

# Wright-Fisher 拡散モデルの一般化と関連する話題

半田 賢司<sup>†</sup>

(受付 2011 年 10 月 31 日 ; 改訂 12 月 14 日 ; 採択 12 月 16 日)

## 要 旨

Wright-Fisher 拡散モデルは集団遺伝学における最も基本的なモデルの一つである。その数学的定式化と付随する問題を議論した Feller (1951) の論文が出てから 60 年が経過した。その間、同モデルの研究は多様な一般化が生み出されたり様々な文脈との関連が明らかになるなどして、大きな‘進化’を遂げてきた。本稿では、そのような事柄のいくつかを解説する。

キーワード： 集団遺伝学, 拡散過程, 分枝過程, 測度値拡散過程, 定常分布。

## 1. はじめに

集団遺伝学での典型的な考察の対象は多くの個体から成る生物集団の世代変化である。その数学的なモデル化においては、個体数を無限大に持っていくような極限を考察することが現実には扱える解析的表示を得るための有効な手段の一つとして知られている。一方で、極限操作あるいは得られた極限の解析は様々な数学的問題を派生し、当初は想像することさえできなかったであろう奥深い構造が明らかになったり、他の文脈との意外な関係が見出されたりすることがしばしばあり、数学的テーマの源泉として大変魅力的である。本稿では Wright-Fisher 拡散モデルと呼ばれる Markov 過程モデルを基点として、そうした深化や広がりを示すいくつかの側面を紹介したい。具体的には、有限次元拡散近似とその変型、無限次元版としての測度値拡散過程を取り上げる。その中での共通する話題として特に定常分布(平衡状態)の解析に言及する。最後に、近年進展が著しいジャンプを伴う一般化について触れたい。論文 Feller (1951) は Wright-Fisher 拡散モデルについての数学の立場からの系統だてた研究の出発点であると言えるが、以後 60 年目の節目にこのような内容を記す機会を得たことは幸いである。

## 2. 1 次元拡散モデル

### 2.1 1 次元 Wright-Fisher モデルの拡散近似

Wright-Fisher モデルとその拡散近似は、今となっては標準的であるため、数学的定式化を中心に述べる。文献として例えば Ethier and Kurtz (1986) 10 章と Durrett (2008)<sup>1)</sup> 7 章を挙げておく。後者の冒頭では、集団遺伝学における数学的理論の発展について、Feller (1951) の Introduction の一部を引用しつつ興味深いコメントがなされている。

$N$  は自然数であるとする。これは後に  $N \rightarrow \infty$  とするパラメータとしての役割も果たす。集団における個体数は各世代で一定値  $N$  であるとし、各個体のタイプは  $A_1, A_2$  のいずれかであると仮定する。したがって、例えば  $A_1$  型の個体数だけに着目することで集団の状態を記述することができる。突然変異も自然淘汰の効果も考慮しない最も単純な Wright-Fisher モデル

---

<sup>†</sup> 佐賀大学大学院 工学系研究科 : 〒840-8502 佐賀市本庄町 1

では、ランダムサンプリングが世代交代の際に働く唯一の動的要素である。すなわち、次世代に出現する  $N$  個の各個体はそれぞれ独立に、現世代の  $N$  個の個体から無作為に選ばれた一個体のタイプを引き継ぐものとするのである。数学的には  $\{0, 1, \dots, N\}$  に値を取る時間的一様な Markov 連鎖  $\{X^{(N)}(n)\}_{n=0}^{\infty}$  として記述され、状態  $j$  から状態  $k$  への推移確率  $p_{jk}^{(N)}$  は

$$(2.1) \quad p_{jk}^{(N)} = \binom{N}{k} \left(\frac{j}{N}\right)^k \left(1 - \frac{j}{N}\right)^{N-k}, \quad j, k \in \{0, 1, \dots, N\}$$

で与えられる。 $N \rightarrow \infty$  の極限を考えるにあたり、系の状態を個体数  $j$  のまま扱うのではなく全個体数に占める頻度(割合)  $x := j/N \in [0, 1]$  により記述するのが自然である。そして、2項分布(2.1)が平均  $j = Nx$ 、分散  $j(1 - j/N) = Nx(1 - x)$  を持つことに注意すれば、 $Y^{(N)}(t) := X^{(N)}([Nt])/N$  なるスケーリングにより  $X^{(N)}(0) = [Nx]$  のとき、

$$(2.2) \quad \begin{cases} E\left[Y^{(N)}\left(\frac{1}{N}\right) - Y^{(N)}(0)\right] = \frac{1}{N}b(x) + O(N^{-2}), \\ \text{Var}\left(Y^{(N)}\left(\frac{1}{N}\right) - Y^{(N)}(0)\right) = \frac{1}{N}a(x) + O(N^{-2}) \end{cases}$$

が  $a(x) = x(1 - x)$ ,  $b(x) = 0$  として成り立つ。これと Taylor の公式により、十分広いクラスの関数  $f$  に対して  $E[N\{f(Y^{(N)}(1/N)) - f(Y^{(N)}(0))\}] \rightarrow Lf(x) (N \rightarrow \infty)$  が示される。ただし、

$$(2.3) \quad L = \frac{1}{2}x(1 - x)D^2 \quad (D = d/dx, D^2 = d^2/dx^2)$$

である。したがって  $\{Y^{(N)}(t) : t \geq 0\}$  は生成作用素(2.3)を持つ  $[0, 1]$  上の拡散過程  $\{Y(t) : t \geq 0\}$  に適当な意味で収束する(正確な主張については例えば Ethier and Kurtz, 1986, 10章 Theorem 1.1 を見よ)。ここで特筆すべきは拡散係数  $a(x) = x(1 - x)$  が境界点 0 および 1 で 0 となることである<sup>2)</sup>。極限  $Y(t)$  の解析は多くの知見をもたらすが、ここでは平衡状態( $t \rightarrow \infty$  のときの系の状態)について言及しておきたい。元のモデルでは(2.1)から明らかなように 0 と  $N$  が吸収状態であるのに対応して、 $Y(t)$  は 2つの境界点 0 と 1 を吸収状態として持つ。また、 $x \in [0, 1]$  から出発した  $Y(t)$  が境界点 1 へ到達する確率  $h(x)$  は  $Lh \equiv 0, h(1) = 1, h(0) = 0$  の解  $h(x) = x$  で与えられる。さらに境界  $\{0, 1\}$  への到達時刻の期待値は  $Lg \equiv -1, g(1) = 0 = g(0)$  の解

$$(2.4) \quad g(x) = -2\{x \log x + (1 - x) \log(1 - x)\}$$

に等しい。ただし、 $0 \log 0 = 0$  と規約する。

次に、突然変異や自然淘汰を考慮した場合を述べる。離散モデルのレベルでは、これらの効果は先に述べたランダムサンプリングよりも前に取り入れられる。これにより推移確率(2.1)において現世代の頻度  $j/N$  が、パラメータ  $u, v \geq 0$  および  $s \in \mathbf{R}$  にも依存する量で置き換えられる。ここで、 $u, v$  はそれぞれ  $A_2$  から  $A_1$ 、 $A_1$  から  $A_2$  への突然変異率、 $s$  は  $A_1$  の  $A_2$  に対する相対的な適合度である。この結果、(2.2)が  $a(x) = x(1 - x)$ ,  $b(x) = u(1 - x) - vx + sx(1 - x)$  として成り立つことが示され、(2.3)にドリフト項がついた次の生成作用素を得る。

$$(2.5) \quad L = \frac{1}{2}x(1 - x)D^2 + \{u(1 - x) - vx + sx(1 - x)\}D.$$

自然淘汰に関して 2 倍体としての適合度を導入することもできる。この場合、 $A_1A_1$  および  $A_2A_2$  の  $A_1A_2$  に対する相対的な適合度をそれぞれ  $s_1, s_2 \in \mathbf{R}$  とすれば、近似拡散過程の生成作用素は

$$(2.6) \quad L = \frac{1}{2}x(1 - x)D^2 + \{u(1 - x) - vx + [s_1x - s_2(1 - x)]x(1 - x)\}D$$

となる. 平衡状態については,  $u=0$  なら 0 が,  $v=0$  なら 1 が吸収状態であり,  $u, v > 0$  ならば  $t \rightarrow \infty$  のときに  $Y(t)$  の分布は一意的な定常分布に収束する. その密度関数  $\varphi$  は方程式  $L^*\varphi=0$  を解くことにより求められる. ただし,  $L^*$  は  $L$  の形式的随伴作用素であり, 一般に  $L\varphi = \frac{1}{2}a\varphi'' + b\varphi'$  に対して  $L^*\varphi = \frac{1}{2}(a\varphi)'' - (b\varphi)'$  の形を取る. したがって  $L^*\varphi=0$  の解は

$$(2.7) \quad \varphi(x) = \frac{2}{a(x)} \exp\left(2 \int^x \frac{b(z)}{a(z)} dz\right)$$

により与えられ, (2.6) の場合, 定常分布の密度関数に対する Wright の公式

$$(2.8) \quad \varphi(x) = Cx^{2u-1}(1-x)^{2v-1} \exp[s_1x^2 + s_2(1-x)^2], \quad 0 < x < 1$$

が得られる. ここで(そして以降でも)  $C$  は正規化定数である.

## 2.2 分枝過程に対する拡散近似

Feller (1951) では分枝過程に対する拡散近似も並行して議論されているので, それについても簡単に述べておく. ここでは各個体についてタイプによる区別は考えない. 離散モデルは Galton-Watson 過程であり, 各個体は独立に同じ確率法則(出生分布と呼ばれる)に従う個体数の子孫を次世代へ残す. したがって, 世代  $n$  における総個体数  $X(n)$  は  $\mathbf{Z}_+ := \{0, 1, 2, \dots\}$  上の Markov 連鎖であり, 推移確率  $q_{jk}$  は  $q_{jk} = P(\eta_1 + \dots + \eta_j = k)$  で与えられる. ただし,  $\{\eta_i\}_{i=1}^\infty$  は i.i.d. 確率変数列で各  $\eta_i$  は出生分布に従う. 連続極限を考えるためにパラメータ  $N$  を導入し,  $N$  に依存した Galton-Watson 過程  $\{X^{(N)}(n)\}_{n=0}^\infty$  を考える. 出生分布に対して条件

$$(2.9) \quad E[\eta_1^{(N)}] = 1 - \frac{b}{N} + O(N^{-2}), \quad \text{Var}(\eta_1^{(N)}) = 2a + O(N^{-1}) \quad (N \rightarrow \infty)$$

を課す. ここに  $a > 0, b \in \mathbf{R}$  は定数である. 第 1 の条件は漸近的に「臨界的」であることを意味し, これにより系の振る舞いは穏やかなものとなる. そこで時空のスケーリングを施した  $Z^{(N)}(t) := X^{(N)}([Nt])/N$  を考える.  $x \in \mathbf{R}_+ := [0, \infty)$  を所与として  $Z^{(N)}(0) = [Nx]$  とするとき, (2.2) の類似が  $a(x) = 2ax, b(x) = -bx$  として成り立つので,  $N \rightarrow \infty$  のとき  $Z^{(N)}(t)$  は

$$(2.10) \quad L = axD^2 - bxD$$

を生成作用素として持つ  $\mathbf{R}_+$  上の拡散過程に収束する.

(2.7) から形式的に示唆されるように, このプロセスは原点に集中したデルタ分布  $\delta_0$  以外の定常分布を持たないが, 「移入」という新たな要素を取り入れることでこの点に関してより興味深いものに一般化できる. そのためには  $\{\eta_i^{(N)}\}_{i=1}^\infty$  と独立な  $\mathbf{Z}_+$ -値確率変数  $\zeta$  で分散有限なるものを新たに用意し, 推移確率を  $q_{jk}^{(N)} = P(\eta_1^{(N)} + \dots + \eta_j^{(N)} + \zeta = k)$  と定める. 言い換えれば, 移入を伴う Galton-Watson 過程を考えるのである. これに対する拡散近似は

$$(2.11) \quad L = axD^2 + (-bx + \delta)D$$

に付随するものにより与えられる. ただし,  $\delta := E[\zeta] > 0$  とする.  $b > 0$  ならば (2.7) より密度  $Cx^{(\delta/a)-1}e^{-(b/a)x}$  のガンマ分布を定常分布に持つ. このように離散的な分枝過程からの連続極限として得られる  $\mathbf{R}_+$ -値 Markov 過程は「連続相空間上の分枝過程」と呼ばれ, 多くの文献で議論されてきた. 先駆的な Jiřina (1958) では分枝性と呼ばれる定性的な性質に基づいて導入されたが, 極限定理による特徴づけは Lamperti (1967) による. Kawazu and Watanabe (1971) は移入を伴う場合も含めて, 可能な極限過程全体を決定した. その生成作用素の一般形は (2.11) にジャンプ型の作用素と無限遠への消滅の項を加えたものである. このクラスは独立和の極限であることの帰結として, その解析は無限分解可能分布の理論と深く関わる. こういった側面,

特に定常分布に関する最近の研究として Keller-Ressel and Mijatović (2011) や Handa (2011) がある.

### 2.3 分枝過程を基にした一般化 Wright-Fisher モデル

実は, 2.1 節で述べた近似拡散過程は, 分枝過程からある種の正規化の操作を通じて導くこともできる. 再び各個体のタイプは  $A_1, A_2$  のいずれかであるとしよう. Karlin and McGregor (1964) では, Galton-Watson 過程の各ステップにおいてそれらの子孫の総数は一定値  $N$  であるという条件付き確率により推移確率を与えるモデルが議論されている. 2.1 節との関連では, 突然変異も自然淘汰も考慮しない場合, 出生分布として特に Poisson 分布を採用すれば推移確率として (2.1) が再現し, 2 項分布  $B(m, p)$  ( $m$  は 2 以上の整数,  $0 < p < 1$ ) のとき推移確率は超幾何分布

$$p_{jk}^{(N)} = \binom{mj}{k} \binom{m(N-j)}{N-k} \binom{mN}{N}^{-1}, \quad j, k \in \{0, 1, \dots, N\}$$

となる. 後者は Kimura (1957) が提案した Markov 連鎖モデルに付随するものと等しいことが指摘されている. しかし, 出生分布の 3 次モーメント有限という仮定の下では, 2.1 節におけるのと同じスケール変換により得られる極限過程は 2.1 節で見たクラスに属する.

Gillespie (1974) は出生分布が親のタイプに依存するような分枝過程モデルから, 発見的に

$$(2.12) \quad L = \frac{1}{2}x(1-x)[\beta_1(1-x) + \beta_2x]D^2 + [\gamma_1 - \beta_1 - \gamma_2 + \beta_2]x(1-x)D$$

の型の生成作用素を導いた. ただし, 親が  $A_i$  型のときの出生分布に従う確率変数を  $\eta^{(i, N)}$  と書いたとき, 何らかの意味で次のような (2.9) の類似が成立しているとする:

$$(2.13) \quad E[\eta^{(i, N)}] \approx 1 + \frac{\gamma_i}{N}, \quad \text{Var}(\eta^{(i, N)}) \approx \beta_i \quad (i \in \{1, 2\}).$$

実際に行われているのは,  $A_i$  型の個体数の近似拡散過程  $Z_i(t)$  が (2.10) より生成作用素  $\beta_i x D^2 / 2 + \gamma_i x D$  を持ち, これらは互いに独立であることから,  $A_1$  型の頻度過程  $Y(t) := Z_1(t) / (Z_1(t) + Z_2(t))$  は生成作用素 (2.12) を持つであろうという推察である. (2.13) の正確な意味と離散モデルの収束定理は, Sato (1978) によって多次元化も含めたより一般的な枠組みで明確となった. 次節ではそのようなクラスについての結果を述べる中で, 多次元ならではの構造に言及したい.

### 3. 多次元 Wright-Fisher 拡散過程とその一般化

本節では有限個のタイプ  $A_1, \dots, A_d$  の場合を議論する. ただし,  $d$  は 2 以上の整数とする. 集団の個体数  $N$  が一定のとき, タイプ  $A_1, \dots, A_d$  を持つ個体数がそれぞれ  $j_1, \dots, j_d$  であれば当然  $j_d = N - (j_1 + \dots + j_{d-1})$  であるので,  $j_1, \dots, j_{d-1}$  だけに着目してよい.  $N \rightarrow \infty$  の極限を考える際には頻度ベクトル  $(j_1/N, \dots, j_{d-1}/N)$  に着目し,

$$K_d = \{x = (x_1, \dots, x_{d-1}) : x_1, \dots, x_{d-1} \geq 0, x_d := 1 - (x_1 + \dots + x_{d-1}) \geq 0\}$$

に値を取る Markov 連鎖の極限定理を議論することになる.

#### 3.1 多次元 Wright-Fisher モデルの拡散近似

推移確率の定義は  $d=2$  の場合の自然な拡張である. 例えば, 突然変異も自然淘汰も考慮しない場合, (2.1) の多次元版である多項分布によって推移確率が与えられる. 拡散近似を得るための 2.1 節と類似の段取りを順に繰り返す述べることは避け, まず (2.6) の多次元版の生成作用

素  $L$  を書いてみる. Kronecker のデルタ  $\delta_{ij}$  と  $D_i = \partial/\partial x_i, D_{ij} = \partial^2/\partial x_i \partial x_j$  を用いて

$$(3.1) \quad L = \frac{1}{2} \sum_{i,j=1}^{d-1} a_{ij}(x) D_{ij} + \sum_{i=1}^{d-1} b_i(x) D_i,$$

$$(3.2) \quad a_{ij}(x) = x_i(\delta_{ij} - x_j), \quad b_i(x) = \sum_{j=1}^d \lambda_{ji} x_j + x_i \left( \sum_{j=1}^d \sigma_{ij} x_j - \sum_{j,k=1}^d \sigma_{jk} x_j x_k \right).$$

ここで  $i \neq j$  に対して  $\lambda_{ij} \geq 0$  は  $A_i$  から  $A_j$  への突然変異率,  $\lambda_{ii} = -\sum_{j:j \neq i} \lambda_{ij}$  であり,  $\sigma_{ij} = \sigma_{ji} \in \mathbf{R}$  はタイプ  $A_i A_j$  の適合度である. (3.1) が導かれる理由は, 2.1 節と同様のスケーリングを施した多次元モデル  $(Y_1^{(N)}(t), \dots, Y_{d-1}^{(N)}(t))$  について次が示されるからである.

$$\begin{cases} E\left[Y_i^{(N)}\left(\frac{1}{N}\right) - Y_i^{(N)}(0)\right] = \frac{1}{N} b_i(x) + O(N^{-2}), \\ \text{Cov}\left(Y_i^{(N)}\left(\frac{1}{N}\right) - Y_i^{(N)}(0), Y_j^{(N)}\left(\frac{1}{N}\right) - Y_j^{(N)}(0)\right) = \frac{1}{N} a_{ij}(x) + O(N^{-2}). \end{cases}$$

$a_{ij}(x)$  は多項分布の共分散であるが, 拡散行列  $a(x) = (a_{ij}(x))_{1 \leq i, j \leq d-1}$  が導く  $K_d$  上の距離は  $\rho(x, y) := \arccos(\sum_{i=1}^d \sqrt{x_i y_i})$  と同等であり, Cavalli-Sforza and Edwards (1967) が遺伝学的な距離の尺度として提案したものに等しい (Bürger, 2000, Appendix A). また, 逆行列  $a(x)^{-1} =: (a^{ij}(x))_{1 \leq i, j \leq d-1}$  が Hesse 行列である, すなわち  $a^{ij}(x) = D_{ij} H$  という表示を持つことは後の計算で重要な役割を果たす. 実際  $H(x) = \sum_{i=1}^d x_i \log x_i$  がこの条件を満たす.

注意しておきたいのは, (3.2) において  $b_i(x)$  の第 1 項で  $(x_1, \dots, x_d)$  に線形に作用するのは突然変異に付随する  $\{A_1, \dots, A_d\}$  上の連続時間 Markov 連鎖の生成作用素そのものではなく, その随伴作用素だということである.  $d=2$  のとき, (3.2) は (2.6) で

$$u = \lambda_{21}, \quad v = \lambda_{12}, \quad s_1 = \sigma_{11} - \sigma_{12}, \quad s_2 = \sigma_{22} - \sigma_{12}$$

としたものに帰着する. (3.1) の利用例として (2.4) の多次元版を述べると,  $b_1 = \dots = b_{d-1} \equiv 0$  の場合, 状態  $x \in K_d$  から出発した集団がただ一つのタイプで占められるという状態へ到達する時刻の期待値は  $-2 \sum_{i=1}^d (1-x_i) \log(1-x_i)$  である (Durrett, 2008, 8 章 Theorem 8.2).

### 3.2 定常分布の計算と可逆性

ここでの議論は部分的に Bürger (2000) Appendix E2 や Durrett (2008) 8 章を参考にする. 多次元の定常分布の計算では 1 次元の場合との本質的相違があり, 陽な表示のためには付加的な条件と込み込んだ計算が要求される. 原理的にはやはり方程式  $L^* \varphi = 0$ , すなわち

$$\frac{1}{2} \sum_{i,j=1}^{d-1} D_{ij} (a_{ij} \varphi) - \sum_{i=1}^{d-1} D_i (b_i \varphi) = 0$$

を満たす  $K_d$  上の確率密度  $\varphi$  を求めるという問題である.  $d=2$  のときは (2.7) のように解けたが,  $d \geq 3$  に対しては一般には解けない. そこで, 現実的な方策としてもっと強い条件

$$(3.3) \quad \frac{1}{2} \sum_{j=1}^{d-1} D_j (a_{ij} \varphi) - b_i \varphi = 0, \quad i \in \{1, \dots, d-1\}$$

を満たすような  $\varphi$  を探してみることが考えられる. これは定常分布であること (i.e. 十分広いクラスの関数  $f$  に対して  $\int (Lf) \varphi dx = 0$ ) よりも強い可逆性の条件  $\int (Lf) g \varphi dx = \int f (Lg) \varphi dx$  と同値である. そのため (3.3) は Markov 連鎖の場合と同様に「詳細釣り合い条件」と呼ばれる.

しかしながら、この条件はプロセス自体にも強い制約を課してしまうことに注意しなければならない。というのは、(3.3)の帰結として、 $\varphi$  を含まない次式が自動的に従うからである。

$$(3.4) \quad \sum_{k=1}^{d-1} a_{jk} D_k b_i = \sum_{k=1}^{d-1} a_{ik} D_k b_j, \quad i, j \in \{1, \dots, d-1\}$$

(3.3) から (3.4) を導くための計算は次の通りである。 $\varphi = e^U$  を (3.3) に代入すれば

$$(3.5) \quad 2b_i = \sum_{j=1}^{d-1} D_j a_{ij} + \sum_{j=1}^{d-1} a_{ij} D_j U = \sum_{j=1}^{d-1} a_{ij} D_j (\log \det a) + \sum_{j=1}^{d-1} a_{ij} D_j U$$

が得られる。最後の等式には行列値関数についての一般的な公式<sup>3)</sup>

$$D_j \log \det a = -D_j \log \det(a^{-1}) = - \sum_{k,l=1}^{d-1} a_{kl} D_j a^{lk}$$

の他、3.1 節で言及した表示  $a^{lk} = D_{lk} H$  から  $D_j a^{lk} = D_l a^{jk}$  であることを用いた。結局

$$(3.6) \quad b_i = \frac{1}{2} \sum_{j=1}^{d-1} a_{ij} D_j V \quad (\text{ただし } V := \log \det a + U)$$

であるが、 $G := (D_1 H, \dots, D_{d-1} H)$ 、 $e_i$  は第  $i$  基本ベクトルを表すとすれば右辺は

$$\frac{1}{2} \sum_{j=1}^{d-1} a_{ij}(x) D_j V(x) = \frac{1}{2} \frac{d}{dt} V(G^{-1}(G(x) + te_i)) \Big|_{t=0}$$

と書ける。ただし、 $G$  を  $K_d$  の内部から  $\mathbf{R}^{d-1}$  への全単射とみて、 $G^{-1}$  はその逆関数である。ゆえに (3.4) はこの微分に関する Hessian の対称性

$$\frac{\partial}{\partial t} \left\{ \frac{\partial}{\partial s} V(G^{-1}(G(x) + se_i + te_j)) \right\} \Big|_{s=t=0} = \frac{\partial}{\partial t} \left\{ \frac{\partial}{\partial s} V(G^{-1}(G(x) + se_j + te_i)) \right\} \Big|_{s=t=0}$$

と理解される。以下の計算では、一意な定常分布の存在のために  $(\lambda_{ij})_{1 \leq i, j \leq d}$  の既約性を仮定する。(3.4) を  $x_1, \dots, x_{d-1}$  についての恒等式として解くと、parent independent と呼ばれる ( $d=2$  のときは自明な) よく知られた条件

$$(3.7) \quad \text{各 } j \in \{1, \dots, d\} \text{ と } i, k \in \{1, \dots, d\} \setminus \{j\} \text{ に対して } \lambda_{ij} = \lambda_{kj} =: \lambda_j$$

が導かれる。例えば  $b_i(x) = \sum_{j=1}^d \lambda_{ji} x_j$  の場合、 $D_k b_i(x) = \lambda_{ki} - \lambda_{di}$  に注意すると (3.4) は

$$x_j \left\{ (\lambda_{ji} - \lambda_{di}) - \sum_{k=1}^{d-1} (\lambda_{ki} - \lambda_{di}) x_k \right\} = x_i \left\{ (\lambda_{ij} - \lambda_{dj}) - \sum_{k=1}^{d-1} (\lambda_{kj} - \lambda_{dj}) x_k \right\}$$

と書き換えられ、係数の比較と既約性により (3.7) が従う。

条件 (3.7) の下では定常分布の密度  $\varphi$  は次のように求まる。まず、(3.6) を基に代数的に  $D_j V$  を計算した結果から  $V(x) = 2 \sum_{i=1}^d \lambda_i \log x_i + \sum_{i,j=1}^d \sigma_{ij} x_i x_j + (\text{定数})$  を導くのは容易である。そして  $\varphi = e^U = (\det a)^{-1} e^V$  であつたので、公式  $\det a(x) = x_1 \cdots x_d$  と合わせて

$$(3.8) \quad \varphi(x) = C x_1^{2\lambda_1 - 1} \cdots x_d^{2\lambda_d - 1} \exp \left( \sum_{i,j=1}^d \sigma_{ij} x_i x_j \right)$$

を得る。特に自然淘汰の効果がないときはパラメータ  $(2\lambda_1, \dots, 2\lambda_d)$  の Dirichlet 分布を与える。

### 3.3 拡散行列の一般化

3.2 節で述べた手順の汎用性は、拡散行列 (3.2) を一般化したモデルを議論する中で改めて認められる。それは生成作用素 (2.12) を持つモデルの多次元化として Sato (1978) によって定式化された拡散モデルである。実際には、一意な定常分布の存在のために突然変異の効果も加えた Shiga (1987) による拡張版について述べる。その拡散係数とドリフト係数はそれぞれ次である。

$$a_{ij}^{\beta}(x) = \delta_{ij}\beta_i x_i + x_i x_j \left( \sum_{k=1}^d \beta_k x_k - \beta_i - \beta_j \right),$$

$$b_i(x) = \sum_{j=1}^d \lambda_{ji} x_j + x_i \left( \gamma_i - \beta_i - \sum_{j=1}^d (\gamma_j - \beta_j) x_j \right).$$

ただし、 $\lambda_{ij}$  は 3.1 節と同じで、 $\beta = (\beta_1, \dots, \beta_d)$ 、 $\beta_i > 0$ 、 $\gamma_i \in \mathbf{R}$  とする。 $\beta_1 = \dots = \beta_d =: c$  のとき、拡散行列  $a^{\beta}(x) = (a_{ij}^{\beta}(x))_{1 \leq i, j \leq d-1}$  は (3.2) の拡散行列  $a(x)$  の  $c$  倍である。付随するプロセスは分枝過程を基にした離散モデルからの極限として得られる。 $\beta_i, \gamma_i$  は親が  $A_i$  型のときの出生分布の漸近的な振る舞いの仮定から来る。正確には (2.13) を厳密化した条件

$$E[\eta^{(i,N)}] = 1 + \frac{\gamma_i}{N} + O(N^{-2}), \quad \text{Var}(\eta^{(i,N)}) = \beta_i + O(N^{-1}), \quad i \in \{1, \dots, d\}$$

におけるものである。ただし、 $\eta^{(i,N)}$  は親が  $A_i$  型のときの出生分布に従うものとする。各世代での総個体数を  $N$  に保つためには、現代における  $N$  個の個体各々からの独立な分枝の後に得られた‘次世代候補’の集団からサンプリングするための確率法則を用意しておく必要がある。Sato (1978) はその確率法則についてのある仮定の下で  $\lambda_{ij} \equiv 0$  の場合の拡散近似を得た。

このモデルについて 3.2 節と同様の方法で可逆定常分布を計算した結果が Handa (2004) にある。まず逆行列  $a^{\beta}(x)^{-1} =: (a^{\beta,ij}(x))_{1 \leq i, j \leq d-1}$  に対し  $a^{\beta,ij} = D_{ij} H^{\beta}$  を満たす関数  $H^{\beta}$  として  $H^{\beta}(x) = \sum_{i=1}^d (x_i/\beta_i) \log(x_i/\beta_i) - \langle x/\beta \rangle \log \langle x/\beta \rangle$  が取れることが直接の計算で確かめられる(ここで略記  $\langle x/\beta \rangle = \sum_{i=1}^d x_i/\beta_i$  を用いた)。やはり  $(\lambda_{ij})_{1 \leq i, j \leq d}$  の既約性を仮定して (3.4) に相当する条件を紐解いてみると、(3.7) に加えて条件「ある実数  $\kappa$  が存在して  $\gamma_1 - \kappa\beta_1 = \dots = \gamma_d - \kappa\beta_d$ 」が導かれる。これら 2 条件の下で最終的に得られる定常分布密度の表示は

$$C x_1^{2\lambda_1/\beta_1-1} \dots x_d^{2\lambda_d/\beta_d-1} \langle x/\beta \rangle^{-(\lambda/\beta)-2(\kappa-1)-1}$$

である。なお、拡散行列の行列式を与える公式は  $\det a^{\beta}(x) = (\beta_1 x_1) \dots (\beta_d x_d) \langle x/\beta \rangle$  である。

## 4. 無限次元版としての確率測度値拡散過程

### 4.1 Fleming-Viot 過程

タイプの数が非常に大きいモデルの極限あるいは潜在的に無限個のタイプを持つようなモデルも数学的に定式化が可能である。ポイントは、集団の全個体のタイプから定まる経験分布に着目することである。3.1 節の多次元 Wright-Fisher 拡散モデルで言えば、タイプ  $A_1, \dots, A_d$  の頻度がそれぞれ  $x_1, \dots, x_d$  であるとき、‘タイプ空間’  $\{A_1, \dots, A_d\}$  上の確率測度  $\sum_{i=1}^d x_i \delta_{A_i}$  の振る舞いを記述することに相当する。実は同モデルの段階で既にこのような写像によって測度値拡散過程とみなすことができる。その生成作用素の形は (3.1) を以下のように見直すことにより導かれる。一般に関数  $f$  の測度  $\mu$  に関する積分を  $\langle f, \mu \rangle$  と表す。また、 $m$  を任意の自然数、 $F \in C^2(\mathbf{R}^m)$  とする。 $\mu = \sum_{i=1}^d x_i \delta_{A_i}$  のとき  $\langle f, \mu \rangle = \sum_{i=1}^d f(A_i) x_i$  であることに注意し、関数  $\Phi(\mu) := F(\langle f_1, \mu \rangle, \dots, \langle f_m, \mu \rangle)$  を  $x_1, \dots, x_{d-1}$  の関数と置いて (3.1) の  $L$  を施せば、その結果は再

び  $\mu$  の関数として次のように書き下すことができる:

(4.1)

$$(\mathcal{L}_0 + \mathcal{L}_B)\Phi(\mu) := \frac{1}{2} \sum_{k,l=1}^m (\langle f_k f_l, \mu \rangle - \langle f_k, \mu \rangle \langle f_l, \mu \rangle) D_{kl} F(\langle f_1, \mu \rangle, \dots, \langle f_m, \mu \rangle) \\ + \sum_{k=1}^m (\langle B f_k, \mu \rangle + \langle f_k \sigma, \mu \otimes \mu \rangle - \langle f_k, \mu \rangle \langle \sigma, \mu \otimes \mu \rangle) D_k F(\langle f_1, \mu \rangle, \dots, \langle f_m, \mu \rangle).$$

ただし,  $(Bf)(A_i) := \sum_{j=1}^d \lambda_{ij} f(A_j)$ ,  $\sigma(A_i, A_j) := \sigma_{ij}$ ,  $(f\sigma)(A_i, A_j) := f(A_i) \sigma_{ij}$  とし,  $\mu \otimes \mu$  は  $\mu$  と  $\mu$  の直積測度である.  $B$  は突然変異を記述するため mutation operator と呼ばれる.

Fleming and Viot (1979) はコンパクト距離空間  $E$  をタイプ空間として考え, 有限集合による  $E$  の近似列を取り, 上述の '有限次元' 測度値拡散過程の極限として (4.1) を含む型の生成作用素を持つ拡散過程 (今では Fleming-Viot 過程と呼ばれる) を得た. そこでは自然淘汰に付随する  $E \times E$  上の有界な対称関数  $\sigma$  に対して連続性が要求されていたが, これには応用上の難点があり, 例えば対角線  $\{(r, r) : r \in E\}$  の指示関数という重要な例を排除してしまう. この点は Ethier and Kurtz (1987) で解決され, 同時に  $E$  は局所コンパクトに緩められた. また,  $B$  についての仮定は Feller 半群を生成することである. 詳しくは優れたサーベイ Ethier and Kurtz (1993) を参照されたい ( $E$  がコンパクトで自然淘汰を考慮しない場合は, Ethier and Kurtz (1986) 10 章 Theorem 4.1 を見よ).  $\sigma \equiv 0$  の場合であっても,  $E$  や  $B$  の選び方に応じて様々なモデルが記述される. 中でも Kimura and Crow (1964) に遡る「無限個中立アレルモデル」は標準的であり,  $E = [0, 1]$  および

$$(4.2) \quad Bf(r) = \frac{\theta}{2} \int_0^1 (f(q) - f(r)) dq, \quad r \in [0, 1]$$

の場合である. ここで,  $\theta > 0$  は突然変異率とよばれる. このモデルは「突然変異で現れるタイプは常にそれまでになかった新規のものであり, しかもどのタイプが現れることも同様に確からしい」という理想化された状況の厳密な数学的実現と言える.

#### 4.2 定常分布と Dirichlet 乱測度

生成作用素 (4.1) に付随する Fleming-Viot 過程の定常分布について述べる.  $E$  がコンパクトの場合など, 何らかの付加的な条件により定常分布の存在や一意性がわかる場合もあるが, 実際に定常分布そのものが知られているのは  $B$  が (4.2) の一般形

$$(4.3) \quad Bf(r) = \frac{\theta}{2} \int_E (f(q) - f(r)) \nu(dq), \quad r \in E$$

の場合のみである. ここで  $\nu$  は  $E$  上の任意の確率測度である. (4.3) は parent independent の条件 (3.7) の無限次元版とみなせる. 実際にこのとき (4.1) に付随する拡散過程は一意的な定常分布  $\Pi$  を持ち, それはパラメータ測度  $\theta\nu$  の Dirichlet 乱測度の確率法則  $\Pi_{\theta\nu}$  を用いて

$$(4.4) \quad \Pi(d\mu) = C \exp(\langle \sigma, \mu \otimes \mu \rangle) \Pi_{\theta\nu}(d\mu)$$

と同定される (Ethier and Kurtz, 1994). ただし,  $E$  上の有限測度  $\Lambda$  をパラメータ測度とする Dirichlet 乱測度  $M$  とは,  $E$  の任意の有限 Borel 分割  $E_1, \dots, E_d$  に対し  $(M(E_1), \dots, M(E_{d-1}))$  がパラメータ  $(\Lambda(E_1), \dots, \Lambda(E_d))$  の Dirichlet 分布に従う  $E$  上のランダム確率測度である. このように (4.4) は (3.8) の一般化である. なお, Dirichlet 乱測度はもともと Ferguson (1973) により Bayes 統計における事前分布として導入され, パラメータ  $\Lambda$  の Dirichlet 過程とも呼ばれる. Ferguson (1973) 4 節で示されたように, パラメータ測度  $\theta\nu$  の Dirichlet 乱測度は表示

$M = \sum_{i=1}^{\infty} (Z_i/Z) \delta_{R_i}$  を持つ. ここで  $\{Z_i\}$  は標準ガンマ過程<sup>4)</sup>における時刻  $\theta$  までのジャンプサイズ全体,  $Z = \sum Z_i$ ,  $\{R_i\}$  は i.i.d. 確率変数列で各  $R_i$  は分布  $\nu$  に従う. しかも  $\{Z_i\}$  と  $\{R_i\}$  は独立である. Ethier and Kurtz (1994) では (4.4) が可逆分布であることも示されているが, Li et al. (1999) は  $B$  に関する既約性の条件の下では, 可逆な定常分布を持つのは  $B$  が (4.3) の型のときに限ることを示した.

特に自然淘汰を考慮しない場合, Dirichlet 乱測度  $M$  は無限個中立アレルモデルの平衡状態を記述する. これに関して深い解析がなされているが, ここでは抽出理論について簡単に述べる. そのためには「平衡状態にある集団からランダムに復元抽出した標本」の概念が必要となる. これは一般に ( $E$  上の) ランダム確率測度  $M$  に関して次のように定義される: 「 $M$  からの大きさ  $n$  の標本  $X_1, \dots, X_n$ 」とは,  $M$  が与えられたときの  $X_1, \dots, X_n$  の条件付き分布が直積測度  $M^{\otimes n}$  であるような ( $E$ -値) 確率変数  $X_1, \dots, X_n$  である<sup>5)</sup>. このような標本から定まる統計量として, それらの成す整数 ( $n$  の) 分割は重要視される. その確率法則を与える有名な Ewens 抽出公式 (Ewens, 1972) は次のようなものである.  $X_i = X_j$  のとき  $i \sim j$  と定義すれば  $\sim$  は集合  $\{1, \dots, n\}$  上に同値関係を定めるため, 各類の大きさを見ることで分割  $n = m_1 + \dots + m_k$  が得られる. 項の順序は問わないので分割を表す「座標」として  $\alpha_j = \#\{i: m_i = j\}$  を採用し, 「 $n$  の分割  $\alpha = (\alpha_1, \dots, \alpha_n)$ 」などと言う.  $X_1, \dots, X_n$  をパラメータ測度  $\theta\nu$  の Dirichlet 乱測度  $M$  からの大きさ  $n$  の標本とし,  $\nu$  は連続とすると,  $n$  の任意の分割  $\alpha = (\alpha_1, \dots, \alpha_n)$  に対して

$$P(X_1, \dots, X_n \text{ が分割 } \alpha \text{ を成す}) = \prod_{j=1}^n \frac{j}{\theta + j - 1} \cdot \frac{\theta^{\alpha_j}}{j^{\alpha_j} \alpha_j!}.$$

右辺が  $\theta > 0$  のみによるという形式的な意味でも普遍性を持つが, 様々な文脈でこの法則に従うランダム分割は現れる (Ewens and Tavaré, 1997). この公式によらなくとも, 左辺が  $\nu$  によらない理由はそれが表示  $M = \sum (Z_i/Z) \delta_{R_i}$  における point mass  $\{Z_i/Z\}$  のみから決まることから理解される.  $\{Z_i/Z\}$  を大きい順に並べた無限列  $(P_1, P_2, \dots)$  の確率法則はパラメータ  $\theta$  の Poisson-Dirichlet 分布 (記号  $PD(\theta)$  を用いる) として知られ, Kingman (1975) により Dirichlet 分布の順序統計量の極限分布として導出された.  $PD(\theta)$  自体も, Wright-Fisher 拡散過程の無限次元化の一つである次の生成作用素を持つ拡散過程の可逆な定常分布であることが Ethier and Kurtz (1981) で示されている.

$$L = \frac{1}{2} \sum_{i,j=1}^{\infty} x_i (\delta_{ij} - x_j) D_{ij} - \frac{\theta}{2} \sum_{i=1}^{\infty} x_i D_i.$$

$PD(\theta)$  の性質や様々な文脈との関連については Arratia et al. (2003) や Feng (2010) を見よ.

### 4.3 測度値分枝過程との関係

2.2 節で述べた拡散近似も多次元化さらには無限次元化がなされてきた. 後者が測度値分枝過程である. 基本的なアイデアをこれまでと同じ言葉で述べれば, 集団の全個体のタイプから導かれる (タイプ空間  $E$  上の) 測度に着目することである. 例えばタイプ  $A_1, \dots, A_d$  の個体数の連続極限としてそれぞれ  $z_1, \dots, z_d \in \mathbf{R}_+$  が得られたとすれば,  $E$  上の有限測度  $\xi = \sum_{i=1}^d z_i \delta_{A_i}$  が対応する. この写像は正規化のような非線形な操作を伴わないため, 測度値分枝過程の定式化 (Watanabe, 1968) が Fleming-Viot 過程よりも前になされていたのは必然と言えるだろう. 様々な変型のうち, (4.1) との対応が見やすい生成作用素  $\mathcal{G}$  は次である.

$$\mathcal{G}\Phi(\xi) = \frac{1}{2} \sum_{k,l=1}^m \langle f_k f_l, \xi \rangle D_{kl} F(\langle f_1, \xi \rangle, \dots, \langle f_m, \xi \rangle) + \sum_{k=1}^m \langle B f_k, \xi \rangle D_k F(\langle f_1, \xi \rangle, \dots, \langle f_m, \xi \rangle).$$

付随するプロセスを  $\{\xi_t: t \geq 0\}$  と書くと,  $B$  が保存的 (すなわち  $B1 \equiv 0$ ) のとき 1 次元拡散過程

$\{\xi_t(E) : t \geq 0\}$  は Feller 拡散近似(2.10)で  $a=1/2, b=0$  とした生成作用素を持つ. この事実は,  $\Phi(\xi) := F(\langle 1, \xi \rangle) = F(\xi(E))$  に対して  $G\Phi(\xi) = \xi(E)F''(\xi(E))/2$  となることから従う. さらに, 測度値拡散過程  $\{\xi_t : t \geq 0\}$  を正規化して得られる確率測度値拡散過程  $\{\xi_t(E)^{-1}\xi_t : t \geq 0\}$  は Fleming-Viot 過程と密接な関係があるだろうという素朴な発想は Shiga (1990), Perkins (1991) により厳密化されたが, 実際には時間変更の操作を介する必要がある. 原型と言えるのは, 2.3 節における  $Y(t)$  が  $\beta_1 = \beta_2 = 1, \gamma_1 = \gamma_2$  の場合に生成作用素(2.3)を持つ拡散過程そのものではなくその適当な時間変更であるという事実である (Warren and Yor, 1998, Proposition 8 に正確な主張と詳しい計算がある). なお, Dawson (1993) は測度値 Markov 過程の理論に最も大きな貢献をした一人による 1990 年代初めまでの研究のかなり包括的な講義録である. 測度値分枝過程に限れば, 最近までの研究が Li (2011) にまとめられている.

## 5. ジャンプを伴う一般化

2.2 節で言及したように, 分枝過程の場合にはジャンプ型の生成作用素を許すという一般化が自然な形でなされている. これは出生分布や移入に付随する分布の裾が重い場合に対応し, スケーリングはそれらに応じて取る. Wright-Fisher 拡散過程についても集団遺伝学に動機づけられた文脈の中で同様の状況が考えられ, (2.3) にジャンプ型の作用素を加えた拡張版が近年活発に議論されている. この辺の事情についての明解な解説として Birkner and Blath (2009) がある.

(2.3) は (2.2) で  $b(x) = 0$  とした式の成立に基づくが, 特に一個体あたりの分散  $\text{Var}(X^{(N)}(1))/N$  が収束することが重要であった. これが発散してしまうほど極端な偏りが生じ得るように一般化したランダムサンプリングを導入することが, この方向での一般化の鍵である. そして, スケーリングの取り方はその偏りの程度に依存する. 紙幅の都合もあるため, そのようなモデルから得られる極限過程の生成作用素  $L$  を記しておくに留める:

$$Lf(x) = \frac{\Lambda(\{0\})}{2} x(1-x)f''(x) + \int_{(0,1]} \frac{\Lambda(dy)}{y^2} [xf((1-y)x+y) + (1-x)f((1-y)x) - f(x)].$$

ここで  $\Lambda$  は  $[0, 1]$  上の確率測度であり,  $\Lambda = \delta_0$  のとき (2.3) に帰着する. 同様の拡張は Fleming-Viot 過程に対してもなされており, それは (4.1) にジャンプ型作用素を加えた生成作用素

$$\Lambda(\{0\})\mathcal{L}_0\Phi(\mu) + \int_{(0,1]} \frac{\Lambda(dy)}{y^2} \int_E \mu(dr) [\Phi((1-y)\mu + y\delta_r) - \Phi(\mu)] + \mathcal{L}_B\Phi(\mu)$$

に付随する.  $\Lambda(dy)/y^2$  は「同一の親からタイプを受け継ぐ個体が全個体数のうち頻度  $y$  を占める」ことが起こる intensity である. 文献についても Birkner and Blath (2009) を参照されたい.

## 謝 辞

本稿作成に際し, 清水昭信先生から有益な助言を頂いた. この場を借りて御礼申し上げたい.

## 注.

- 1) 第2版であることに注意. 増加分に含まれる2つの章で拡散過程が論じられている.
- 2) Feller (1951) の脚注には, このような性質を持つ拡散方程式の理論は「未開の地」であるとし, 強い関心が窺える. 言うまでもなく, その地の開拓者となったのは彼自身である.
- 3) 例えば D. A. ハーヴィル著「統計のための行列代数 上」(シュプリンガー・ジャパン, 2007年) 15章(8.6)式を見よ.

- 4) ここでは、時刻  $t=1$  での分布がパラメータ 1 の指数分布に等しいようなガンマ過程を意味するものとする。
- 5)  $M$  が定義されている確率空間を拡張した確率空間上に構成される (cf. Ferguson, 1973)。

### 参 考 文 献

- Arratia, R., Barbour, A. D. and Tavaré, S. (2003). *Logarithmic Combinatorial Structures: A Probabilistic Approach*, European Mathematical Society, Zurich.
- Birkner, M. and Blath, J. (2009). Measure-valued diffusions, general coalescents and population genetic inference, *Trends in Stochastic Analysis*, 329–363, Cambridge University Press, Cambridge.
- Bürger, R. (2000). *The Mathematical Theory of Selection, Recombination, and Mutation*, John Wiley & Sons, Chichester.
- Cavalli-Sforza, L. L. and Edwards, A. F. W. (1967). Phylogenetic analysis: Models and estimation procedures, *The American Journal of Human Genetics*, **19**, 233–257.
- Dawson, D. A. (1993). Measure-valued Markov processes, *École d'Été de Probabilités de Saint-Flour XXI-1991*, Lecture Notes in Mathematics, **1541**, 1–260, Springer, Berlin.
- Durrett, R. (2008). *Probability Models for DNA Sequence Evolution*, 2nd ed., Springer, New York.
- Ethier, S. N. and Kurtz, T. G. (1981). The infinitely-many-neutral-alleles diffusion model, *Advances in Applied Probability*, **13**, 429–452.
- Ethier, S. N. and Kurtz, T. G. (1986). *Markov Processes: Characterization and Convergence*, Wiley, New York.
- Ethier, S. N. and Kurtz, T. G. (1987). The infinitely-many-alleles model with selection as a measure-valued diffusion, *Stochastic Methods in Biology, Nagoya, 1985*, Lecture Notes in Biomathematics, **70**, 72–86, Springer, Berlin.
- Ethier, S. N. and Kurtz, T. G. (1993). Fleming-Viot processes in population genetics, *SIAM Journal on Control and Optimization*, **31**, 345–386.
- Ethier, S. N. and Kurtz, T. G. (1994). Convergence to Fleming-Viot processes in the weak atomic topology, *Stochastic Processes and Their Applications*, **54**, 1–27.
- Ewens, W. J. (1972). The sampling theory of selectively neutral alleles, *Theoretical Population Biology*, **3**, 87–112; erratum, *ibid.* **3**, p. 240; erratum, *ibid.* **3**, p. 376.
- Ewens, W. J. and Tavaré, S. (1997). The Ewens sampling formula, *Discrete Multivariate Distributions* (eds. N. Johnson, S. Kotz and N. Balakrishnan), 232–246, John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Feller, W. (1951). Diffusion processes in genetics, *Proceedings of the Second Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability, 1950*, 227–246, University of California Press, Berkeley.
- Feng, S. (2010). *The Poisson-Dirichlet Distribution and Related Topics*, Springer, Heidelberg.
- Ferguson, T. S. (1973). A Bayesian analysis of some nonparametric problems, *The Annals of Statistics*, **1**, 209–230.
- Fleming, W. H. and Viot, M. (1979). Some measure-valued Markov processes in population genetics theory, *Indiana University Mathematics Journal*, **28**, 817–843.
- Gillespie, J. H. (1974). Natural selection for within-generation variance in offspring number, *Genetics*, **76**, 601–606.
- Handa, K. (2004). Reversible distributions of multi-allelic Gillespie-Sato diffusion models, *Annales de l'Institut Henri Poincaré, Probabilités et Statistiques*, **40**, 569–597.
- Handa, K. (2011). The sector constants of continuous state branching processes with immigration,

- <http://arxiv.org/abs/1108.1289> (preprint).
- Jirina, M. (1958). Stochastic branching processes with continuous state space, *Czechoslovak Mathematical Journal*, **8**, 292–313, available at <http://dml.cz/dmlcz/100304>.
- Karlin, S. and McGregor, J. (1964). Direct product branching processes and related Markov chains, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **51**, 598–602.
- Kawazu, K. and Watanabe, S. (1971). Branching processes with immigration and related limit theorems, *Theory of Probability and Its Applications*, **16**, 36–54.
- Keller-Ressel, M. and Mijatović, A. (2011). On the limit distributions of continuous-state branching processes with immigration, <http://arxiv.org/abs/1103.5605> (preprint).
- Kimura, M. (1957). Some problems of stochastic processes in genetics, *The Annals of Mathematical Statistics*, **28**, 882–901.
- Kimura, M. and Crow, J. (1964). The number of alleles that can be maintained in a finite population, *Genetics*, **49**, 725–738.
- Kingman, J. F. C. (1975). Random discrete distribution, *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, **37**, 1–22.
- Lamperti, J. (1967). The limit of a sequence of branching processes, *Zeitschrift für Wahrscheinlichkeitstheorie und Verwandte Gebiete*, **7**, 271–288.
- Li, Z. (2011). *Measure-valued Branching Markov Processes*, Springer, Heidelberg.
- Li, Z., Shiga, T. and Yao, L. (1999). A reversibility problem for Fleming-Viot processes, *Electronic Communications in Probability*, **4**, 71–82.
- Perkins, E. A. (1991). Conditional Dawson-Watanabe processes and Fleming-Viot processes, *Seminar on Stochastic Processes*, Progress in Probability, **29**, 143–156, Birkhäuser, Boston, Massachusetts.
- Sato, K. (1978). Convergence to a diffusion of a multi-allelic model in population genetics, *Advances in Applied Probability*, **10**, 538–562.
- Shiga, T. (1987). A certain class of infinite-dimensional diffusion processes arising in population genetics, *Journal of the Mathematical Society of Japan*, **39**, 17–25.
- Shiga, T. (1990). A stochastic equation based on a Poisson system for a class of measure-valued diffusion processes, *Journal of Mathematics of Kyoto University*, **30**, 245–279.
- Warren, J. and Yor, M. (1998). The Brownian burglar: Conditioning Brownian motion by its local time process, *Séminaire de Probabilités, XXXII*, Lecture Notes in Mathematics, **1686**, 328–342, Springer, Berlin.
- Watanabe, S. (1968). A limit theorem of branching processes and continuous state branching processes, *Journal of Mathematics of Kyoto University*, **8**, 141–167.

## Generalizations of Wright-Fisher Diffusions and Related Topics

Kenji Handa

Department of Mathematics, Saga University

The Wright-Fisher diffusion model is one of the most basic models in population genetics. In the 6 decades since the publication of Feller's article on this process, it has been generalized in many ways and has turned out to have connections in various contexts. This note describes some such topics.