t, p_0) = \int_{V_0} \frac{\partial}{\partial t} u(x, p_0, t) dx.$$

De esta forma, la esperanza para el tiempo de absorción es:

$$\begin{aligned} E[T(p_0)] &= \int_0^\infty t \phi(t, p_0) dt = \int_0^\infty t \left( \int_{V_0} \frac{\partial}{\partial t} u(x, p_0, t) dx \right) dt = \\ &= \int_{V_0} \left( \int_0^\infty t \frac{\partial}{\partial t} u(x, t) dt \right) dx = \\ &= \int_{V_0} \left( \int_0^\infty t \frac{\partial}{\partial t} \left[ \sum_{m=0}^\infty c_m X_m(x) e^{-\lambda_m t} + \left( 1 - p_0 + \sum_{m=0}^\infty c_m a_{m,0} e^{-\lambda_m t} \right) \delta_0(x) + \right. \right. \\ &\quad \left. \left. + \left( p_0 + \sum_{m=0}^\infty c_m a_{m,1} e^{-\lambda_m t} \right) \delta_1(x) \right] dt \right) dx = \\ &= \sum_{m=0}^\infty \int_{V_0} (-\lambda_m) c_m (X_m(x) + a_{m,0} \delta_0(x) + a_{m,1} \delta_1(x)) \left( \int_0^\infty t e^{-\lambda_m t} dt \right) dx. \end{aligned}$$

Calculando por separado las integrales de la anterior expresión:

$$\begin{aligned} \int_{V_0} (-\lambda_m) c_m X_m(x) dx &= c_m \int_{V_0} L X_m(x) dx = c_m \int_{V_0} \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} (x(1-x) X_m(x)) dx = \\ &= c_m \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} \int_{V_0} x(1-x) X_m(x) dx = 0, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \int_{V_0} (-\lambda_m) c_m a_{m,0} \delta_0(x) dx &= -\lambda_m c_m a_{m,0}, \\ \int_{V_0} (-\lambda_m) c_m a_{m,1} \delta_1(x) dx &= -\lambda_m c_m a_{m,1}, \\ \int_0^\infty t e^{-\lambda_m t} dt &= \left. \frac{-t e^{-\lambda_m t}}{\lambda_m} \right]_0^\infty + \int_0^\infty \frac{e^{-\lambda_m t}}{\lambda_m} dt = \left. -\frac{1}{\lambda_m^2} e^{-\lambda_m t} \right]_0^\infty = \frac{1}{\lambda_m^2}, \end{aligned}$$

la esperanza para el tiempo de absorción resulta:

$$\begin{aligned} E[T(p_0)] &= -\sum_{m=0}^{\infty} \frac{1}{\lambda_m} c_m (a_{m,0} + a_{m,1}) = -\sum_{m=0}^{\infty} \frac{1}{\lambda_m} c_m \left(-\frac{1}{2} + (-1)^{m+1} \frac{1}{2}\right) = \\ &= \sum_{m=0}^{\infty} \frac{1}{\lambda_{2m}} c_{2m} = \sum_{m=0}^{\infty} \frac{16p_0(1-p_0)(2m+\frac{3}{2})}{(2m+1)^2(2m+2)^2} X_{2m}(p_0), \end{aligned}$$

donde, para la última igualdad, se ha tenido en cuenta que:

$$\begin{aligned} c_{2m} &= \frac{8p_0(1-p_0)X_{2m}(p_0)(2m+\frac{3}{2})}{(2m+1)(2m+2)}, \\ \lambda_{2m} &= \frac{(2m+1)(2m+2)}{2}. \end{aligned}$$

De forma análoga, el momento de orden 2 es:

$$\begin{aligned} E[(T(p_0))^2] &= \int_0^\infty t^2 \phi(t, p_0) dt = \int_0^\infty t^2 \left( \int_{V_0} \frac{\partial}{\partial t} u(x, p_0, t) dx \right) dt = \\ &= \int_{V_0} \left( \int_0^\infty t^2 \frac{\partial}{\partial t} u(x, t) dt \right) dx = \\ &= \sum_{m=0}^{\infty} \int_{V_0} (-\lambda_m) c_m (X_m(x) + a_{m,0} \delta_0(x) + a_{m,1} \delta_1(x)) \left( \int_0^\infty t^2 e^{-\lambda_m t} dt \right) dx. \end{aligned}$$

Teniendo en cuenta los resultados de las integrales ya calculadas y resolviendo la nueva integral de la anterior expresión:

$$\int_0^\infty t^2 e^{-\lambda_m t} dt = \left. \frac{-t^2 e^{-\lambda_m t}}{\lambda_m} \right]_0^\infty + \frac{2}{\lambda_m} \int_0^\infty t e^{-\lambda_m t} dt = \frac{2}{\lambda_m} \cdot \frac{1}{\lambda_m^2} = \frac{2}{\lambda_m^3},$$

el momento de orden 2 para el tiempo de absorción resulta:

$$\begin{aligned} E[(T(p_0))^2] &= - \sum_{m=0}^{\infty} \frac{2}{\lambda_m^2} c_m (a_{m,0} + a_{m,1}) = - \sum_{m=0}^{\infty} \frac{2}{\lambda_m^2} c_m \left(-\frac{1}{2} + (-1)^{m+1} \frac{1}{2}\right) = \\ &= \sum_{m=0}^{\infty} \frac{2}{\lambda_{2m}^2} c_{2m} = \sum_{m=0}^{\infty} \frac{64p_0(1-p_0)(2m + \frac{3}{2})}{(2m+1)^3(2m+2)^3} X_{2m}(p_0), \end{aligned}$$

donde, para la última igualdad, se ha tenido en cuenta que:

$$\begin{aligned} c_{2m} &= \frac{8p_0(1-p_0)X_{2m}(p_0)(2m + \frac{3}{2})}{(2m+1)(2m+2)}, \\ \lambda_{2m} &= \frac{(2m+1)(2m+2)}{2}. \end{aligned}$$

### 4.3. Probabilidad de fijación y probabilidad de coexistencia

Se ha visto que la absorción engloba dos situaciones: la desaparición del alelo  $A_2$ , es decir, la fijación del alelo  $A_1$ , o por el contrario, la pérdida de  $A_1$ , es decir, la fijación del alelo  $A_2$ . La pregunta que surge entonces es con qué probabilidad ocurrirá cada una de estas situaciones. A continuación, se da la respuesta a esta pregunta.

La probabilidad de fijación para  $A_2$  es:

$$\begin{aligned} P(X_t = 0 | X_0 = p_0) &= \int_{\{0\}} u(x, t) dx = \\ &= \int_{\{0\}} \sum_{m=0}^{\infty} c_m X_m(x) e^{-\lambda_m t} + \left(1 - p_0 + \sum_{m=0}^{\infty} c_m a_{m,0} e^{-\lambda_m t}\right) \delta_0(x) + \\ &+ \left(p_0 + \sum_{m=0}^{\infty} c_m a_{m,1} e^{-\lambda_m t}\right) \delta_1(x) dx = \\ &= \sum_{m=0}^{\infty} c_m \frac{-1}{\lambda_m} \int_{\{0\}} -\lambda_m X_m(x) dx \cdot e^{-\lambda_m t} + \int_{\{0\}} \left(1 - p_0 + \sum_{m=0}^{\infty} c_m a_{m,0} e^{-\lambda_m t}\right) \delta_0(x) dx + \\ &+ \int_{\{0\}} \left(p_0 + \sum_{m=0}^{\infty} c_m a_{m,1} e^{-\lambda_m t}\right) \delta_1(x) dx = \\ &= 1 - p_0 + \sum_{m=0}^{\infty} c_m a_{m,0} e^{-\lambda_m t} = 1 - p_0 - \frac{1}{2} \sum_{m=0}^{\infty} \frac{8p_0(1-p_0)(m + \frac{3}{2})}{(m+1)(m+2)} X_m(p_0) e^{-\lambda_m t}. \end{aligned}$$

Análogamente, la probabilidad de fijación para  $A_1$  es:

$$\begin{aligned}
P(X_t = 1 | X_0 = p_0) &= \int_{\{1\}} u(x, t) dx = \\
&= \int_{\{1\}} \sum_{m=0}^{\infty} c_m X_m(x) e^{-\lambda_m t} + \left( 1 - p_0 + \sum_{m=0}^{\infty} c_m a_{m,0} e^{-\lambda_m t} \right) \delta_0(x) + \\
&+ \left( p_0 + \sum_{m=0}^{\infty} c_m a_{m,1} e^{-\lambda_m t} \right) \delta_1(x) dx = \\
&= p_0 + \sum_{m=0}^{\infty} c_m a_{m,1} e^{-\lambda_m t} = p_0 + \frac{1}{2} \sum_{m=0}^{\infty} (-1)^{m+1} \frac{8p_0(1-p_0)(m + \frac{3}{2})}{(m+1)(m+2)} X_m(p_0) e^{-\lambda_m t}.
\end{aligned}$$

En contraposición, otra cuestión interesante es saber con qué probabilidad se va a dar la coexistencia de los dos alelos,  $A_1$  y  $A_2$ :

$$\begin{aligned}
P(X_t \in (0, 1) | X_0 = p_0) &= \int_{(0,1)} u(x, t) dx = \int_{(0,1)} \sum_{m=0}^{\infty} c_m X_m(x) e^{-\lambda_m t} + \\
&+ \left( 1 - p_0 + \sum_{m=0}^{\infty} c_m a_{m,0} e^{-\lambda_m t} \right) \delta_0(x) + \left( p_0 + \sum_{m=0}^{\infty} c_m a_{m,1} e^{-\lambda_m t} \right) \delta_1(x) dx = \\
&= \sum_{m=0}^{\infty} c_m \int_{(0,1)} X_m(x) dx \cdot e^{-\lambda_m t}.
\end{aligned}$$

Resolviendo la integral de la anterior expresión:

$$\begin{aligned}
\int_{(0,1)} X_m(x) dx &= \int_{[0,1]} X_m(x) dx - \int_{\{0\} \cup \{1\}} X_m(x) dx = \int_{[0,1]} (1-x+x) X_m(x) dx = \\
&= -a_{m,0} - a_{m,1} = \frac{1}{2} + (-1)^m \frac{1}{2} = \begin{cases} 0 & \text{si } m \text{ es impar} \\ 1 & \text{si } m \text{ es par} \end{cases}
\end{aligned}$$

Luego, se obtiene que la probabilidad de coexistencia es

$$\begin{aligned}
P(X_t \in (0, 1) | X_0 = p_0) &= \sum_{m=0}^{\infty} c_{2m} e^{-\lambda_{2m} t} = \\
&= \sum_{m=0}^{\infty} \frac{8p_0(1-p_0)(2m + \frac{3}{2})}{(2m+1)(2m+2)} X_{2m}(p_0) e^{-\lambda_{2m} t}.
\end{aligned}$$

## Observación.

1. Tal y como debería, las tres probabilidades anteriores suman 1:

$$\begin{aligned} P(X_t \in [0, 1] | X_0 = p_0) &= \\ &= P(X_t = 0 | X_0 = p_0) + P(X_t = 1 | X_0 = p_0) + P(X_t \in (0, 1) | X_0 = p_0) = \\ &= 1 - p_0 - \frac{1}{2} \sum_{m=0}^{\infty} \frac{8p_0(1-p_0)(m + \frac{3}{2})}{(m+1)(m+2)} X_m(p_0) e^{-\lambda_m t} + \\ &+ p_0 + \frac{1}{2} \sum_{m=0}^{\infty} (-1)^{m+1} \frac{8p_0(1-p_0)(m + \frac{3}{2})}{(m+1)(m+2)} X_m(p_0) e^{-\lambda_m t} + \\ &+ \sum_{m=0}^{\infty} \frac{8p_0(1-p_0)(2m + \frac{3}{2})}{(2m+1)(2m+2)} X_{2m}(p_0) e^{-\lambda_{2m} t} = \\ &= 1 - \sum_{m=0}^{\infty} \frac{8p_0(1-p_0)(2m + \frac{3}{2})}{(2m+1)(2m+2)} X_{2m}(p_0) e^{-\lambda_{2m} t} + \\ &+ \sum_{m=0}^{\infty} \frac{8p_0(1-p_0)(2m + \frac{3}{2})}{(2m+1)(2m+2)} X_{2m}(p_0) e^{-\lambda_{2m} t} = 1. \end{aligned}$$

2. Con el paso del tiempo,  $P(X_t = 0 | X_0 = p_0)$  y  $P(X_t = 1 | X_0 = p_0)$  tienden a  $1 - p_0$  y a  $p_0$ , respectivamente. Sin embargo, la probabilidad de coexistencia de los dos alelos tiende a 0 con el paso de las generaciones.

## 4.4. Heterocigosidad

Dado que la población termina siendo homocigótica, es decir, los individuos heterocigóticos se extinguen, un aspecto interesante es analizar la rapidez con la que esto ocurre. Para ello, es necesario el concepto de heterocigosidad (o heterogeneidad), el cual se define como la probabilidad de existir heterocigotos para un locus en particular. Así, puesto que  $X_t = \frac{Y_{2Nt}}{2N}$  describe el número relativo de alelos de tipo  $A_1$  que hay en la población en la  $2Nt$ -ésima generación, la probabilidad  $H_t$  de que en un mismo locus cualquier par de alelos sean diferentes entre sí viene dada por:

$$H_t = 2X_t(1 - X_t),$$

ya que hay dos casos equiprobables: que el primer alelo sea  $A_1$  y el segundo  $A_2$ , o al contrario.

De hecho, como  $H_t$  es una transformación de la variable aleatoria  $X_t$ , se tiene que

$H_t$  también es una variable aleatoria y, así, su esperanza resulta:

$$\begin{aligned} E[H_t] &= \int_{[0,1]} 2x(1-x)u(x,t)dx = \int_{[0,1]} 2x(1-x) \cdot 1 \cdot u(x,t)dx = 2(u, wX_0) = \\ &= 2(c_0X_0, wX_0)e^{-\lambda_0 t} = 2c_0 \int_{[0,1]} x(1-x)dx \cdot e^{-\lambda_0 t} = 2c_0 \left[ \frac{x^2}{2} - \frac{x^3}{3} \right]_0^1 e^{-\lambda_0 t} = \\ &= 2c_0 \frac{1}{6} e^{-\lambda_0 t} = 2 \cdot \frac{8w(p_0)X_0(p_0)\frac{3}{2}}{2} \cdot \frac{1}{6} e^{-t} = 2w(p_0)X_0(p_0)e^{-t}. \end{aligned}$$

Como  $X_0(p_0) = 1$  y:

$$E[H_0] = \int_{[0,1]} 2x(1-x)u(x,0)dx = \int_{[0,1]} 2x(1-x)\delta_{p_0}(x)dx = 2w(p_0),$$

se obtiene que

$$E[H_t] = E[H_0]e^{-t}.$$

Por tanto, se deduce que la heterocigosidad decrece exponencialmente hacia 0 con el paso de las generaciones.

## 5. Conclusiones

Uno de los aspectos importantes a destacar de este trabajo es lo significativo que ha resultado el paso de un proceso discreto a una aproximación por un proceso continuo. Esto ha permitido estudiar el comportamiento en función del tiempo de la frecuencia alélica que se ha considerado, pues de este modo, se ha podido manejar una función continua, la cual representaba la función de densidad de dicha frecuencia.

Durante el estudio de esta frecuencia alélica, se ha tratado la solución propuesta en [13], la cual ofrece mejoras respecto de la solución obtenida por Kimura en [6]. Esencialmente, se trata de la misma solución en el intervalo  $(0, 1)$ , sin embargo, esta nueva solución refleja las transiciones desde la presencia de ambos alelos a la pérdida irreversible de uno de ellos. De este modo, mientras que esta solución deforma continuamente el estado inicial  $\delta_{p_0}(x)$  a  $p_0\delta_1(x) + (1-p_0)\delta_0(x)$  a medida que avanza el tiempo desde 0 hasta  $\infty$ , en el trabajo de Kimura se asumía que el estado de absorción se alcanzaba, pero no se conocía cómo llegaba el proceso hasta ese estado.

Obsérvese que esta mejora la aporta el considerar una solución dependiente de parámetros y hallar dichos parámetros teniendo en cuenta la nueva condición (17), tal y como se ha llevado a cabo.

Además, una ventaja que ofrece es poder calcular de forma explícita y sencilla las probabilidades de interés del proceso. Así, por ejemplo, aunque por ambos métodos

se llega al mismo resultado, en este trabajo se han calculado los momentos de orden  $n$  mediante su definición, mientras que, para ello, en la investigación de Kimura se resuelve la ecuación (7), lo cual resulta más complejo.

Por último, nótese que, aunque en este trabajo se ha tratado la evolución de la frecuencia relativa de un alelo, no se ha conseguido conocer el valor exacto de esta frecuencia en función del tiempo, sino que se ha conseguido conocer solo su densidad de probabilidad. Realmente, aunque no se conoce el valor exacto (salvo en el instante inicial), se ha visto que su función de densidad aporta suficiente información para entender cómo evoluciona esta frecuencia y obtener las probabilidades de ciertos sucesos de importancia, como la pérdida de uno de los alelos o el tiempo de absorción.

## Apéndice A

Durante el desarrollo de este trabajo se ha hecho uso de la siguiente afirmación: “Los polinomios son densos en el espacio de funciones de cuadrado integrable en el intervalo unidad”. Para demostrar este resultado, son necesarios los siguientes teoremas auxiliares, cuya demostración se puede consultar en [1] (pág. 105, teorema 1.12.30) y [10](pág.69, teorema 3.14), respectivamente.

**Teorema 2** (Teorema de aproximación de Weierstrass). *Toda función continua en un intervalo compacto  $K$  puede ser aproximada uniformemente por polinomios; es decir, el conjunto de los polinomios de una variable es denso en el espacio de funciones  $(C(K), \|\cdot\|_\infty)$ .*

El anterior teorema indica que, si  $f$  es una función continua, entonces existe un polinomio de una variable  $q(x)$  tal que, para  $\epsilon > 0$ , se tiene  $\|f - q\|_\infty < \epsilon$ .

**Teorema 3.** *Sea un espacio topológico  $X$ , entonces para cualquier  $\epsilon > 0$  y para toda función  $f \in L^2(X)$ , existe una función continua  $g \in C(X)$  tal que  $\|f - g\|_2 < \epsilon$ .*

Ahora, ya puede verse el resultado (obtenido de [11]) que probará la afirmación citada. Para ello, simplemente habrá que tomar como  $K$  el intervalo unidad.

**Teorema 4.** *Sea  $K$  un intervalo compacto, el conjunto de los polinomios es denso en el espacio de funciones de cuadrado integrable:  $L^2(K)$ .*

*Demostración.* Dado  $\epsilon > 0$  y  $f \in L^2(K)$ , por el Teorema 3, se tiene que existe una función  $g \in C(K)$  tal que  $\|f - g\|_2 < \frac{\epsilon}{2}$ . Luego, si se prueba que, para un polinomio  $q(x)$  se cumple que

$$\|g - q\|_2 < \frac{\epsilon}{2}, \quad (27)$$

se obtendría el resultado aplicando la desigualdad triangular. Por tanto, queda verificar (27). Se tiene que,

$$\|g - q\|_2 = \left( \int_K (g(x) - q(x))^2 dx \right)^{\frac{1}{2}}.$$

Luego, ver que se verifica (27) es equivalente a comprobar que se cumple

$$\int_K (g(x) - q(x))^2 dx < \frac{\epsilon^2}{4} \quad (28)$$

Ahora, por el teorema de aproximación de Weierstrass, por ser  $K$  un compacto, existe un polinomio  $q(x)$  tal que  $\|g - q\|_\infty < \frac{\epsilon}{2\sqrt{|K|}}$  (donde la norma  $\|\cdot\|_\infty$  es sobre  $K$  y  $|K|$  denota la medida de  $K$ ). Por tanto,

$$\int_K (g(x) - q(x))^2 dx \leq \|g - q\|_\infty^2 \cdot \int_K dx < |K| \frac{\epsilon^2}{4|K|} = \frac{\epsilon^2}{4}$$

lo que implica que se cumple (28) y, por tanto, (27). Finalmente, haciendo la desigualdad triangular se obtiene el resultado:

$$\|f - q\|_2 \leq \|f - g\|_2 + \|g - q\|_2 < \frac{\epsilon}{2} + \frac{\epsilon}{2} = \epsilon.$$

□

## Referencias

- [1] Bernardo Cascales y col. *Análisis Funcional*. Ediciones Electolibris S.L., 2012. ISBN: 978-84-940688-2-9.
- [2] Warren John Ewens. *Mathematical population genetics: theoretical introduction*. Vol. 1. Springer, 2004. ISBN: 978-1-4419-1898-7.
- [3] Ronald Aylmer Fisher. “XXI.—On the Dominance Ratio”. En: *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 42 (1923), págs. 321-341. ISSN: 0370-1646. DOI: 10.1017/s0370164600023993.
- [4] Motoo Kimura. “Random Genetic Drift in a Tri-Allelic Locus; Exact Solution with a Continuous Model”. En: *Biometrics* 12 (1 mar. de 1956), págs. 57-66. DOI: 10.2307/3001577.
- [5] Motoo Kimura. “Random Genetic Drift in Multi-Allelic Locus”. En: *Evolution* 9 (4 dic. de 1955), págs. 419-435. DOI: 10.2307/2405476.
- [6] Motoo Kimura. “Solution of a process of random genetic drift with a continuous model”. En: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 41 (1955), págs. 144-150. DOI: 10.1073/pnas.41.3.144.
- [7] Gerardo Martínez. *Monografía de grado: Procesos de Markov y su aplicación a la genética de poblaciones*. Universidad de la República, Uruguay, 2019.
- [8] Octavio Miloni. *Apuntes de Cátedra: Ecuaciones Diferenciales Ordinarias. Ecuaciones de Segundo Orden con Coeficientes Variables*. Universidad Nacional de La Plata, 2015.
- [9] Hannes Risken. *The Fokker-Planck Equation. Methods of Solution and Applications*. Springer, 1996. ISBN: 978-3-540-61530-9.
- [10] Walter Rudin. *Real and Complex Analysis*. McGraw-Hill International Editions, 1987. ISBN: 0-07-054234-1.
- [11] Juan Luis Sánchez Salas. *TFG: Polinomios ortogonales*. Universidad de Murcia, 2013.
- [12] Gabor Szegő. *Orthogonal polynomials*. American Mathematical Society-Colloquium Publications, 1939. ISBN: 0-8218-1023-5.
- [13] Tat Dat Tran, Julian Hofrichter y Jürgen Jost. “An introduction to the mathematical structure of the Wright-Fisher model of population genetics”. En: *Theory in Biosciences* 132 (2 jun. de 2013), págs. 73-82. ISSN: 14317613. DOI: 10.1007/s12064-012-0170-3.
- [14] Sewall Wright. “Evolution in Mendelian populations”. En: *Genetics* 16 (mar. de 1931), págs. 97-159. DOI: 10.1093/genetics/16.2.97. URL: <https://academic.oup.com/genetics/article/16/2/97/6045152>.