植物中的种子库如何演化：一个受强漂移作用的随机动力系统

Alison Etheridge* João Luiz de Oliveira Madeira*

2026年2月5日

arXiv:2602.04437v1 [math.PR] 4 Feb 2026

摘要

我们研究种群规模的变化以及波动的环境条件如何影响植物中种子库的定殖。我们的模型是对 Kaj、Krone 和 Lascoux [35] 所提出的含种子库的 Wright–Fisher 模型的一种修正。我们区分仅产生非休眠种子的野生型个体，以及产生具有休眠特性种子的突变体。为理解变化中的种群规模如何塑造种子库的定殖，我们在扩散尺度下分析该过程。结果支持如下生物学见解：种子库在衰退的种群中受到青睐，而若种群规模恒定或增长则不受青睐。令人惊讶的是，即便种群规模变化极为缓慢——处于进化的时间尺度上——这一点依然成立。我们还研究短期波动的影响，例如降雨量或温度的年度变化。

从数学上讲，我们的分析可归结为一个在大漂移作用下被约束到流形上的随机动力系统；经过尺度变换后，该系统收敛为流形上的扩散过程。受 Lyapunov–Schmidt 约化的启发，我们通过将系统投影到其线性对应系统上，推导出极限扩散系数的显式公式。这为推导具有强漂移和非线性约束的模型中的扩散近似提供了一个通用框架。

关键词： 种子库；Wright–Fisher模型；随机动力系统；Lyapunov–Schmidt 约化。

1 引言

本文从理论角度研究植物中的种子库如何形成，以及形成的原因。种子库由一批种子构成，这些种子在休眠数个世代后仍能萌发，充当来自过去的遗传物质储备，与当前世代的遗传贡献相竞争。我们假设，某种突变出现在一个原本没有种子库的种群中，并赋予其形成种子库的能力。我们还假设，携带这种突变的植物产生的种子总数分布，与一个野生型个体在单个世代中产生的种子数分布相同；并且突变体与野生型幼体萌发后适合度相同，因此这种突变不会给携带者带来明显的内在优势。我们研究该突变入侵种群的概率，并将其固定概率与新近出现的、不会形成种子库的中性突变的固定概率进行比较。结果表明，种子库会显著影响固定概率，影响方式取决于环境条件。具体而言，我们证明，在种群规模恒定时，或在进化时间尺度上环境条件有利于种群增长时，种子库的存在会带来劣势。相反，在进化时间尺度上会导致种群规模随机波动或种群衰退的环境条件，则可能有利于种子库的形成。我们还考察了植物产种能力的短期波动的影响，并发现这类波动同样可能促进种子库的形成。我们的研究最初

*统计学系，牛津大学，英国

受到 Diala Abu Awad 和 Amandine Véber 提出的问题的启发；她们正在进行的研究探讨了我们结果的生物学影响。

对我们的模型进行数学分析时，一个主要挑战是必须追踪多个时间尺度，因为种子能够保持休眠的世代数有限，相对于进化过程的时间尺度而言微不足道。本文的主要数学贡献在于，为克服这一挑战，我们在第 3.3 节中推导了一个通用公式，用于求常微分方程（ODE）流的渐近吸引子附近稳定流形的二次近似。结合 [36] 和 [46],的结果，该公式可用于计算源自理论生物学和应用概率、具有多个时间尺度的大规模随机动力系统的扩散近似。

在第 2 节正式定义相互作用粒子系统之前，我们先概述该模型的生物学动机。

1.1 生物学动机

种子是裸子植物和被子植物的基本繁殖单位，也是地球上分布最广的植物类群。从生理学角度看，每粒种子都包含萌发所需的全部结构，也就是说，能够长成一株新的成熟植株。在这一语境下，休眠 在生物学上的定义是：有活力的种子在具备所有必要环境条件的情况下仍未完成萌发 [7, 8]。因此，种子库可以被视为过去世代遗留下来的遗传物质储库：当前世代产生的后代种子可以跳过若干世代，在未来萌发。如果某种植物的种子会休眠，我们就说它具有种子库 。休眠的存在与持续时间具有很强的遗传成分（见 [6, 第 8]章），并且在很大程度上由母株决定。有趣的是，对于某些物种，同一植株所产的种子可能具有不同的萌发时间——在这种情况下，种子休眠被称为下注对冲策略 [1]

在进化生物学中，突变通常分为三类：有益突变（提高适合度）、中性突变（对适合度没有影响）和有害突变（降低适合度）。自然选择有利于有益突变及其定殖。然而，即使没有自然选择，中性突变也可能通过遗传漂变等机制而固定下来，而遗传漂变由人口波动驱动 [38, 45]。

从遗传学角度来看，休眠是一种高度可变的性状。例如，野燕麦（野燕麦）不同谱系的种子可能具有不同的休眠期，甚至完全没有休眠 [1, 49]。值得注意的是，休眠和非休眠种子这一性状遍布裸子植物和被子植物的整个系统发育树，这表明种子休眠性状在进化过程中必定曾多次丧失和演化 [6, 24, 42]。尽管休眠性状高度多变，不同生态系统与种子休眠的普遍程度之间也存在相关性 [6,Chapter 12]。例如，在热带地区，没有种子库的植物物种更为普遍；而在更寒冷干燥的地区，种子休眠则占主导地位（见 [6,Chapter 12]和 [24]）。不过，即使在稳定环境中，具有种子库的植物种群与不具有种子库的种群，其普遍程度也大致相当 [24]。此外，实验数据表明，系统发育树上的休眠多样性高度偏向树根部 [24]。考虑到这些观察结果，自然会产生以下问题：

(1) 在条件更严酷（例如水量较少、温度极端）或稳定性较低的环境中，种子休眠是否是一种有益性状？(2) 在稳定环境中，种子库能否因遗传漂变而进化并定殖？(3) 如果生活在稳定环境中的种群普遍具有休眠性状，那么该性状消失的可能性有多大？

据我们所知，目前尚无研究使用基于个体的模型来探讨这些问题。本文采用 Kaj、Krone 和 Lascoux 在 [35] 中提出的 Wright–Fisher模型的一种变体。与以往的数学研究不同，我们关注的是种子库可能在什么条件下变得普遍，而不是已建立的种子库对遗传变异的影响。我们通过研究在以下三种不同情景中，赋予产生休眠种子能力的突变的建立概率，对上述问题作出部分回答：

(i) **恒定环境**：我们表明，与不休眠的中性等位基因相比，存在种子库并不利于其进化（见定理 2.5）。尽管如此，由于遗传漂变，种子库性状仍可能固定，其固定概率与非休眠中性性状的固定概率处于同一数量级。此外，在主要携带休眠性状的种群中，该性状不太可能丢失（见定理 2.3 和命题 2.4）。尤其是，我们的结果与来自稳定环境中种群的生物学数据一致 [24]。

(ii) **缓慢变化的环境**：在这种情形下，我们假设由于环境条件变化，种群规模在进化时间尺度上发生变化。恶劣条件（例如缺水、极端温度）可能导致种群衰退，而有利条件（例如水源充足）则会带来种群增长。在定理 2.6 和推论 2.7 中，我们表明，恶劣的环境条件有利于种子库性状，而当条件促进种群增长时，非休眠性状更具优势。此外，进化时间尺度上种群规模的随机波动往往有利于一种中间状态，即休眠个体和非休眠个体共存。我们强调，尽管在我们的模型中，种子休眠的时间相对于进化时间尺度可以忽略不计，但上述结果依然成立。我们的结果有助于解释比较热带与温带生境的生物学数据 [6, 第 12] 章。

(iii) **快速变化的环境条件**：在这种设定下，我们将短期环境条件（例如降雨量或温度的年度变化）建模为种子生产的波动，同时保持种群规模不变。不利条件对应于某一世代中所有个体的总体种子产量下降，而不论其遗传类型为何；有利条件则对应于种子产量上升。定理2.10表明，对于一类萌发时间分布，这种短暂波动可能有利于种子库性状。我们的发现有助于解释不同栖息地中的生物学模式 [6, 第 12], 章，并拓展了诸如 [21] 的经典结果。尤为重要的是，与以往研究不同，我们纳入了有限种群繁殖中固有随机性的影响（即所谓的遗传漂变）。

在准确陈述我们的模型和结果之前，我们先简要回顾一些关于种子库演化的早期数学研究。

1.2 相关工作

Cohen [21] 提出了据我们所知首个用于研究种子库在何种条件下有益的模型。他考虑一种一生只繁殖一次的一年生植物。在他的模型中，每年都有固定比例 $g \in (0, 1)$的种子萌发，剩余种子中有固定比例 $d \in (0, 1)$死亡。此外，每年每株成熟植株产生的平均种子数由随机变量 $\xi(t)$描述，其中 $t \geq 0$表示年份。根据Cohen模型，若 $\zeta(t)$表示第 $t \geq 0$年的种子库中的种子数，则递推关系为

$$\zeta(t+1) = (1-g)\zeta(t) - d(1-g)\zeta(t) + g\xi(t)\zeta(t), \ \forall t \in \mathbb{N}_0. \tag{1.1}$$

随机过程$(\xi(t))_{t\geq 0}$刻画了环境波动。通过求出使存活种子数最多的 $g \in (0,\ 1)$，Cohen得出结论：在随机变化环境中，种子库的存在更有利。与我们的模型不同，Cohen模型假设种子库已经建立，因此他的分析没有考虑有种子库和没有种子库的植物之间的竞争。在 [26], 中考察了萌发比例不同的突变体入侵的可能性，并在 [1, 18] 中对模型作了进一步修改，以研究竞争压力和其他环境条件的影响。递推关系(1.1)隐含地假设种子的萌发时间服从几何分布。然而，对于植物种群而言，萌发时间的分布往往很复杂，很少服从几何分布（见 [6,表12.2]）。此外，这些研究都没有纳入遗传漂变的影响。

关于微生物种群中休眠的定殖，也已有一些研究。在此背景下，Blath 和 Tóbiás [16] 研究了一个模型，其中个体可以在处于竞争压力下的种群中于活跃态和非活跃态之间切换。他们得出结论：如果进入休眠态的切换由竞争压力诱导，那么休眠是有益的，并且当种群规模足够大时，休眠能够以正概率定殖。

Blath、Hermann 和 Slowik [15] 也研究了休眠对微生物种群的有益方面。作者研究了一个分枝过程模型，其中粒子可以在活跃态和休眠态之间切换。在该模型中，作者纳入了休眠成本，用以刻画微生物需要将能量和资源投入到使其能够长期保持休眠所需机制中的这一想法。在他们的框架中，在恒定环境下，休眠的收益并不能抵消其成本。然而，当环境随机波动时，休眠可能是有益的，并且在响应性切换与随机切换之间的选择可能对种群增长产生重大影响。

尽管 [15, 16] 中的结果在不同假设下适用于微生物种群，但其结论不能直接推广到植物。首先，与微生物种群不同，植物种子库是由活跃（或成熟）植物的部分后代形成的，而非通过改变成年植物的代谢状态形成。此外，在植物中，即使是休眠种子，通常也无法跳过超过几代 [4, 41, 51],，这限制了遗传储备的时间跨度；而 [15,16] 的模型假设，微生物休眠可以持续与进化变化时间尺度相当的时长。此外，调控休眠的一些分子机制在种子植物中普遍存在 [53],，因此，植物休眠的代价不应像微生物休眠的相应代价那么高。

由于种子库充当遗传物质的储备，它们会影响种群中个体样本之间的遗传关联，也就是说，它们会影响种群的*谱系*；这种影响取决于休眠时长，并已从随机分析的角度得到广泛研究 [13, 14, 35, 41]。本文不会着重讨论种子库的这一方面。休眠期长度的差异促使 Blath 及其合作者 [13, 14] 将种子库分为两类：*弱*（指平均萌发时间有限的种子库）和*强*（指休眠时长与进化时间尺度相当的种子库）。「弱」这一术语反映了这样一个事实：平均萌发时间有限的种子库不会显著改变谱系结构（至少在较长的时间尺度上如此）。由于我们关注的是植物，而且我们将证明，休眠时间仅持续有限世代的种子仍能显著影响建立概率，因此本文不采用这种弱／强分类。

1.3 突变固定的阶段

对于在已建立种群中产生并扫荡至固定的有利突变，通常将入侵划分为四个阶段 [5]:

(i) 分枝阶段：在此阶段，种群中的突变体比例保持足够小，以至于它们之间的竞争可以忽略。因此，个体数量的行为可以在数学上建模为分枝过程。

(ii) 早期阶段或滞后阶段：突变个体的数量既没有少到可以忽略竞争，也没有多到足以被视为种群总量中的显著比例。在这种情况下，由于突变体的人均平均增长率高于“野生型”（即未携带该突变的个体）的人均平均增长率，突变体比例的变化可由具有正增长率的常微分方程（ODE）的解很好地近似 [22]。

(iii) 扩散阶段：突变体在种群总量中所占比例达到显著水平；由于突变体彼此竞争，这一比例的变化速度会减慢。在更长的时间尺度上，我们可以用随机微分方程（SDE）近似描述其演化。

(iv) 固定阶段：与突变体数量相比，野生型个体的数量可以忽略，因此可以用次临界分枝过程近似描述野生型个体的动力学。

将这一框架用于模拟中性变异体的固定，其难点在于分析早期阶段，因为在中性情况下，突变体种群的人均平均增长率与野生型相同，因此遗传漂变占主导地位 [38,45]。因此，在生物学文献中，中性突变的入侵通常被建模为扩散阶段紧接在分枝阶段之后开始。

由于具有种子休眠特性的植物并无明显的优势或劣势，我们的研究将更接近于中性突变的固定研究，而非有利突变的固定研究。不过，阐述中性情形下早期阶段的模型不在本文讨论范围内，因此我们将遵循 Kimura $[37, 38]$ 的做法，只关注分枝阶段和扩散阶段，也就是说，忽略滞后阶段和固定阶段。在第 2.1.1 节陈述定理 2.1 后，我们将说明扩散阶段初始条件的选择如何依据分枝阶段的结果。

论文结构： 第 2 节介绍本文的主要模型和结果。我们将讨论三种不同的情形：第 2.1 节将描述恒定环境下的情形；第 2.2 节将讨论种群规模随进化过程在相同时间尺度上变化的情形；第 2.3 节将讨论影响种子生产的环境条件在单个世代的时间尺度上波动的情形。

在第 3.1 节和第 3.2 节中，我们简要概述了受大漂移作用而被推至流形上的随机动力系统。第 3.3 节给出一个通用公式，用于计算吸引子流形附近动力系统流的二次近似；为便于阅读，该结果的证明推迟至第 6.2 节。第 3.4 节通过一个特定常微分方程的应用，阐释该公式的用法。最后，主要结果的证明从第 4 节开始，我们在该节证明有关分枝阶段的结果。在第 5 节中，我们将动力系统方面的结果与随机分析中的定理结合起来，推导出扩散阶段近似我们模型的极限随机微分方程。其余证明见第 6 节。

记号： 下文中，我们用 $\mathbb{N}$表示严格正整数集合，并令 $\mathbb{N}_0 := \mathbb{N} \cup \{0\}$。此外，对于任意 $K \in \mathbb{N}$，令 $[\![K]\!] := \{1, 2、\ldots\ldots、K\}$，并令 $[\![K]\!]_0 := [\![K]\!] \cup \{0\}$。由于我们将处理 $(K+1)$ 维向量，使用粗体字母表示向量和矩阵、普通字母表示标量会比较方便。令$\mathbf{e}_0$、……、$\mathbf{e}_K$为$\mathbb{R}^{K+1}$的标准基，并用$\langle \boldsymbol{u}, \boldsymbol{v} \rangle$表示向量 $\boldsymbol{u}, \boldsymbol{v} \in \mathbb{R}^{K+1}$ 之间的内积。

对于任意随机变量 Y，令 $\sigma(Y)$ 表示由 Y 生成的 σ-代数。此外，若 σ 和 $\tilde{\sigma}$ 是两个 σ-代数，令 $\sigma \times \tilde{\sigma}$ 表示相应的乘积 σ-代数。对于一个博雷尔

子集 $I \subset \mathbb{R}^{K+1}$，令 $\mathscr{D}([0,+\infty)\ I)$ 表示取值于 I 的右连续左极限路径集合。对于 $T>0$ 和给定的右连续有限变差过程 $\mathbf{A}:\ [0,+\infty) \to \mathbb{R}^{K+1}$，令 $\mathfrak{T}(\mathbf{A}\ T)$ 表示$\mathbf{A}$ 在时间区间 $[0,T]$ 上的全变差。此外，对于实值右连续左极限鞅 $(M(t))_{t\geq 0}$，分别用 $([M](t))_{t\geq 0}$ 和 $(\langle M\rangle(t))_{t\geq 0}$ 表示与 M 相关的二次变差和可预测括号（关于这些过程之间的区别，见 $[34, 定理\ 4.52]$ ）。

此外，引入一些用于比较函数的记号也会很方便。对于集合 $\mathcal{S}$，设 $f,g:\mathcal{S} \to \mathbb{R}_+$ 是定义在 $\mathcal{S}$ 上的非负实值函数。我们记$f \lesssim g$，表示存在 $C>0$，使得对于每个 $x\in\mathcal{S}$，都有 $f(x) \leq Cg(x)$。若要强调常数 C 依赖于参数 p，则记作 $f \lesssim_p g$。此外，对于 $f:\ [0,\infty) \to \mathbb{R}$，$N\in\mathbb{N}$ 和 $T\geq 0$，我们令

$$\int_0^T f(t)\ d\lfloor Nt\rfloor := \sum_{t=0}^{\lfloor NT\rfloor -1} f\left(\frac{t}{N}\right).$$

2 模型描述与主要结果

本节将介绍本文重点研究的模型（及其若干变体），并陈述主要结果。我们的模型可以看作 Kaj、Krone 和 Lascoux 在 $[35]$ 中提出的带种子库的Wright-Fisher模型的扩展。该模型适用于一年生植物种群。对于能够存活多个世代的植物，也可以进行完全类似的分析，但方程会复杂得多，也更难解释。为提高可读性，我们将根据所考虑的环境是恒定还是变化来分别介绍模型。

2.1 恒定环境下的 Wright-Fisher 模型

令 $N\in\mathbb{N}$ 为一个缩放参数。在恒定环境下，N 表示种群规模。我们考虑一个由两种类型组成、按离散世代演化的种群。这两种类型在产生种子库的能力上有所不同，但总体适合度相同。野生型个体没有种子库，因此只能为下一世代贡献遗传物质。另一方面，突变个体会产生能够存活长达 $K\in\mathbb{N}$ 世代的种子。突变型植物种子的萌发时间分布由向量 $\boldsymbol{b}=(b_i)_{i\in[\![K]\!]_0}$ 给出，且满足

$$\sum_{i=0}^{K} b_i = 1 \quad \text{and} \quad b_0 > 0. \tag{2.1}$$

特别地，$\mathbf{b}$ 是 K维单纯形的一个元素

$$\mathbb{S}_K^* := \left\{ \boldsymbol{b}=(b_i)_{i\in[\![K]\!]_0} \in [0,1]^{K+1} :\ \sum_{i=0}^{K} b_i = 1,\ b_0>0 \right\}. \tag{2.2}$$

我们将在公式 (2.4) 下方解释，为何施加条件 $b_0>0$ 是方便的。我们将平均萌发时间 定义为

$$B := \sum_{i=1}^{K} i b_i. \tag{2.3}$$

直观地说，b_i 表示突变个体的种子在种子库中恰好停留 i个世代的比例，其中 $i\in[\![K]\!]_0$。对于任意 $t\in\mathbb{N}_0$，令 $X_i^N(t)$表示曾在第 $t-i$世代生活的成熟突变植物数量。令 $M>0$ 为某个较大的参数，并令 $t\in\mathbb{N}_0$满足 $t\geq K-1$。第 t 世代的每个野生型个体贡献 Poiss(M) 颗种子，而第 $t-i$ 世代的每株成熟突变体（$i\in[\![K]\!]_0$）向

当前世代中等待萌发的种子库贡献 Poiss() 颗种子。从该种子库中抽取 N 颗种子使其萌发，并形成第 $t+1$世代的成熟植株。假设参数 M 足够大，因此可以忽略可供抽样的种子少于 N 颗的可能性；事实上，与 Wright-Fisher模型通常采用的做法一样，我们假设种子库足够大，从而可以忽略有放回抽样与无放回抽样之间的差异。

更形式地，我们定义马尔可夫过程 $\left(\boldsymbol{X}^N(t)\right)_{t\in\mathbb{N}_0} = \left(X_0^N(t)\ X_1^N(t)\ldots, X_K^N(t)\right)_{t\geq K-1}$，使得对于任意 $t\in\mathbb{N}_0$，在给定 $\boldsymbol{X}^N(t)$ 的条件下，$X_0^N(t+1)$ 的分布为

$$X_0^N(t+1)\big|\boldsymbol{X}^N(t) \sim \mathrm{Bin}\left(N,\ \frac{\sum_{i=0}^K b_i X_i^N(t)}{(N-X_0^N(t))+\sum_{i=0}^K b_i X_i^N(t)}\right), \tag{2.4}$$

且 $X_i^N(t+1) := X_{i-1}^N(t)$，其中 $i\in[\![K]\!]$。

注。(2.1) 中的条件 $b_0>0$ 确保，即使成熟植株种群完全由突变个体组成，也始终有足够的种子准备好萌发并形成下一代。通过以如下方式书写 *Wright-Fisher*模型的动力学，主要结果在 $b_0=0$ 的情况下仍可证明：如果第t 世代的成熟植株全是突变个体，那么第 $t+1$ 世代的成熟植株也全是突变个体。我们认为，纳入如此一般的情形会使记号更加复杂，却不会带来新的数学或生物学见解。

我们关注这样一种情形：第 0 代出现了一个具有休眠性状的成熟突变体，即此时 $\boldsymbol{X}(0) = (1, 0、0、\cdots、0)$。如第 1.3 节所述，我们首先考虑分枝阶段。

2.1.1 恒定环境中的分枝阶段

对于突变个体，与其追踪前几代中的突变体数量，不如统计将在未来 $i\in[\![K]\!]_0$ 世代后萌发的种子数量，这样会更方便。因此，设 $M>1$ 为某个足够大的正数。令（$K+1$）型分枝过程（$\mathbf{Z}(t))_{t\in\mathbf{N}_0}$ $=(Z_0(t)\ldots,\ Z_K(t))_{t\in\mathbf{N}_0}$ 为一个多类型分枝过程，其动力学如下所述。

(i) 在每一代中，每个 0 型粒子产生 Poiss(b_0) 个 0 型粒子，以及对于任意 $i\in[\![K]\!]$，产生 Poiss(Mb_i) 个 i 型粒子。

(ii) 对于 $i>1$，类型为 i 的粒子以概率 1 成熟为类型为 $i-1$ 的粒子。

(iii) 每个类型 1 的粒子以概率 $1/M$ 萌发为类型 0 的粒子，并以概率 $1-1/M$ 死亡。

0 型粒子表示当前世代中的成熟突变体，而对于 $i\in[\![K]\!]$，i型粒子表示种子库中恰好将在未来 i 个世代后准备萌发的种子。因此，$\mathbf{Z}$ 并非向量过程 $\boldsymbol{X}^N$ 的近似，但由其定义（以及二项分布的泊松近似）可知，Z_0近似了 X_0^N 的行为。请注意，$\mathbf{Z}$ 的生成元不依赖于缩放参数 N，这反映了该近似仅在突变个体数量相对于总种群规模 N 可忽略时才有效。另请注意，

$\mathbf{Z}$ 的均值矩阵 $\mathbf{M}$ 由下式给出

$$\mathbf{M} = \begin{pmatrix} b_0 & Mb_1 & Mb_2 & Mb_3 & \dots & Mb_K \\ 1/M & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 \end{pmatrix}. \tag{2.5}$$

由于我们并未假设突变个体具有任何明显的优势或劣势，因此我们预计，近似描述 $(X_0^N(t))_{t\in\mathbb{N}_0}$ 的分枝过程是临界的。回顾第 1.3 节末尾的 $\boldsymbol{e}_0$ 定义，以及式 (2.3) 中的平均萌发时间 B 定义。

定理 **定理 2.1**。多类型分枝过程 $\mathbf{Z}$ 是临界的，其存活概率满足 *es*

$$\lim_{t\to\infty} t\mathbb{P}_{\mathbf{e}_0}(\mathbf{Z}(t)\neq 0) = 2(B+1).$$

此外，在以其存活为条件时，缩放后的成熟个体数量的极限分布满足：对任意 $y\in[0,\infty)$，

$$\lim_{t\to\infty} \mathbb{P}_{\mathbf{e}_0}\left(\frac{Z_0(t)}{t}\geq y \,\middle|\, \mathbf{Z}(t)\neq 0\right) = \exp\left(-2y(B+1)^2\right).$$

为扩散阶段选择初始条件： 定理 2.1 将在第 4 节证明。我们希望将这些量与野生型种群中出现的中性突变的存活概率，以及以存活为条件的期望数量进行比较。对于这种中性突变，其进化在分枝阶段可由一个（单类型）临界分枝过程 $(Y(t))_{t\geq 0}$ 近似，且后代分布的方差等于一。在这种情况下（例如参见 [3, 定理 I.9.1 和 I.9.2]）

$$\lim_{t\to\infty} t\mathbb{P}(Y(t)\neq 0) = 2 \quad \text{and} \quad \lim_{t\to\infty}\mathbb{P}\left(\frac{Y(t)}{t}\geq y \,\middle|\, Y(t)\neq 0\right) = \exp(-2y),\ \forall\, y\in[0,\infty). \tag{2.6}$$

特别地，对于 $B>0$，定理 2.1 和 (2.6) 表明

$$\lim_{t\to\infty} t\mathbb{P}_{\mathbf{e}_0}(\mathbf{Z}(t)\neq 0) = 2(B+1) > 2 = \lim_{t\to\infty} t\mathbb{P}(Y(t)\neq 0),$$

这意味着种子库的存在会提高分枝阶段的存活概率。然而，在分枝阶段结束时成熟个体的期望数量（以存活为条件）低于无休眠中性突变在分枝阶段结束时的成熟个体期望数量（同样以存活为条件），因为定理 2.1 和 (2.6) 表明

$$\lim_{t\to\infty}\mathbb{E}_{\mathbf{e}_0}\left[\frac{Z_0(t)}{t}\,\middle|\,\mathbf{Z}(t)\neq 0\right] = \frac{1}{2(B+1)^2} < \frac{1}{2} = \lim_{t\to\infty}\mathbb{E}\left[\frac{Y(t)}{t}\,\middle|\,Y(t)\neq 0\right].$$

不过，均值只是衡量种子库如何影响分枝阶段结果的粗略指标。正如第 1.3 节所述，我们将近似认为扩散过程在分枝阶段结束后立即开始。为了部分弥补这一粗略假设，我们将采用比通常做法稍微精细的方法，将分枝阶段的最终状态与扩散阶段的初始条件衔接起来。

我们已经在 (2.6) 中看到，在分枝近似下，存活至时刻 t 的概率会因种子库性质而提高，代价是在存活条件下期望种群规模更小。我们寻找初始值之间的对应关系

用于两种情形（赋予种子库的突变与纯粹的中性突变）的扩散近似、并能刻画这两种效应。分枝近似仅当成熟种群中的突变体比例相对于总种群规模可忽略时才有效。设 $\varepsilon \in (0,1)$ 足够小，使得分枝近似仍然适用，同时成熟种群中的突变个体数至多为 εN。对于 $B \geq 0$，我们寻找一个映射 $\psi_B\colon [0,\varepsilon] \to [0,\infty)$，使得 $\psi_B(0) = 0$，并且对任意 $0 \leq y^{(1)} < y^{(2)} \leq \varepsilon$，当 t充分大时，

$$\mathbb{P}_{\mathbf{e}_0}\left(\psi_B(y^{(1)}) \leq \frac{Z_0(t)}{t} \leq \psi_B(y^{(2)})\right) = \mathbb{P}\left(y^{(1)} \leq \frac{Y(t)}{t} \leq y^{(2)}\right) + o(t^{-1}). \tag{2.7}$$

注意，方程两边的概率均对应于非条件过程。粗略来说，中性突变存活并达到频率 y 的概率，与种子库突变存活并达到 ψ_B（y）的概率相同。将定理 2.1 和 (2.6) 应用于 (2.7)，我们得出映射 ψ_B 必须满足：对于任意 $0 \leq y^{(1)} < y^{(2)} \leq \varepsilon$,

$$(B+1)\left(\exp\left(-2\psi_B(y^{(1)})(B+1)^2\right) - \exp\left(-2\psi_B(y^{(2)})(B+1)^2\right)\right) = \exp(-2y^{(1)}) - \exp(-2y^{(2)}). \tag{2.8}$$

下一个结果可直接由 (2.8) 得出。

引理 2.2。对于任意 $\varepsilon \in (0,1]$ 和 $B \geq 0$，存在唯一的映射 $\psi_B\colon [0,\varepsilon] \to [0,\infty)$满足(2.8) 和 $\psi_B(0) = 0$；并且对于任意 $y \in [0,\varepsilon]$，它由下式给出：

$$\psi_B(y) = \frac{1}{2(B+1)^2}\log\left(\frac{B+1}{B+e^{-2y}}\right).$$

此外，ψ_B 可以连续延拓至 $[0,1]$，，并满足以下性质：

(i) 对任意固定的 $y > 0$，映射 $B \mapsto \psi_B(y)$ 严格递减。

(ii) 对任意固定的 $B \in [0,\infty)$，映射 $y \mapsto \psi_B(y)$ 严格递增。

为说明引理 2.2，我们在图 1 中绘制了 ψ_B 在 B 取不同值时的情形。注意，引理 2.2 的性质 (i) 反映了我们的预期：在恒定环境下，分枝阶段结束时，与不关联种子库的中性突变相比，存在种子库时突变个体所占比例应更低。

下一步将比较从 $\psi_B(y)$ 开始的、带有种子库的突变的扩散近似，与从 y 开始的、不带种子库的中性突变的扩散近似。

2.1.2 恒定环境下的扩散阶段

现在假设突变个体在分枝阶段存活下来，成为成熟种群中不可忽略的一部分。对于下一阶段，预期当 N足够大时，种群动力学将可由一个随机微分方程很好地近似。回顾一下，对于 $N \in \mathbb{N}$、$i \in [\![K]\!]_0$ 和 $t \in \mathbb{N}_0$，$X_i^N(t)$ 表示第 $t-i$ 世代中的突变个体数。于是，按照Wright-Fisher模型中通常采用的缩放方式，对于任意 $N \in \mathbb{N}$ 和 $t \in \mathbb{R}_+$，我们定义缩放过程

$$\boldsymbol{x}^N(t) := \frac{\boldsymbol{X}^N(\lfloor Nt \rfloor)}{N}, \tag{2.9}$$

其中 $\boldsymbol{x}^N = (x_0^N、x_1^N、\ldots\ldots、x_K^N)$。

对于具有两种或更多遗传类型的通常 Wright-Fisher模型，缩放过程向 Wright-Fisher 扩散的弱收敛通常通过直接证明缩放离散过程的无穷小生成元作用在 $N \to \infty$ 二阶连续可微函数上的收敛来得到

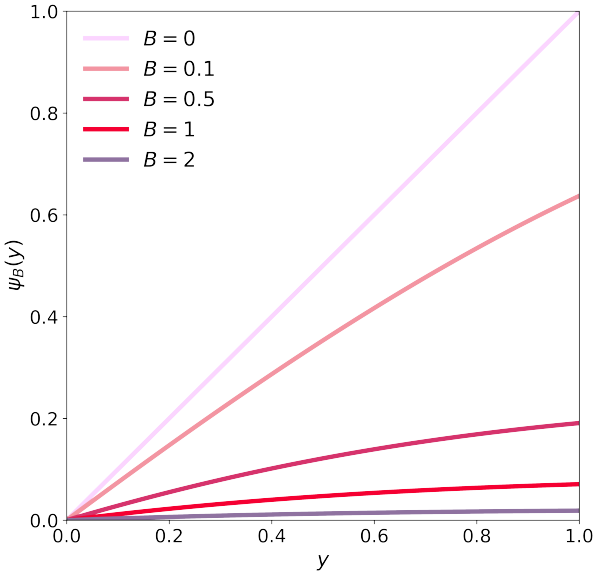

图 1：对于 $B \in \{0, 0.1, 0.5, 1, 2\}$，我们绘制函数 ψ_B。该函数确定了当 y 足够小时，我们的含种子库扩散近似所对应的初始条件；正如正文中所论证的，这一初始条件为从初始条件 y 出发的无种子库情形提供了适当的比较。请注意，正如预期的那样（参见引理 2.2），ψ_B 是平均萌发时间 B 的递减函数。

即 SDE 生成元对二阶连续可微函数的作用（参见 [27, 定理 10.1。1]）。遗憾的是，这种方法不适用于对过程 $(\boldsymbol{x}^N(t))_{t\geq 0}$ 的分析。为了理解其中原因，我们计算单个世代中突变个体数量的期望增量。

令 $\{\mathcal{F}_t^N\}_{t\geq 0}$ 为过程 $(\boldsymbol{x}^N(t))_{t\geq 0}$ 的自然滤过。那么，根据 (2.9) 和 (2.4)，对于任意 $t \in \mathbb{N}_0$，在给定截至时间 t 的信息后，我们有

$$\begin{aligned}
\mathbb{E}\left[x_0^N\left(t+\tfrac{1}{N}\right) - x_0^N(t)\middle|\mathcal{F}_t^N\right] &= \frac{\sum_{i=0}^K b_i X_i^N(\lfloor Nt\rfloor)}{(N - X_0^N(\lfloor Nt\rfloor)) + \sum_{i=0}^K b_i X_i^N(\lfloor Nt\rfloor)} - x_0^N(t) \\
&= \frac{\sum_{i=0}^K b_i x_i^N(t)}{(1 - x_0^N(t)) + \sum_{i=0}^K b_i x_i^N(t)} - x_0^N(t) \\
&= \frac{(1 - x_0^N(t))\left(\sum_{i=1}^K b_i x_i^N(t) - (1-b_0)x_0^N(t)\right)}{(1 - x_0^N(t)) + \sum_{i=0}^K b_i x_i^N(t)}. \qquad (2.10)
\end{aligned}$$

此外，对于 $i \in [\![K]\!]$，由 (2.9) 得

$$x_i^N\left(t+\tfrac{1}{N}\right) = x_{i-1}^N(t). \qquad (2.11)$$

与经典的 Wright-Fisher模型不同，在该模型中，当令 $N \to \infty$ 时，相应的期望增量为 $\mathcal{O}(N^{-1})$；但此时，式 (2.10) 右侧是否收敛于 0 甚至都不是显而易见的。不过，如果 $(\boldsymbol{x}^N(t))_{t\geq 0}$ 确实弱收敛于 $[0,1]^{K+1}$ 上的一个 $(K+1)$ 维扩散过程 $(\boldsymbol{x}(t))_{t\geq 0}$（当 $N \to \infty$ 时），那么由于 K 有限，我们预计在极限下，看不到突变个体数量在 K 个连续世代中的变化。也就是说，我们预计

$$x_0(t) \equiv x_1(t) \equiv \cdots \equiv x_K(t).$$

另请注意，当 $x_0^N = x_1^N = \cdots = x_K^N$ 时，表达式 (2.10) 和 (2.11) 均趋于 0。

为了证明在我们的设定下收敛到扩散过程，我们采用 Katzenberger 在 [36] 中提出的方法。我们将在第 3.1 节更详细地讨论 Katzenberger的结果，因此这里仅对他的方法作启发式说明。我们将随机过程$\boldsymbol{x}^N$ 视为一个由噪声驱动的过程，它围绕由 (2.10) 和 (2.11) 给出的确定性动力系统波动。接下来考虑向量值映射 $\mathbf{F} = (F_i)_{i=0}^K : [0,1]^{K+1} \to \mathbb{R}^{K+1}$，对所有 $\boldsymbol{x} \in [0,1]^{K+1}$ 定义为

$$\begin{cases} F_0(\boldsymbol{x}) := \dfrac{(1-x_0)\left(\sum_{i=1}^K b_i x_i - (1-b_0)x_0\right)}{(1-x_0) + \sum_{i=0}^K b_i x_i}, \\ F_i(\boldsymbol{x}) := x_{i-1} - x_i \quad \forall\, i \in [\![K]\!]. \end{cases} \tag{2.12}$$

分量 F_0 对应于连续世代中突变个体数量的期望差值，即对应于方程 (2.10)；而对于 $i \in [\![K]\!]$，F_i 对应于种子老化，即对应于方程 (2.11)。令

$$\frac{d\boldsymbol{x}}{dt} = \mathbf{F}(\boldsymbol{x}), \tag{2.13}$$

并注意， $\boldsymbol{x}(0) \in [0,1]^{K+1}$ 意味着对所有 $t \geq 0$ 都有 $\boldsymbol{x}(t) \in [0,1]^{K+1}$。在超立方体 $[0,1]^{K+1}$ 上，映射 $\mathbf{F}$ 仅在对角线 $\Gamma = \{\boldsymbol{x} = (x,\ldots,x) |\ x \in [0,1]\}$ 上取零值。

现在我们考虑 $\boldsymbol{x}^N$ 的半鞅分解，即对于 $T \geq 0$，我们写作 e

$$x_0^N(T) = x_0^N(0) + M_0^N(T) + \int_0^T F_0(\boldsymbol{x}^N)\, d\lfloor Nt \rfloor, \tag{2.14}$$

其中，鞅 M_0^N 源自决定成熟突变个体数量的二项抽样。在给定 $\boldsymbol{x}^N(t)$ 的条件下，对于 $i \in [\![K]\!]$，$x_i^N\left(t + \frac{1}{N}\right)$ 是确定的，因此，动力学产生的唯一噪声项来自对当前世代的抽样；对于 $i \in [\![K]\!]$，

$$x_i^N(T) = x_i^N(0) + \int_0^T F_i(\boldsymbol{x}^N)\, d\lfloor Nt \rfloor. \tag{2.15}$$

由于按照构造， $\boldsymbol{x}^N$ 在时间上加速，我们预期序列 $\left((\boldsymbol{x}^N(t))_{t\geq 0}\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 的弱极限取值于对角线上，因此我们着重识别第一个分量。首先，对于任意 $\boldsymbol{x} \in [0,1]^{K+1}$，我们定义流

$$\begin{aligned} \boldsymbol{\phi}(\boldsymbol{x}, \cdot) : [0, +\infty) &\to [0,1]^{K+1} \\ T &\mapsto \boldsymbol{\phi}(\boldsymbol{x}, T) = \boldsymbol{x} + \int_0^T \mathbf{F}(\boldsymbol{\phi}(\boldsymbol{x}, t))\, dt. \end{aligned}$$

我们在引理 3.4 中证明，常微分方程 (2.13) 的解渐近收敛到对角线Γ，因此对于任意 $\boldsymbol{x} \in [0,1]^{K+1}$，我们可以定义映射

$$\begin{aligned} \boldsymbol{\Phi} : [0,1]^{K+1} &\to \Gamma \\ \boldsymbol{x} &\mapsto \boldsymbol{\Phi}(\boldsymbol{x}) = \lim_{T\to\infty} \boldsymbol{\phi}(\boldsymbol{x}, T). \end{aligned} \tag{2.16}$$

Noti因为对于任意 $t > 0$, $\boldsymbol{\Phi}(\boldsymbol{x}(t)) = \boldsymbol{\Phi}(\boldsymbol{x}(0))$，应用链式法则可得 es

$$\sum_{i=0}^K \frac{\partial \Phi_0}{\partial x_i} F_i(\boldsymbol{x}) = 0 \qquad \forall \boldsymbol{x} \in [0,1]^{K+1}. \tag{2.17}$$

U利用这一观察并对 $\Phi_0(\boldsymbol{x}^N)$ 应用伊藤公式，我们得到，对所有 $T \geq 0$ ，

$$\begin{aligned}
&\Phi_0(\boldsymbol{x}^N(T)) - \Phi_0(\boldsymbol{x}^N(0)) \\
&\quad = \int_0^T \frac{\partial \Phi_0}{\partial x_0}\, dM_0^N(t) + \frac{1}{2}\int_0^T \frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_0^2} d\left[M_0^N\right](t) + \int_0^T \sum_{i=0}^{K} \frac{\partial \Phi_0}{\partial x_i} F_i(\boldsymbol{x}^N)\, d\lfloor Nt \rfloor + \epsilon^N(T) \\
&\quad = \int_0^T \frac{\partial \Phi_0}{\partial x_0}\, dM_0^N(t) + \frac{1}{2}\int_0^T \frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_0^2} d\left[M_0^N\right](t) + \epsilon^N(T),
\end{aligned} \tag{2.18}$$

其中 $\epsilon^N(T)$ 刻画了由跳跃引起的误差。

与 Wright-Fisher模型的通常情形一样，极限鞅 M_0 将使得

$$d\langle M_0 \rangle(t) = x_0(1-x_0)\, dt,$$

并且误差项 $\epsilon^N \to 0$ 随 $N \to \infty$。我们的下一个结果使这一点严格化，该结果将在第 5.1 节中证明。

定理 2.3. 假设 $(\boldsymbol{x}^N(0))$ 当 $N \to \infty$ 时收敛到 $(\boldsymbol{x}(0)) \in \Gamma$ 。则过程序列 $\left((\boldsymbol{x}^N(t))_{t\geq 0}\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 在 *càdlàg*函数空间$\mathscr{D}\left([0,\infty)\ [0,1]^{K+1}\right)$ 中依分布收敛到一个扩散过程 $(\boldsymbol{x}(t))^{t\geq 0}$，其样本路径位于对角线 Γ 上，并且使得 $(x_0(t))^{t\geq 0}$ 满足随机微分方程

$$x_0(T) = x_0(0) + \frac{1}{2}\int_0^T \left(x_0(1-x_0)\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_0^2}(\boldsymbol{x}) \right) dt + \int_0^T \frac{\sqrt{x_0(1-x_0)}}{(B(1-x_0)+1)}\, dW_0(t), \tag{2.19}$$

其中 W_0 是标准布朗运动， B 是由 (2.3) 给出的平均萌发时间，并且 $\boldsymbol{\Phi}$ 是在 (2.16) 中定义的投影映射。

分析定理 2.3 中的随机微分方程面临的一大挑战，是需要显式计算投影映射 $\boldsymbol{\Phi}$ 的一阶和二阶导数。如果底层常微分方程存在显式解，就可以直接进行这项计算。然而，非线性常微分方程很少存在显式解；就我们的情形而言，只有在 $K=1$ 时，我们才能显式求解 (2.12)（通过特征线法，见第 6.1 节）。为解决这一问题，在 [46] 中，Parsons 和 Rogers 通过分析底层动力系统、线性中心流形以及非线性稳定流形在 Γ 附近的曲率，推导出一种计算 $\boldsymbol{\Phi}$ 的一阶和二阶导数的方法。我们将在第 3.2 节详细讨论他们的方法。借鉴他们的方法，我们能够计算所有 $K \in \mathbb{N}$ 对应的一阶导数，

$$\frac{\partial \Phi_0}{\partial x_0}(\boldsymbol{x}) = \frac{1}{(B(1-x_0)+1)} \qquad \forall \boldsymbol{x} \in \Gamma, \tag{2.20}$$

从而得到 (2.19) 中的鞅项。他们关于二阶导数的公式需要计算流场在 Γ 附近的曲率。为计算这一曲率，他们建议求出流场 $\mathbf{F}$ 在 Γ 处的雅可比矩阵的特征值和特征向量，然后进行基变换，以研究动力系统在线性稳定方向上的行为。就我们的情形而言，这种方法仅适用于 $K \in \mathbb{N}$ 的较小取值，因为它需要显式写出一个 K 次多项式的根。

在第 3.3 节中，我们将通过直接将动力系统投影到其围绕 Γ的线性稳定流形上来避免这个问题。在动力系统文献中，这种方法通常称为 Lyapunov-Schmidt约化（见 [30, 第 I.3] 节），它对于研究有限维和无限维动力系统中的奇异性行为非常有用。正如我们在第 3.3 节中所解释的，我们采用这种方法并非像通常那样用于对分岔进行分类，而是为了理解非线性稳定流形的行为，也就是说，研究流在 Γ附近的表现。通过

遵循这一方案，我们在第 3.3 节中将曲率求得为一个线性系统的唯一解（见定理 3.2）。

然后，对于任意固定的 $K \in \mathbb{N}$，我们可以显式计算 $\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_0^2}$ 的值。例如，当 $K = 1$ 时，也就是说，种子最多休眠一个世代时，对于任意 $\boldsymbol{x} \in \Gamma$，我们有

$$\frac{\partial^2 \Phi_0^{(1)}}{\partial x_0^2}(\boldsymbol{x}) = \frac{(1-b_0)(2-(1-b_0)^2(1-x_0)^2)}{((1-b_0)(1-x_0)+1)^3} > 0, \qquad \forall x_0 \in [0,1], \tag{2.21}$$

这里我们使用上标 **(1)**，以强调该公式在 $K = 1$ 时成立。当 $K = 2$ 时，我们得到

$$\begin{aligned}&\frac{\partial^2 \Phi_0^{(2)}}{\partial x_0^2}(\boldsymbol{x}) \\ &\quad = \frac{(1-x_0)\Big[B(1-b_0)(1-(1-b_0)(1-x_0))(B(1-x_0)+2) + b_2\,(2b_1+3b_2)\,\Big] + B(4-B^2)}{(B(1-x_0)+1)^3((1-b_0)(1-x_0)+2)},\end{aligned} \tag{2.22}$$

由于 $x_0 \in [0,1]$、$b_0 \in [0,1]$，且平均萌发时间满足 $B = b_1 + 2b_2 \le 2\,(1-b_0) \le 2$，因此该值也严格为正。

在这些情况下，由 **(2.21)** 和 **(2.22)** 可知，定理 2.3 中的随机微分方程具有正漂移，这表明在这一阶段，形成种子库会使突变体比野生型更具优势；而与种子库无关的中性突变则不同。不过请注意，为了将这一阶段的结果与没有种子库时的情形进行比较，我们必须将从 $\psi_B(y)$ 出发、由方程（2.19）确定的扩散过程，与从 y （当 y 较小时）及 $\psi_B(y) < y$ 出发的中性赖特-费舍尔扩散进行比较。一个自然的问题是，是否存在 $K \in \mathbb{N}$，使得含种子库的扩散过程中的漂移足够大，从而弥补这一劣势。

为了回答这个问题，我们可以尝试求出二阶导数 $\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_0^2}$ 的通用公式，使其对任意 $K \in \mathbb{N}$ 都成立。由于自然界中大多数休眠种子存活的世代数不超过几代（见 [6, 第 7.IV 节]），而且我们可以得到一个线性系统，用来计算任意固定 K 的显式表达式，因此起初看来，至少针对一些具有生物学意义的例子，这样做是可行的。然而，正如我们在方程（2.22）中已经展示的那样，即使 K 的值很小，表达式也会迅速变得复杂，而且显然难以提供有用的信息。

为了解决这个问题，我们将求出 $\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_0^2}$ 的一个显式上界，该上界对任意$K \in \mathbb{N}$ 都成立，并使我们能够为方程（2.19）的解的固定概率设定上界。为了更好地理解下述结果背后的启发思路，我们在对角线 Γ 附近对方程（2.12）中流场 $\mathbf{F}$ 的第一坐标 F_0 作泰勒展开。对于足够小的 $\varepsilon > 0$，且$\boldsymbol{x}$ 与 Γ 的距离不超过 ε 时，

$$\begin{aligned} F_0(\boldsymbol{x}) &= \frac{(1-x_0)\left(\sum_{i=1}^K b_i x_i - (1-b_0)x_0\right)}{\left((1-x_0)+\sum_{i=0}^K b_i x_i\right)} \\ &= \frac{(1-x_0)\left(\sum_{i=1}^K b_i x_i - (1-b_0)x_0\right)}{1+\left(\sum_{i=1}^K b_i x_i - (1-b_0)x_0\right)} \\ &\approx (1-x_0)\left(\left(\sum_{i=1}^K b_i x_i - (1-b_0)x_0\right) - \left(\sum_{i=1}^K b_i x_i - (1-b_0)x_0\right)^2 + \mathcal{O}(\varepsilon^3)\right). \end{aligned} \tag{2.23}$$

忽略 t　　出现在 F_0 的泰勒展开中的二次项及更高阶项，w　　e

然后可以定义一个流场 $\mathbf{G}$： $[0,1]^{K+1} \to \mathbb{R}^{K+1}$，即

$$\begin{cases} G_0(\boldsymbol{x}) := (1-x_0)\left(\sum_{i=1}^K b_i x_i - (1-b_0)x_0\right), \\ G_i(\boldsymbol{x}) := x_{i-1} - x_i \quad \forall\, i \in [\![K]\!]. \end{cases} \tag{2.24}$$

注意，如果流场为$\mathbf{F}$ 的常微分方程的解收敛到 Γ，那么流场由$\mathbf{G}$给出的常微分方程的解也会如此。令 $\boldsymbol{\Phi}^G$ 为相应的投影映射，其定义方式类似于式 (2.16) 中的映射 $\boldsymbol{\Phi}$ 。在 Γ上，

$$\frac{\partial \Phi_0}{\partial x_0} = \frac{\partial \Phi_0^G}{\partial x_0}.$$

由于式 (2.23) 最后一行右端方括号内出现的二次项为负，在 Γ 附近， $F_0(\boldsymbol{x}) < G_0(\boldsymbol{x})$，因此我们预计，与$\mathbf{F}$对应的流中的漂移将被与$\mathbf{G}$对应的流中的漂移所主导。比较随机微分方程 (2.19) 中相应的表达式可知，这表明

$$\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_0^2}(\boldsymbol{x}) \le \frac{\partial^2 \Phi_0^G}{\partial x_0^2}(\boldsymbol{x}) \qquad \forall\, \boldsymbol{x} \in \Gamma \text{ and } \forall\, K \in \mathbb{N}.$$

在第 3.4 节中，我们将求出 $\frac{\partial^2 \Phi_0^G}{\partial x_0^2}$ 的显式表达式，并分析矩阵李雅普诺夫方程解的特征值，以验证我们的直觉并建立下一个命题。回忆式 (2.3) 中平均萌发时间 B 的定义。

命题 2.4。对于任意 $K \in \mathbb{N}$ 和 $\mathbf{b} = (b_i)^{i \in [\![K]\!]_0}$，只要满足 (2.1)，投影映射 $\boldsymbol{\Phi}$ 的二阶导数$\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_0^2}$就满足以下条件。

(i) The map $x \in [0,1] \mapsto \dfrac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_0^2}(x, x, \cdots, x)$ *is strictly increasing.*

(ii) 对于任意 $\boldsymbol{x} \in \Gamma$，有

$$\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_0^2}(\boldsymbol{x}) \le \frac{B(B(1-x_0)+2)}{(B(1-x_0)+1)^3}.$$

(iii) 对于 $\mathbf{1} := (1, 1, \cdots, 1)$，有 $\dfrac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_0^2}(\mathbf{1}) = 2B$。

回顾一下，我们将用扩散过程 (2.19) 在到达 0 之前先到达 1 的概率，来近似突变的固定概率；并且，为了与不具有种子库性质的中性突变的固定概率进行有意义的比较，我们定义了引理 2.2 中的映射 $y \mapsto \psi_b(y)$。

设 $(x_0(t))_{t \ge 0}$ 为随机微分方程 (2.19) 的解。对于任意 $a \in [0,1]$，我们定义停时

$$T_a := \inf\{t \ge 0 : x_0(t) = a\}. \tag{2.25}$$

我们要寻找 $T_1 < T_0$ 当 $x_0(0) = \psi_B(y)$ 时的概率。为介绍我们的结果，我们定义映射 $\Psi\colon [0,\infty) \times [0,1) \to [0,1]$ 如下：

$$\Psi(B, y) := 1 - e^{-B\psi_B(y)} + \psi_B(y) e^{-B\psi_B(y)}. \tag{2.26}$$

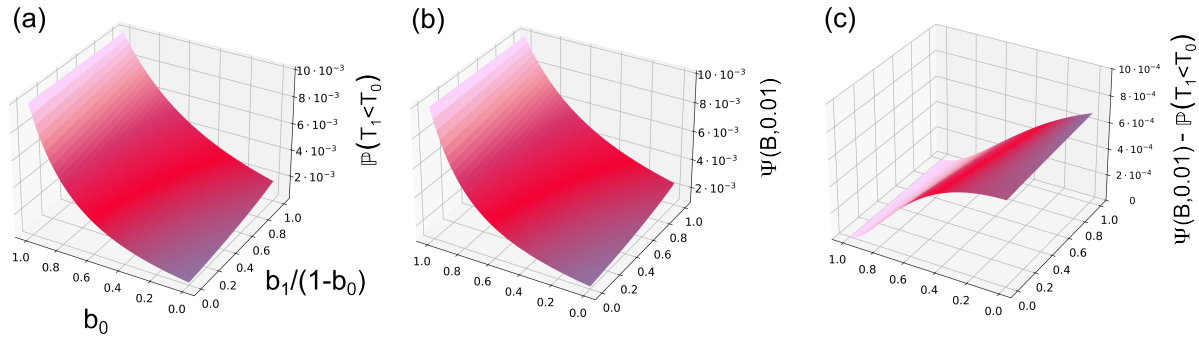

图 2：对于情形 $K = 2$，作为参数 b_0 和 $b_1/(1 - b_0)$ 的函数，比较 (a) 中随机微分方程 (2.19) 的固定概率 $\mathbb{P}(T_1 < T_0)$ 与 (b) 中映射 $\Psi(B, 0。01)$ 给出的上界。固定概率通过随机微分方程的尺度函数，利用公式 (2.22) 计算得出；扩散阶段从 $x_0 = \psi_B(0。01)$ 开始，而 $\Psi(B, 0。01)$ 则利用恒等式 (2.26) 计算。图 (c) 展示了差值$\Psi(B, 0。01) - \mathbb{P}(T_1 < T_0)$。请注意，(c) 中纵轴的刻度与 (a) 和 (b) 中的不同。

定理 2.5. 对于任意 $y \in (0, 1)$，映射 $B \in [0, \infty) \mapsto \Psi(B, y)$ 严格递减，并满足以下恒等式：

$$\lim_{B\to 0} \Psi(B, y) = y \quad and \quad \lim_{B\to\infty} \Psi(B, y) = 0.$$

此外，对于任意 $y \in [0, 1)$，满足 (2.1) 的 $K \in \mathbb{N}$ 和 $\mathbf{b} \in [0, 1]^{K+1}$，我们有

$$\mathbb{P}\left(T_1 < T_0 \middle| x_0(0) = \psi_B(y)\right) \leq \Psi(B, y).$$

回想一下我们对 $\psi_B(y)$ 的设定，并注意到对于从 y 出发的中性 Wright-Fisher 扩散，固定概率恰好为 y。定理 2.5 表明，在恒定环境中，赋予突变体种子库的突变，其固定概率低于不具有种子库的中性等位基因。在图 2 中，我们将估计值 $\Psi(B, y)$ 与 $K = 2$ 情形下的实际固定概率进行了比较。尽管随机微分方程 (2.19) 具有正漂移，但这不足以弥补分枝阶段结束时突变个体比例较低的问题。定理 2.5 的证明见第 5.1 节。

鉴于种子库在自然界中普遍存在，研究环境变化的影响是很自然的。接下来的两节将围绕这一主题展开。

2.2 缓慢变化环境中的 Wright-Fisher模型

我们假设，环境变化会导致种群规模发生变化。我们在第 2.1 节中引入的模型基础上进行修改，以纳入随进化时间尺度变化的种群规模。对于 $N \in \mathbb{N}$ 和 $t \in \mathbb{N}_0$，时刻 t 存活的个体总数将由 $\lfloor \Xi^N(t)N \rfloor$ 给出，其中 $(\Xi^N(t))_{t\in\mathbb{N}_0}$ 是一个取值于 $[\xi_{\min}, \xi_{\max}]$ 的随机过程，而 $\xi_{\min}$ 和 $\xi_{\max}$ 是严格正实数。我们将以适当的方式选择 $(\Xi^N(t))$ 的动力学，使其在我们的时间尺度变换下收敛到某个随机微分方程的解。粗略地说，$(\Xi^N(t))_{t\in\mathbb{N}_0}$ 用于描述发生在进化时间尺度上的环境变化，例如气候的缓慢变化以及宿主-寄生物相互作用 [23, 52]。

设 $M > 0$ 为某个较大的参数。粗略来说，种群将按如下方式演化：世代 t 中的每个野生型个体都会贡献 Poiss(M) 个种子，而世代 $t - i$ 中的每个突变个体都会贡献 Poiss(Mb_i) 个种子，进入一个待萌发的种子库；对于 $i \in [\![K]\!]_0$

在当前世代中。为确定世代 $t+1>K$ 的遗传组成，我们首先对 $\Xi^N(t+1)$ 进行抽样，然后从种子库中抽取 $\lfloor \Xi^N(t+1)N \rfloor$ 个种子，使其萌发并生长为成熟植株。

我们还必须描述过程 $(\Xi^N(t))_{t\in\mathbb{N}_0}$ 的进化。我们假设第 t 世代种群的组成不影响第 $t+1$ 世代的总种群规模。此外，由于我们试图对发生在进化时间尺度上的种群规模变化进行建模，我们假设（在对时间进行适当重新标度之后），当 $N\to\infty$ 时，$(\Xi^N)_{N\in\mathbb{N}}$ 弱收敛于一个扩散过程。

假设 1（缓慢变化的环境的扩散极限）。存在一个取值于 $[\xi_{\min},\xi_{\max}]$ 的随机变量 ξ_0，使得当 $N\to\infty$ 时，$\Xi^N(0)$ 弱收敛于 ξ_0。此外，存在 $\delta>0$ 以及连续函数 α、$\eta\colon[\xi_{\min},\xi_{\max}]\to\mathbb{R}$，满足

(i) $\alpha(\xi_{\min})\geq 0$ 和 $\alpha(\xi_{\max})\leq 0$,

(ii) $\eta(\xi_{\min})=\eta(\xi_{\max})=0$,

*suc*使得对每一个 $N\in\mathbb{N}$，存在函数 w_1^N、w_2^N、$w_3^N\colon[\xi_{\min},\xi_{\max}]\to\mathbb{R}$，使得 *at*

$$\sup_{\xi\in[\xi_{\min},\xi_{\max}]}\Big(|w_1^N(\xi)|\vee|w_2^N(\xi)|\Big)=\mathcal{O}(N^{-1-\delta}),\qquad \sup_{\xi\in[\xi_{\min},\xi_{\max}]}|w_3^N(\xi)|=\mathcal{O}(N^{-3/2}),$$

并且对所有 $t\in\mathbb{N}_0$ 和 $\xi\in[\xi_{\min},\xi_{\max}]$，过程 Ξ^N 满足以下恒等式：

$$\begin{aligned}\mathbb{E}\left[\Xi^N(t+1)-\Xi^N(t)\,|\,\Xi^N(t)=\xi\right]&=\frac{\alpha(\xi)}{N}+w_1^N(\xi),\\ \mathbb{E}\left[(\Xi^N(t+1)-\Xi^N(t))^2\,|\,\Xi^N(t)=\xi\right]&=\frac{\eta^2(\xi)}{N}+w_2^N(\xi),\\ \textit{and}\quad \mathbb{E}\left[|\Xi^N(t+1)-\Xi^N(t)|^3\,|\,\Xi^N(t)=\xi\right]&=w_3^N(\xi).\end{aligned}$$

注。通过假设$(\Xi^N(t))_{t\in\mathbb{N}_0}$ 一致地远离0，我们避免了出现剧烈瓶颈效应的可能性（参见例如 *[48]* 中带有瓶颈效应的*Wright-Fisher*模型）。我们假设$(\Xi^N(t))_{t\in\mathbb{N}_0}$ 一致有上界，以避免种群规模爆炸。特别地，假设 *1*意味着$(\Xi^N)_{N\in\mathbb{N}}$ （经时间重标度后）收敛到 $[\xi_{\min},\xi_{\max}]$ 上的一个扩散过程（它可能在任一端点被吸收）。

我们对$(\boldsymbol{X}^N(t)\ \Xi^N(t))_{t\in\mathbb{N}_0}$演化的形式描述与恒定种群规模情形下的描述相对应。如前所述，$X_i^N(t)$将表示世代 $t-i$ 中 $i\in[\![K]\!]_0$的突变个体数目。我们将马尔可夫过程$(\boldsymbol{X}^N(t)\ \Xi^N(t))_{t\in\mathbb{N}_0}$定义如下。对任意 $t\in\mathbb{N}_0$，以及对任意给定构型$(\boldsymbol{X}^N(t)\ \Xi^N(t))$：

(i) 给定 $(\boldsymbol{X}^N(t)\ \Xi^N(t))$ 时，$\Xi^N(t+1)$ 的条件分布与给定 $\Xi^N(t)$ 时 $\Xi^N(t+1)$ 的条件分布相同，并且满足假设 1；

(ii) T 给定 $(\boldsymbol{X}^N(t)\ \Xi^N(t)\ \Xi^N(t+1))$ 时，$X_0^N(t+1)$ 的条件分布由 b 给出 y

$$\mathrm{Bin}\left(\lfloor\Xi^N(t+1)N\rfloor,\ \frac{\sum_{i=0}^K b_iX_i^N(t)}{(\lfloor\Xi^N(t)N\rfloor-X_0^N(t))+\sum_{i=0}^K b_iX_i^N(t)}\right).\tag{2.27}$$

在 (2.27) 中，$\lfloor\Xi^N(t+1)N\rfloor$ 表示第 $t+1$ 世代的成熟个体数量，而 $\lfloor\Xi^N(t)N\rfloor-X_0^N(t)$ 表示第 t 世代的成熟野生型个体数量。对于每个 $N\in\mathbb{N}$，我们考虑由下式给出的缩放过程 $(\boldsymbol{x}^N(t)\ \xi^N(t))_{t\geq0}$

$$\boldsymbol{x}^N(t):=\frac{\boldsymbol{X}^N(\lfloor Nt\rfloor)}{N},\quad \text{and}\quad \xi^N(t):=\Xi^N(\lfloor Nt\rfloor).\tag{2.28}$$

我们将确定过程序列 $(\boldsymbol{x}^N,\ \xi^N)_{N\in\mathbb{N}}$ 在 $N\to\infty$ 时的行为。注意，根据假设 1 和经典论证（例如 [27, 定理 10.1.1]），过程序列 $(\xi^N)_{N\in\mathbb{N}}$ 在 $\mathscr{D}(\mathbb{R}_+,\ [\xi_{\min},\xi_{\max}])$ 中依分布收敛于随机微分方程的解 $(\xi(t))_{t\geq 0}$

$$d\xi = \alpha(\xi)\,dt + \eta(\xi)\,dW_{\mathrm{env}}(t), \tag{2.29}$$

其中 $(W_{\mathrm{env}}(t))_{t\geq 0}$ 是标准布朗运动。因此，我们预期随机过程序列 $(\boldsymbol{x}^N,\xi^N)_{N\in\mathbb{N}}$ 在 $N\to\infty$ 时应收敛到一个耦合随机微分方程组。在陈述正式结果之前，我们先简要说明一些启发式思路。令 $\{\mathcal{F}_t^N\}_{t\geq 0}$ 为过程 $(\boldsymbol{x}^N(t)\ \xi^N(t))_{t\geq 0}$的自然滤过。注意，由 $(\boldsymbol{x}^N,\xi^N)_{t\geq 0}$的动力学和假设 1 可知，对所有 $N\in\mathbb{N}$ 和 $t\in[0,+\infty)$,

$$\mathbb{E}\left[\xi^N\left(t+\tfrac{1}{N}\right)-\xi^N(t)\middle|\mathcal{F}_t^N\right]=\frac{\alpha(\xi^N(t))}{N}+\mathcal{O}(N^{-1-\delta}). \tag{2.30}$$

预期　　成熟种群中存活的突变体数量的增量为　　y

$$\begin{aligned}
&\mathbb{E}\left[x_0^N\left(t+\tfrac{1}{N}\right)-x_0^N(t)\middle|\,\sigma\left(\mathcal{F}_t^N,\xi^N\left(t+\tfrac{1}{N}\right)\right)\right]\\
&=\frac{\xi^N\left(t+\frac{1}{N}\right)\sum_{i=0}^K b_i x_i^N(t)}{(\xi^N(t)-x_0^N(t))+\sum_{i=0}^K b_i x_i^N(t)}-x_0^N(t)\\
&=\frac{\left[\xi^N\left(t+\frac{1}{N}\right)-\xi^N(t)\right]\sum_{i=0}^K b_i x_i^N(t)}{(\xi^N(t)-x_0^N(t))+\sum_{i=0}^K b_i x_i^N(t)}+\frac{\left(\xi^N(t)-x_0^N(t)\right)\left(\sum_{i=1}^K b_i x_i^N(t)-(1-b_0)x_0^N(t)\right)}{(\xi^N(t)-x_0^N(t))+\sum_{i=0}^K b_i x_i^N(t)},
\end{aligned} \tag{2.31}$$

而当 $i\in[\![K]\!]$时， x_i^N由式（2.11）给出。

与恒定环境的情形一样，我们将看到时间尺度分离。随机过程 $\boldsymbol{x}^N(t)$ 将围绕由常微分方程确定的确定性流波动，该常微分方程是将式（2.31）的时间加速因子 N 后取极限所得。与式（2.10）相比，式（2.31）多出一项，对应于单个世代内种群规模的增量。为处理这一点，我们需要 Katzenberger定理的一个更一般的版本。式（2.30）表明，该增量的阶为 N^{-1}；展望式（3.1）可知，这一项可以纳入 Katzenberger方法中的“性质良好”的半鞅 z^N，而式（2.31）右侧只有第二项应纳入（加速后的）常微分方程。换言之，在缓慢变化的环境下，我们应考虑流场 $\mathbf{F}^{\mathrm{sl},\mathrm{env}}=(F_{\text{缓慢变化的环境 }0},\cdots\ F_{\text{缓慢变化的环境}K},F^{\mathrm{sl},\mathrm{env}}_{\mathrm{env}})$：
$[0,\xi_{\max}]^{K+1}\times[\xi_{\min},\xi_{\max}]\to\mathbb{R}^{K+2}$，对所有满足 $x_0\leq\xi$ 的 $(\boldsymbol{x},\xi)\in[0,\xi_{\max}]^{K+1}\times[\xi_{\min},\xi_{\max}]$，定义为

$$\begin{cases}
F_0^{\mathrm{sl,env}}(\boldsymbol{x},\xi):=\dfrac{(\xi-x_0)\left(\sum_{i=1}^K b_i x_i-(1-b_0)x_0\right)}{(\xi-x_0)+\sum_{i=0}^K b_i x_i},\\
F_i^{\mathrm{sl,env}}(\boldsymbol{x},\xi):=x_{i-1}-x_i\quad\forall\, i\in[\![K]\!],\\
F_{\mathrm{env}}^{\mathrm{sl,env}}(\boldsymbol{x},\xi):=0.
\end{cases} \tag{2.32}$$

将式（2.32）与式（2.12）给出的流场 $\mathbf{F}=(F_i)^{i\in[\![K]\!]_0}$ 进行比较。该流场定义了恒定种群规模下 Wright-Fisher模型所对应的常微分方程。我们观察到，对于任意 $i\in[\![K]\!]_0$,

$$F_i^{\mathrm{sl,env}}(\xi,\boldsymbol{x})=\xi F_i\left(\frac{\boldsymbol{x}}{\xi}\right), \tag{2.33}$$

因此，当视为作用于 $\boldsymbol{x}/\xi$ 时，式 (2.32) 中给出的流是常环境情形下流的一种时间变换。回想一下，Γ 是 $(K+1)$ 维

超立方体的对角线，也是由流为 $\mathbf{F}$ 的常微分方程所对应的吸引子流形。对于任意 $\xi \in [\xi_{\min}, \xi_{\max}]$, 令 $\xi\Gamma := \{\xi \boldsymbol{x} : \ \boldsymbol{x} \in \Gamma\}$，并设

$$\Gamma^{\mathrm{sl,env}} := \left\{(\boldsymbol{x}, \xi) \in [0, \xi_{\max}]^{K+1} \times [\xi_{\min}, \xi_{\max}] : \ \boldsymbol{x} \in \xi\Gamma\right\}. \tag{2.34}$$

类似于式 (2.16) 中的 $\boldsymbol{\Phi}$定义，我们定义

$$\boldsymbol{\Phi}^{\mathrm{sl,env}} = (\Phi_0^{\mathrm{sl,env}}, \cdots, \Phi_K^{\mathrm{sl,env}}, \Phi_{\mathrm{env}}^{\mathrm{sl,env}}) : \left\{(\boldsymbol{x}, \xi) \in [0, \xi_{\max}]^{K+1} \times [\xi_{\min}, \xi_{\max}] : \ x_0 \le \xi\right\} \to \Gamma^{\mathrm{sl,env}}$$

为与对应于流场$\mathbf{F}^{\mathrm{sl,env}}$的常微分方程相关联的投影映射。由于种群规模的变化发生在进化时间尺度上，加速后的常微分方程不会'感知'到这些变化，因此

$$\Phi_{\mathrm{env}}^{\mathrm{sl,env}}(\boldsymbol{x}, \xi) = \xi + \int_0^\infty F_{\mathrm{env}}^{\mathrm{sl,env}}(\boldsymbol{\phi}(t))\, dt = \xi, \tag{2.35}$$

其中 $(\boldsymbol{\phi}(t))_{t\ge 0}$ 表示从 $(\boldsymbol{x}, \xi)$ 出发的流。结合式 (2.33) 和 (2.16)，我们得出，对于所有 $i \in [\![K]\!]_0$,

$$\Phi_i^{\mathrm{sl,env}}(\boldsymbol{x}, \xi) = \xi \Phi_i\left(\frac{\boldsymbol{x}}{\xi}\right). \tag{2.36}$$

特别地，常微分方程流收敛到 $\Gamma^{\mathrm{sl,env}}$。我们将使用式 (2.35) 和 Katzenberger方法（见第 3.1 节中的说明）推导突变体种群规模的极限随机微分方程。令 $\boldsymbol{\rho} : \ \Gamma^{\mathrm{sl,env}} \to [0,1]^{K+1}$ 表示种群中突变个体的比例向量，即对于任意 $(\boldsymbol{x}, \xi) \in \Gamma^{\mathrm{sl,env}}$,

$$\boldsymbol{\rho}(\boldsymbol{x}, \xi) := \frac{\boldsymbol{x}}{\xi}. \tag{2.37}$$

定理 *2.6.* 假设 $(\boldsymbol{x}^N(0)\ \xi^N(0))$ 依 $\in \Gamma^{sl,env}$ 收敛到 $(x(0)\ \xi(0))$，当 $N \to \infty$ 趋于.....时，并且假设 *1* 成立。则过程序列 $\left((\boldsymbol{x}^N(t)\ \xi^N(t))_{t\ge 0}\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 在 $\mathscr{D}\left([0,\infty)\ [0,\xi_{\max}]^{K+1} \times [\xi_{\min}, \xi_{\max}]\right)$ 中依分布收敛到扩散过程 $(x(t)\ \xi(t))_{t\ge 0}$，其样本路径位于 $\Gamma^{sl},\ ^{env}$，并且 $(x_0(t))_{t\ge 0}$ 满足以下耦合随机微分方程组

$$\xi(T) = \xi(0) + \int_0^T \alpha(\xi)\, dt + \int_0^T \eta(\xi)\, dW_{env}(t), \tag{2.38}$$

and

$$\begin{aligned} x_0(T) = \ & x_0(0) + \frac{1}{2}\int_0^T \frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial \rho_0^2}(\boldsymbol{\rho}) \left(\frac{x_0(\xi - x_0) + \eta^2(\xi) x_0^2}{\xi^2}\right) dt \\ & + \int_0^T \frac{x_0 \alpha(\xi)}{(B(\xi - x_0) + \xi)}\, dt - \int_0^T \frac{B x_0^2 \eta^2(\xi)}{\xi (B(\xi - x_0) + \xi)^2}\, dt \\ & + \int_0^T \frac{\sqrt{\xi x_0(\xi - x_0)}}{(B(\xi - x_0) + \xi)}\, dW_0(t) + \int_0^T \frac{x_0 \eta(\xi)}{(B(\xi - x_0) + \xi)}\, dW_{env}(t), \end{aligned} \tag{2.39}$$

其中 W_0 和 W_{env} 是两个相互独立的标准布朗运动。

在种群规模恒定的模型中，自然的做法是研究突变体数量，并考虑关于 x_0的导数。然而，当种群规模变化时，相关的状态变量是突变体比例。因此，在 (2.39) 中，量

$$\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial \rho_0^2}(\boldsymbol{\rho})$$

表示 Φ_0 关于向量 $\boldsymbol{\rho} \in I$的第一坐标 ρ_0 的二阶偏导数。按此解释， $\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial \rho_0^2}(\boldsymbol{\rho})$满足命题 2.4 的假设。还需注意，(2.38) 和 (2.39) 中相互独立的布朗运动 W_0 和 W_{env} 反映了不同的噪声来源：W_0 源自遗传漂变，而 W_{env} 则代表种群规模进化所产生的噪声。定理 2.6 的证明将在第 5.2 节给出。

为了理解种群规模的波动如何影响突变型的固定概率，将 (2.39) 中的随机微分方程用 ρ_0 而不是 x_0 表示是很方便的。由于 $(\xi(t))_{t\geq 0}$ 从下方有 $\xi_{\min} > 0$ 的界，我们可以应用伊藤公式得到关于 $\boldsymbol{\rho}$ 的随机微分方程。

推论 2.7。设 $(\xi(t)\ \boldsymbol{x}(t))_{t\geq 0}$ 是 I^{sl} 中的一个扩散过程，^{env} 满足耦合随机微分方程组 *(2.38)* 和 *(2.39)*，并且对于 $T \geq 0$，令 $\boldsymbol{\rho}(T) := \boldsymbol{\rho}(\boldsymbol{x}(T)\ \xi(T))$ 如 *(2.37)* 所给出。则，随机过程对 $(\xi(t)\ \boldsymbol{\rho}(t))_{t\geq 0}$ 满足耦合随机微分方程组

$$\xi(T) = \xi(0) + \int_0^T \alpha(\xi)\, dt + \int_0^T \eta(\xi)\, dW_{env}(t),$$

and

$$\begin{aligned}\rho_0(T) = \ \rho_0(0) &+ \frac{1}{2}\int_0^T \frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial \rho_0^2}(\boldsymbol{\rho})\left(\frac{\rho_0(1-\rho_0)}{\xi(t)}\right) dt - \int_0^T \frac{B\rho_0(1-\rho_0)\alpha(\xi(t))}{(B(1-\rho_0)+1)\xi(t)}\, dt \\ &+ \int_0^T \left[\frac{B\rho_0(1-\rho_0)\eta^2(\xi(t))}{(B(1-\rho_0)+1)\xi^2(t)} + \frac{\rho_0^2\eta^2(\xi(t))}{2\xi(t)}\left(\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial \rho_0^2}(\boldsymbol{\rho}) - \frac{2B}{(B(1-\rho_0)+1)}\right)\right] dt \\ &+ \int_0^T \frac{\sqrt{\rho_0(1-\rho_0)}}{(B(1-\rho_0)+1)\sqrt{\xi(t)}}\, dW_0(t) - \int_0^T \frac{B\rho_0(1-\rho_0)\eta(\xi(t))}{(B(1-\rho_0)+1)\xi(t)}\, dW_{env}(t),\end{aligned} \tag{2.40}$$

其中，W_0 和 W_{env} 是两个相互独立的标准布朗运动。

我们希望描述定理 2.6 和推论 2.7 所给出的耦合随机微分方程组的行为。这一分析并不简单，因为存在未知函数 α 和 η，它们的行为将影响扩散过程的动力学。为了了解种群规模变化对种子库定殖的影响，分别考虑种群规模确定性变化（$\eta \equiv 0$）和随机变化（$\eta \not\equiv 0$）这两种情形是很方便的。

2.2.1 情形 (i)：$\eta \equiv 0$

假设 $\eta \equiv 0$，即过程 $(\xi(t))_{t\geq 0}$ 按照以下常微分方程演化

$$\frac{d\xi}{dt} = \alpha(\xi).$$

根据推论 2.7，种群中突变体所占比例 ρ_0 的演化由下式给出

$$\begin{aligned}\rho_0(T) = \ \rho_0(0) &+ \frac{1}{2}\int_0^T \frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial \rho_0^2}(\boldsymbol{\rho})\left(\frac{\rho_0(1-\rho_0)}{\xi}\right) dt - \int_0^T \frac{B\rho_0(1-\rho_0)\alpha(\xi)}{(B(1-\rho_0)+1)\xi}\, dt \\ &+ \int_0^T \frac{\sqrt{\rho_0(1-\rho_0)}}{(B(1-\rho_0)+1)\sqrt{\xi}}\, dW_0(t).\end{aligned} \tag{2.41}$$

方程（2.41）表明，环境容纳量的演化会对产生种子库的突变的固定概率产生不可忽视的影响。随机微分方程（2.41）与描述种群规模恒定时突变体比例动力学的随机微分方程之间，主要区别在于（2.41）右侧的第二个积分。当

种群规模为 $\alpha < 0$ 时，即种群规模正在下降时，种子库的存在会带来更大的优势。直观地说，这是因为种群规模下降时，由于当前世代中与突变型植物竞争的野生型个体较少，先前世代的突变型植物可能会对某一世代中即将萌发的种子库贡献更高比例的种子。当 $\alpha > 0$ 时，即种群规模正在增长时，我们会看到相反的效应。在这种情况下，与种群规模恒定时相比，先前世代的突变型植物对下一世代抽样所用种子的贡献比例更低。换句话说，我们的结果表明，当种群规模随时间下降时，例如由于不利的环境条件，有限年龄种子库的存在会带来进化优势。由于我们假设种子在种子库中停留期间，种群规模的变化为 $\mathcal{O}(1/N)$，乍看之下，这种效应如此明显有些令人惊讶；不过，在许多世代中累积大量微小变化所产生的显著影响，在群体遗传学中自然并不陌生。

为了更好地阐释这些想法，我们考虑以下玩具模型。假设 $K = 1$，也就是说，种子在种子库中最多只能存留一个世代，因此 $\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial \rho^2}(\boldsymbol{\rho})$由式 (2.21) 给出。令 $b_0 \in (0, 1]$ 表示非休眠种子的比例。此外，假设（经缩放的）种群规模 $(\xi(t))_{t\geq 0}$ 的动力学满足逻辑斯蒂增长方程

$$\frac{d\xi}{dt} = r\,\xi(\xi_\infty - \xi), \tag{2.42}$$

其中 r，$\xi_\infty > 0$。我们进一步假设 $\xi(0) = 1$。从生物学角度看，该模型描述了这样一种情形：环境在分枝阶段保持不变，但环境的容纳量（由 ξ_∞反映）会在这一阶段结束时因外部因素（例如气候变化）而发生改变。令 $(\rho_0(t))_{t\geq 0}$ 为与式 (2.41) 相关的扩散过程。与式 (2.25) 一样，对于任意 $a \in [0, 1]$，令 T_a 为 $(\rho_0(t))_{t\geq 0}$ 达到水平 a时的停时。回顾引理 2.2，平均萌发时间 $B = 1 - b_0$ 越长，分枝阶段结束时成熟突变个体的比例越低。我们感兴趣的是了解对 ξ_∞ 和 b_0 作不同选择时，种子库性状的固定概率会受到怎样的影响，即事件 $\{T_1 < T_0\}$ 发生的概率（见图3）。由于 $(\rho_0(t))_{t\geq 0}$ 的动力学不是自治的，我们通过数值求解后向柯尔莫哥洛夫方程来计算固定概率（例如，见 [28, 第 4 节.2]）。如式 (2.41) 后的讨论所述，我们的模拟结果表明：

(1) 对于 $\xi_\infty > 1$，也就是说，当种群规模呈增长趋势时，种子库的存在有害（见图3）。

(2) 对于 $\xi_\infty < 1$，种群会衰退，这有利于休眠的存在。然而，这种效应可能不足以弥补分枝阶段结束时成熟突变个体比例较低所带来的影响（例如，见图3中固定概率关于 b_0 的曲线，其中 $\xi_\infty = 0.9$ ）。尽管如此，如果 ξ_∞ 足够小，那么种子库性状就会带来优势（相较于不具有休眠的中性性状的进化）。即使在这种情况下，固定概率也不一定随 b_0 单调递减（见图3中 $\xi_\infty = 0.8$ 对应的曲线）；这反映了分枝阶段结束时成熟突变个体比例较低这一情况（见引理 2.2）。在此情形下，存在一个能使固定概率最大化的 $b_0 \in$ 最优值（0，1）。

2.2.2 情形(ii)： $\eta \neq 0$

我们现在假设极限种群规模 $(\xi(t))_{t\geq 0}$ 是一个扩散过程，满足

$$d\xi = \alpha(\xi)dt + \eta(\xi)dW_{\mathrm{env}}(t).$$

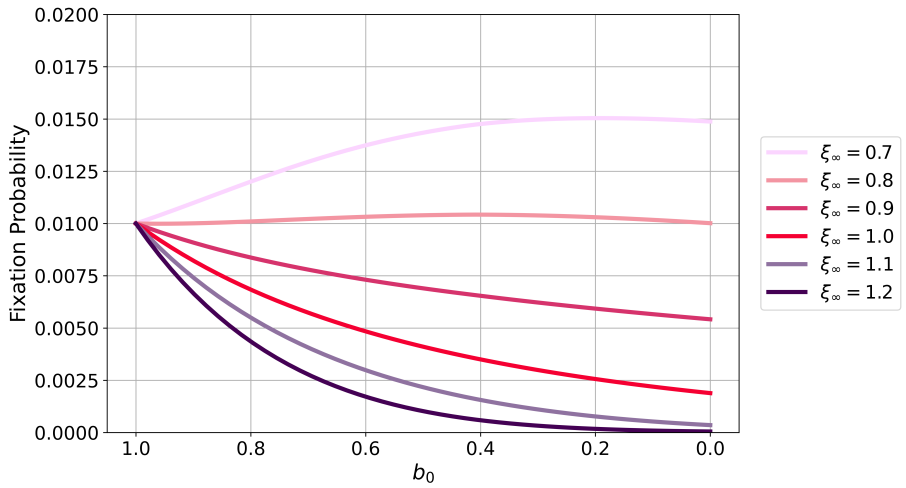

图3：$(\rho_0(t))_{t\geq 0}$ 的固定概率在不同的 $\xi_\infty \in \{0.7, 0.8, 0.9, 1.0, 1.1, 1.2\}$ 和 $b_0 \in (0, 1]$ 取值下的变化。我们假设 $(\xi(t))_{t\geq 0}$ 的动力学由式（2.42）描述，其中 $r = 20$；并且 $(\rho_0(t))_{t\geq 0}$ 满足带有 $K = 1$ 的随机微分方程（2.41），因此 $\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial \rho^2}(\boldsymbol{\rho})$ 由式（2.21）给出。为考虑休眠对分枝阶段的影响（见引理 2.2），我们在假设对所有 $B = 1 - b_0$ 均有 $\rho_0(0) = \psi_B(0.01)$ 的情况下计算了固定概率，其中 ψ_B 是引理 2.2 中定义的函数。请注意，在没有休眠的情况下，即当 $b_0 = 1$ 时，中性性状的固定概率不受种群规模变化的影响。我们的数值模拟表明，当 ξ_∞ 足够小时，即种群规模大幅下降时，种子库性状的进化相较于无休眠中性性状的进化更有利。

我们再次考虑推论 2.7 中与环境容纳量 ξ 及种群中突变体比例 ρ_0 的耦合演化相对应的随机微分方程组。

为分析此情形下休眠的影响，回顾式 (2.2) 中的定义 $\mathbb{S}_K^*$。对于 $K \in \mathbb{N}$，我们定义实值函数

$$g : \mathbb{S}_K^* \times [0, 1] \times [\xi_{\min}, \xi_{\max}] \to \mathbb{R}$$

by

$$g\Big((b_i)_{i\in[\![K]\!]_0}, \rho_0, \xi\Big) := \rho_0 \left[\frac{B(1-\rho_0)}{(B(1-\rho_0)+1)\xi} + \frac{\rho_0}{2} \left(\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial \rho_0^2}(\boldsymbol{\rho}) - \frac{2B}{(B(1-\rho_0)+1)} \right) \right], \tag{2.43}$$

其中，参数 B 是在种子库中停留的平均时间（见式 (2.3)）。注意，式 (2.40) 第二行方括号内的被积函数为 $\eta^2(\xi)\xi^{-1}g$。当 g 为正时，种群规模的波动有利于休眠性状；当其为负时，则不利于休眠性状。式 (2.43) 中定义的函数 g 的行为并不简单，因为它至少取决于三个参数（见图4）。

命题 2.8。设 $0 < \xi_{\min} < \xi_{\max}$。映射 g： $\mathbb{S}_K^* \times [0, 1] \times [\xi_{\min}, \xi_{\max}] \to \mathbb{R}$ 满足以下条件： (2.43)

(i) 对于任意 $K \in \mathbb{N}$，$\mathbf{b} = (b_i)_{i\in[\![K]\!]_0} \in \mathbb{S}_K^*$ 和 $\xi \in [\xi_{\min}, \xi_{\max}]$，有

$$g(\boldsymbol{b}, 0, \xi) = g(\boldsymbol{b}, 1, \xi) = 0.$$

(ii) 对任意 $K \in \mathbb{N}$，存在$\mathbf{b} = (b_i)_{i\in[\![K]\!]_0} \in \mathbb{S}_K^*$和 $0 < \xi_{\min} < \xi_{\max}$，使得存在 $\rho_c = \rho_c(K, \boldsymbol{b}, \xi_{\max}) \in (0, 1)$，使得对于所有 $\rho_0 \in (0, \rho_c)$ 和 $\xi \in [\xi_{\min}, \xi_{\max}]$，均有 $g(\boldsymbol{b}, \rho_0, \xi) > 0$。

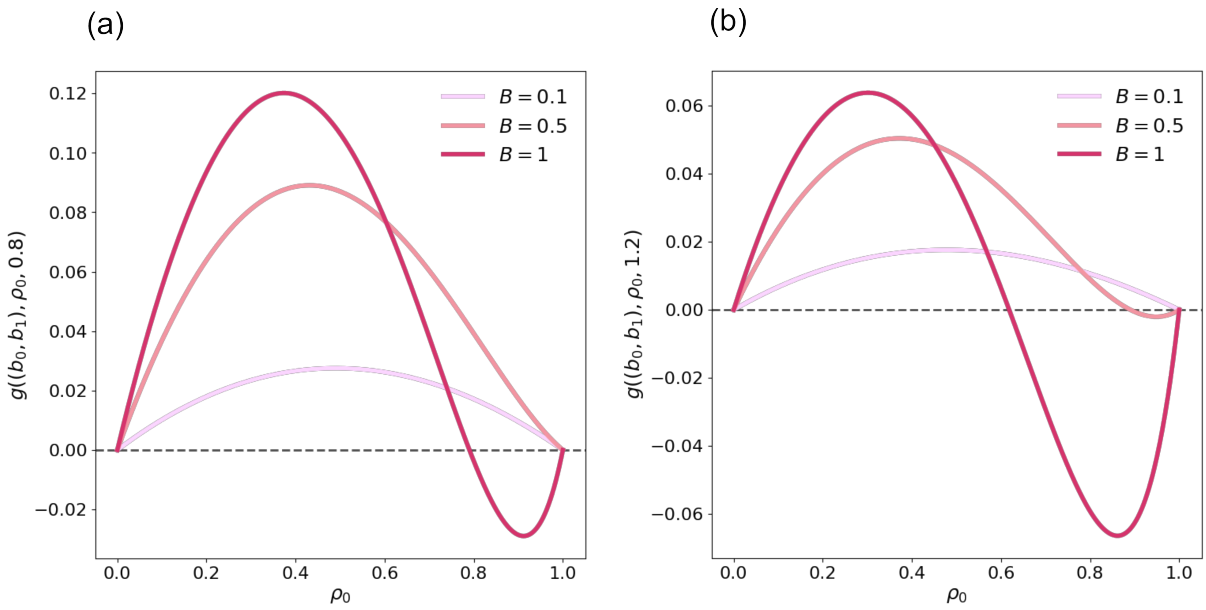

图4：对于 $K = 1$ 和 $B = 1 - b_0 \in$ ，图示了式(2.43)中定义的函数 g ，其中{0.1，0.5，1.0}。通过将式(2.21)应用于式(2.43)，并在面板(a)（$\xi = 0.8$）和面板(b)（$\xi = 1.2$）中分别固定 ξ 的不同取值，计算得到了 g 的值。当 B取较大值时，突变体比例 ρ_0 足够高时，函数 g 会变为负值。发生这种情况时 B 的阈值取决于种群规模（参数 ξ）；事实上，与面板(a)不同，在面板(b)中，当 $B = 0.5$ 和 $\rho_0 > 0.9$时，函数 g 为负值。

(iii) 存在一个递减函数 $\xi \in (0, \infty) \mapsto B_c(\xi) > 0$ ，满足

$$\lim_{\xi \to \infty} B_c(\xi) = 0 \tag{2.44}$$

因此，如果 $K \in \mathbb{N}$ 和$\mathbf{b} = (b_i)_{i \in [\![K]\!]_0} \in \mathbb{S}_K^*$ 的选取满足 $B > B_c(\xi_{\min})$，那么存在 $\rho_c = \rho_c(\xi_{\min}) \in (0, 1)$，使得对于任意 $\xi \in [\xi_{\min}, \xi_{\max}]$，当 $\rho_0 \in (\rho_c, 1)$时，有 $g(\boldsymbol{b}, \rho_0, \xi)$。

从生物学角度看，命题 2.8 可以作如下解释：

(1) 根据断言 (ii)，当携带休眠性状的突变体比例足够低时，种群规模的波动有利于该比例的增长。

(2) 根据断言 (iii)，如果平均萌发时间过长，种群规模的波动会促进突变体与野生型共存。这一现象类似于波动选择的情形：与纯合子相比，杂合子更具优势（例如参见 [32]）。

我们的发现表明，至少在一定的参数范围内，种群规模的波动有利于休眠性状。然而，存在一个临界年龄：如果平均萌发时间超过这一临界值，那么当突变体比例较高时，野生型将更具优势。这与 Cohen 在 [21] 中作出的预测一致。

2.3 快速变化环境中的 Wright-Fisher 模型

在最后一种情形下，我们考察环境中极快速波动的影响。我们假设总种群规模固定，但这些波动会影响

成熟植株产生种子的能力。令 $M > 0$ 为一个较大的参数。我们对第 2.1 节的模型作如下修改。令 $(\Upsilon_0^N(t))_{t\in\mathbb{N}_0}$ 为一个取值于$\{-1, 0, 1\}$的独立同分布随机变量序列，表示年度环境变异（例如降雨量和温度波动 [23]）。在第 $t \in \mathbb{N}_0$ 世代，每个野生型个体贡献

$$\mathrm{Poiss}\Big(M\,(1 + s_N\,\Upsilon_0^N(t+1))\Big)$$

种子，而对于 $i \in [\![K]\!]_0$，第 $t-i$ 世代中的每个突变体都会为

$$\mathrm{Poiss}\Big(Mb_i\,(1 + s_N\,\Upsilon_0^N(t+1-i))\Big)$$

第 $t+1$ 世代中等待萌发的种子库贡献种子。在这里， $s_N > 0$ 控制环境变异的幅度。注意，该模型类似于具有波动选择的 Wright-Fisher模型（见 [12, 第 3] 节），不同之处在于，在我们的模型中，同一世代中野生型和突变个体的种子总产量受到环境的影响程度相同。因此，与之前一样，携带或不携带种子库突变都没有内在优势。在具有波动选择的经典 Wright-Fisher模型中，为了得到扩散极限，通常假设选择参数（在我们的模型中等价于参数 s_N ）的阶为 $N^{-1/2}$ ，其中 $N \to \infty$。沿用这一策略，接下来我们对 s_N 和随机变量序列（Υ_0^N（t））$_{t\in\mathbb{N}_0}$ 施加类似条件，以便证明我们的模型（经缩放后）收敛到一个随机微分方程。

假设 2（快速变化环境的动力学）。 序列 $(s_N)_{N\in\mathbb{N}}$ 满足：对于每个 $N \in \mathbb{N}$, $s_N \in [0, 1)$ ，并且存在 $s \in (0, \infty)$ 使得

$$\lim_{N\to\infty} N^{1/2} s_N = s. \tag{2.45}$$

此外，存在 $p \in [0, 1/2]$ ，使得对于每个 $N \in \mathbb{N}$，（Υ_0^N（t））$_{t\in\mathbb{N}_0}$ 是一个满足以下条件的独立同分布随机变量序列

$$\mathbb{P}(\Upsilon_0^N(0) = -1) = \mathbb{P}(\Upsilon_0^N(0) = 1) = \frac{1 - \mathbb{P}(\Upsilon_0^N(0) = 0)}{2} = p. \tag{2.46}$$

与前面一样， $X_i^N(t)$表示世代 $t-i$ 中突变个体的数量，其中 $i \in [\![K]\!]_0$。我们还记 $\boldsymbol{\Upsilon}^N(t) := (\Upsilon_i^N(t))_{i\in[\![K-1]\!]_0}$，其中 $\Upsilon_i^N(t) := \Upsilon_0^N(t-i)$，对于 $i \in [\![K-1]\!]_0$。与恒定环境的情形类似，我们定义马尔可夫过程 $(\boldsymbol{X}^N(t)\ \boldsymbol{\Upsilon}^N(t))_{t\in\mathbb{N}_0}$如下。对于任意 $t \in \mathbb{N}_0$,

(i) 给定 $(\boldsymbol{X}^N(t)\ \boldsymbol{\Upsilon}^N(t))$， $\Upsilon_0^N(t+1)$ 的条件分布遵循 (2.46)。

(ii) 给定 $(\boldsymbol{X}^N(t)\ \boldsymbol{\Upsilon}^N(t)\ \Upsilon_0^N(t+1))$， $X_0^N(t+1)$ 的条件分布为

$$\mathrm{Bin}\left(N,\ \frac{b_0(1 + s_N\Upsilon_0^N(t+1))X_0^N(t) + \sum_{i=1}^K b_i(1 + s_N\Upsilon_{i-1}^N(t))X_i^N(t)}{(N - X_0^N(t) + b_0X_0^N(t))\,(1 + s_N\Upsilon_0^N(t+1)) + \sum_{i=1}^K b_i(1 + s_N\Upsilon_{i-1}^N(t))X_i^N(t)}\right). \tag{2.47}$$

在 (2.47) 中，$(1 + s_N\Upsilon_0^N(t+1))$ 反映了环境对世代 t 个体种子生产的影响，而 $(1 + s_N\Upsilon_{i-1}^N(t))$ 反映了环境对世代 $t-i$ 种子生产的影响，其中 $i \in [\![K]\!]$。

我们将定义一个经过适当缩放的过程，并证明当 $N \to \infty$ 时，它收敛到一个随机微分方程。这里的主要困难在于，动力学包含三种贡献，分别对应于由遗传漂变导致的进化变化、种子库中的休眠以及快速的环境波动。确定具有波动选择的Wright-Fisher模型的扩散极限，通常采用的方法是对无穷小

生成元在环境波动上的作用进行平均化（见 [12, 39]）。将这一技术应用于我们的情形时，困难在于，正如第 2.1.2 节和第 2.2 节所解释的，无法通过生成元计算建立带种子库的Wright-Fisher模型的扩散极限。然而，正如下文将看到的，Katzenberger的结果仍然适用，根本原因在于，与波动选择的情形大致相同，我们选择 s_N，使得快速环境波动的振幅趋于零，而相应的二次变差过程在进化时间尺度上收敛。形式上，对于每个 $N \in \mathbb{N}$，我们定义过程 $(\boldsymbol{x}^N(t),\ \boldsymbol{v}^N(t))_{t\geq 0}$ 为

$$\boldsymbol{x}^N(t) := \frac{\boldsymbol{X}^N(\lfloor Nt \rfloor)}{N} \quad \text{and} \quad \boldsymbol{v}^N(t) := s_N \boldsymbol{\Upsilon}^N(\lfloor Nt \rfloor). \tag{2.48}$$

令 $\{\mathcal{F}_t^N\}_{t\geq 0}$ 为过程 $(\boldsymbol{x}^N(t),\ \boldsymbol{v}^N(t))_{t\geq 0}$ 的自然滤过。在陈述本节的主要收敛定理之前，我们先记录过程 $(\boldsymbol{x}^N(t),\ \boldsymbol{v}^N(t))_{t\geq 0}$ 逐分量增量的条件期望。

引理 2.9. 对于所有 $N \in \mathbb{N}$ 和 $t \in [0, +\infty)$，有

$$\begin{aligned}
&\mathbb{E}\left[x_0^N\left(t + \tfrac{1}{N}\right) - x_0^N(t) \middle| \mathcal{F}_t^N \right] \\
&\quad = \frac{2ps_N^2(1 - x_0^N(t))\Big((1 - x_0^N(t)) + b_0 x_0^N(t)\Big)\left(\sum_{i=1}^K b_i(1 + \upsilon_{i-1}^N(t))x_i^N(t)\right)}{\left[h\left(\boldsymbol{x}^N(t), \boldsymbol{v}^N(t)\right)^2 - s_N^2(1 - (1 - b_0)x_0^N(t))^2\right] \cdot h\left(\boldsymbol{x}^N(t), \boldsymbol{v}^N(t)\right)} \\
&\qquad + \frac{(1 - x_0^N(t))\left(\sum_{i=1}^K b_i(1 + \upsilon_{i-1}^N(t))x_i^N(t) - (1 - b_0)x_0^N(t)\right)}{h\left(\boldsymbol{x}^N(t), \boldsymbol{v}^N(t)\right)},
\end{aligned} \tag{2.49}$$

其中，对于任意 $(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{v}) \in [0,1]^{K+1} \times (-1, 1)^K$，

$$h(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{v}) := (1 - x_0) + b_0 x_0 + \sum_{i=1}^K b_i(1 + \upsilon_{i-1}(t))x_i. \tag{2.50}$$

此外，对于 $i \in [\![K]\!]$，

$$\mathbb{E}\left[x_i^N\left(t + \tfrac{1}{N}\right) - x_i^N(t) \middle| \mathcal{F}_t^N \right] = x_{i-1}^N(t) - x_i^N(t), \tag{2.51}$$

并且对于 $i \in [\![K-1]\!]_0$，

$$\mathbb{E}\left[\upsilon_i^N\left(t + \tfrac{1}{N}\right) - \upsilon_i^N(t) \middle| \mathcal{F}_t^N \right] = \mathbb{1}_{\{i\geq 1\}}\upsilon_{i-1}^N(t) - \upsilon_i^N(t). \tag{2.52}$$

引理 2.9 将在第5.3节中证明。正如我们迄今研究的种群规模恒定和缓慢变化的情形一样，我们将看到时间尺度分离。随机过程 $(\boldsymbol{x}^N(t),\ \boldsymbol{v}^N(t))_{t\geq 0}$ 将在由常微分方程确定性流附近波动；该常微分方程是将 (2.49)、(2.51) 和 (2.52) 中的时间加速因子 N 后取极限得到的。正如在种群规模缓慢变化的情形中，我们可以在写出确定性流时舍弃种群规模的 $\mathcal{O}(1/N)$ 增量一样，这里 (2.45) 告诉我们，单个世代中的种子生产波动阶为 $N^{-1/2}$，因此在常微分方程流的快速时间尺度上，单个世代中的种子生产随机波动将可以忽略，尽管我们仍然必须记录过去 K 个世代中发生的波动。因此，加速后的常微分方程将由 (2.49) 右侧的第二项以及 (2.51) 的右侧决定

和 (2.52) 的右侧。换言之，在快速变化环境下，我们应考虑如下流场$\boldsymbol{F}$快速$=($$F$快速$0$、 $\cdots$ F快速K， $F^{\text{fast}}_{\text{env}}$，$0$、 $\cdots$ F快速环境，$(K-1))$：$[0,1]^{K+1}\times[-1,1]^K\to\mathbb{R}^{2K+1}$其定义为

$$\begin{cases} F_0^{\text{fast}}(\boldsymbol{x},\boldsymbol{\upsilon}) := \dfrac{(1-x_0)\left(\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1}(t))x_i-(1-b_0)x_0\right)}{(1-x_0)+b_0x_0+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1})x_i}, \\ F_i^{\text{fast}}(\boldsymbol{x},\boldsymbol{\upsilon}) := x_{i-1}-x_i \quad \forall\, i\in[\![K]\!], \\ F_{\text{env},i}^{\text{fast}}(\boldsymbol{x},\boldsymbol{\upsilon}) := \mathbb{1}_{\{i\geq 1\}}\upsilon_{i-1}-\upsilon_i \quad \forall\, i\in[\![K-1]\!]_0. \end{cases} \tag{2.53}$$

将 (2.53) 与由 (2.12) 给出的流场 $\boldsymbol{F}=(F_i)_{i\in[\![K]\!]_0}$：$[0,1]^{K+1}\to\mathbb{R}$ 进行比较，后者定义了恒定环境下 Wright-Fisher模型所产生的常微分方程。我们观察到，与种群规模缓慢变化的情况不同，快速环境波动对流的影响无法通过简单的时间变换来表示。不过，(2.53) 表明，当 $N\to\infty$ 时，$\boldsymbol{\upsilon}^N$ 应趋于 0，因此在这种情形下，我们仍应能够应用 Katzenberger 的方法。回忆一下，Γ 是 $(K+1)$ 维超立方体的对角线，也是与流由 $\boldsymbol{F}$ 给出的常微分方程相关联的吸引子流形。令

$$\Gamma^{\text{fast}} := \left\{(\boldsymbol{x},\boldsymbol{\upsilon})\in[0,1]^{K+1}\times[-1,1]^K : \boldsymbol{F}^{\text{fast}}(\boldsymbol{x},\boldsymbol{\upsilon})=0\right\} = \Gamma\times\{0\}^K. \tag{2.54}$$

类似于 (2.16) 中 $\boldsymbol{\Phi}$ 的定义，我们定义

$$\boldsymbol{\Phi}^{\text{fast}} = (\Phi_0^{\text{fast}},\cdots,\Phi_K^{\text{fast}},0,\cdots,0) : [0,1]^{K+1}\times[-1,1]^K\to\Gamma^{\text{fast}}$$

为与流场 $\boldsymbol{F}^{\text{fast}}$ 对应的常微分方程相关联的投影映射。下文中，$\mathbf{0}$ 表示 K 维零向量。

定理*2.10*。假设 $(\boldsymbol{x}^N(0)\ \boldsymbol{\upsilon}^N(0))$ 当 $N\to\infty$ 时以 $\in\Gamma$*fast* 收敛到 $(x(0),0)$，且假设 *2* 成立。那么，过程序列 $\left((\boldsymbol{x}^N(t)\ \boldsymbol{\upsilon}^N(t))_{t\geq 0}\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 在 $\mathscr{D}\left([0,\infty)\ [0,1]^{K+1}\times[-1,1]^K\right)$ 中依分布收敛到一个样本路径位于 Γ*fast* 的扩散过程，即 $(\boldsymbol{\upsilon}^N)_{N\in\mathbb{N}}$ 收敛到 *0*，而 $(\boldsymbol{x}^N)_{N\in\mathbb{N}}$ 在 Γ 中收敛到扩散过程 $(\boldsymbol{x}(t))_{t\geq 0}$，使得 $(x_0(t))_{t\geq 0}$ 满足随机微分方程

$$\begin{aligned} x_0(T) = &\int_0^T\left[\frac{x_0(1-x_0)}{2}\frac{\partial^2\Phi_0}{\partial x_0^2}(\boldsymbol{x})\left(1+2ps^2(1-b_0)^2x_0(1-x_0)\right)+ps^2\frac{\partial^2\Phi_0^{fast}}{\partial\upsilon_0^2}(\boldsymbol{x},\mathbf{0})\right]dt \\ &+2ps^2(1-b_0)\int_0^T x_0(1-x_0)\left[\frac{((1-x_0)+b_0x_0)}{(B(1-x_0)+1)}-\frac{\partial^2\Phi_0^{fast}}{\partial x_0\partial\upsilon_0}(\boldsymbol{x},\mathbf{0})\right]dt \\ &+\int_0^T\frac{\sqrt{x_0(1-x_0)}}{(B(1-x_0)+1)}\,dW_0(t), \end{aligned} \tag{2.55}$$

其中 $(W_0(t))_{t\geq 0}$ 是标准布朗运动。

将（2.55）与恒定环境下 Wright–Fisher模型的扩散极限（2.19）进行比较，可以看出，（2.55）中的噪声项完全源于遗传抽样。在快速变化的情形下，环境波动对同一世代的所有个体产生一致的作用，因此在扩散极限中，这一共同因子会被平均掉。这与经典的波动选择模型不同：在这类模型中，给定环境对不同遗传类型的个体产生不同影响，因此环境噪声会在极限中保留下来。

然而，快速变化的环境会通过附加漂移项影响极限随机微分方程，因为快速波动会改变 Wright-Fisher系统的强迫流。尽管对于一般的 K，流 $\boldsymbol{F}^{\text{fast}}$ 过于复杂，难以进行显式分析，但我们的方法可以针对每个特定的 $K\in\mathbb{N}$，计算出投影映射 $\boldsymbol{\Phi}_0^{\text{fast}}$的二阶导数，这些导数出现在 (2.55) 的右侧。由于相关表达式十分复杂，因此为了进行生物学解释，我们聚焦于 $K=1$ 这一情形。

2.3.1 $K=1$ 情形的生物学解释

回顾 (2.21) 中针对 $K=1$ 给出的 $\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_0^2}$ 公式。利用 Parsons 和 Rogers 在 [46], 中引入的投影映射二阶导数表示，以及我们关于非线性稳定流形二次近似的公式（见定理 3.2），我们将在第6.5节确立以下结果。

引理 2.11. 在假设 $K=1$ 下，对于任意 $\boldsymbol{x} \in \Gamma$，以下公式成立：

$$\begin{aligned}\frac{\partial^2 \Phi_0^{fast}}{\partial x_0 \partial \upsilon_0}(\boldsymbol{x},\mathbf{0}) &= \frac{(1-b_0)^2(1-x_0)+(1-b_0)(1-2x)}{((1-b_0)(1-x_0)+1)^3} \\ &\quad - \frac{(1-b_0)^2(1-x_0)^2\Big[(1-b_0)^2x_0^2-(1-b_0)(4-b_0)x_0+(2-b_0)\Big]}{((1-b_0)(1-x_0)+1)^3((1-b_0)(1-x_0)+2)},\end{aligned}$$

and

$$\begin{aligned}\frac{\partial^2 \Phi_0^{fast}}{\partial \upsilon_0^2}(\boldsymbol{x},\mathbf{0}) &= \frac{2(1-b_0)^2x_0(1-x_0)\left[(1-b_0)(1-x_0)^2+(1-2x_0)\right]}{((1-b_0)(1-x_0)+1)^3} \\ &\quad + \frac{(1-b_0)^2x_0(1-x_0)^2\Big[(1-b_0)^2x_0^2-(1-b_0)(5-b_0)x_0+(4-b_0)\Big]}{((1-b_0)(1-x_0)+1)^3((1-b_0)(1-x_0)+2)}.\end{aligned}$$

仍在假设 $K=1$ 下，我们考察参数 b_0 如何影响快速变化环境下的极限随机微分方程中出现、但在恒定环境情形下相应的随机微分方程中不存在的附加漂移项（见 (2.55) 和 (2.19)）。为此，我们定义映射 $h\colon [0,1]^2 \to \mathbb{R}$，对于任意 $(x_0,b_0) \in [0,1]$，令

$$\begin{aligned}h(x_0,b_0) &:= (1-b_0)^2x_0(1-x_0)\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_0^2}(\boldsymbol{x}) + \frac{1}{x_0(1-x_0)}\frac{\partial^2 \Phi_0^{\mathrm{fast}}}{\partial \upsilon_0^2}(\boldsymbol{x},\mathbf{0}) - 2(1-b_0)\frac{\partial^2 \Phi_0^{\mathrm{fast}}}{\partial x_0 \partial \upsilon_0}(\boldsymbol{x},\mathbf{0}) \\ &\quad + \frac{2(1-b_0)((1-x_0)+b_0x_0)}{((1-b_0)(1-x_0)+1)}.\end{aligned} \tag{2.56}$$

比较 (2.55) 与 (2.19) 可知，快速变化环境带来的附加漂移项等于

$$\int_0^T ps^2x_0(1-x_0)\,h(x_0,b_0)\,dt. \tag{2.57}$$

我们在图 5 中绘出了函数 h 在 $(x_0,b_0) \in [0,1]^2$ 取不同值时的取值。注意，映射 h 在其整个定义域上均非负，这表明快速变化环境有利于种子库性状。从生物学角度看，这反映了休眠对短暂环境事件的缓冲效应。此外，由于在 (2.57) 中可以令 s 取任意大的值，因此由此产生的漂移贡献可能对动力学产生显著影响。

我们还可以从图 5中注意到， h 的最大值在 (0，0) 处取得，此时其值为 $4/3$。从生物学角度看，这对应于成熟突变体密度极低，且所有突变种子在成熟前都跳过一个世代的情形。这表明，在环境快速波动的情况下，种子库性状可能特别有助于保护一个小型突变体种群。

本分析的一个局限是，我们没有纳入快速波动对分枝阶段的影响。随机环境中的多类型分枝过程分析较为复杂，对于像我们这样含有多个参数的模型，这类分析很少能够得到严格处理（见 [2, 第 4] 节）。不过，从生物学角度看，恒定环境有可能在受到某种扰动后变为快速变化的环境。在这种情况下，如果种子库性状在分枝阶段存活下来并进入扩散阶段，波动就可能赋予休眠性状进化优势。

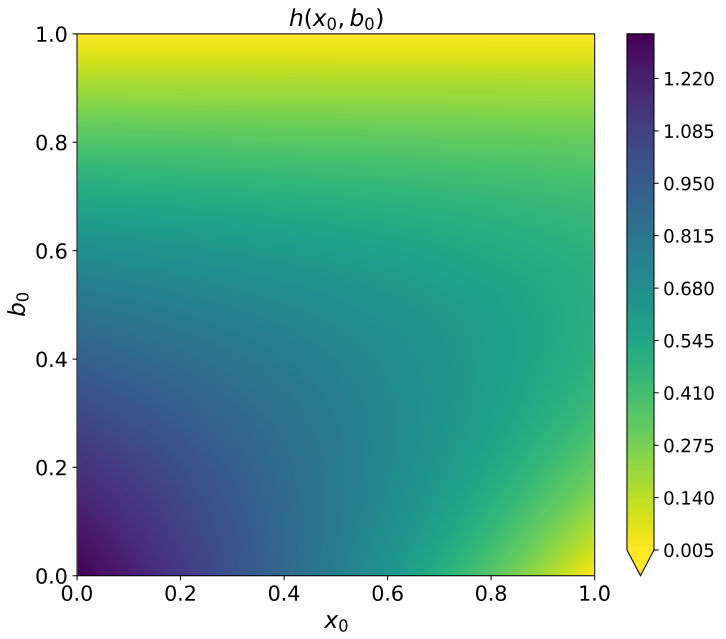

图 5：在域 $[0,1]^2$ 上，(2.56) 中函数 $h(x_0,\ b_0)$ 的等高线图。颜色越深表示 h 的值越大，颜色越浅表示其值越小。对于 $K=1,\ h$ 严格非负，其最大值为 $4/3$，并在 (0，0) 处取得。该图表明，在快速变化环境中，种子库性状受到偏好，这与预期一致。

3 由大漂移迫使进入流形的随机微分方程的降维

本节将阐述、回顾并拓展一些关于相互作用粒子系统弱收敛至随机微分方程的结果；这些随机微分方程在大漂移作用下被约束到流形上，从而实现对原问题的降维。在第 3.1 节中，我们将阐述 Katzenberger 关于存在大漂移时随机动力系统收敛的结果 [36]。随后，在第 3.2 节中，我们将介绍 Parsons 和 Rogers [46] 提出的一种方法，用于计算与某个吸引子流形为一维的常微分方程相关联的投影映射的导数。在第 3.3 节中，我们应用 Lyapunov-Schmidt 约化法，为 Parsons 和 Rogers 方法所需的某个参数推导一个通用公式。在第 3.4 节中，我们将说明如何在常环境下 Wright-Fisher模型分析所得到的流场由（2.12）给出的常微分方程情形中应用该公式。

3.1 Katzenberger 结果概述

在 [36], 中，Katzenberger 考察了一个由右连续且有左极限的 $\mathbb{R}^{K+1}$ 值随机过程组成的序列 $(\boldsymbol{x}^N)_{N\in\mathbb{N}}$，其形式为

$$\boldsymbol{x}^N(T) = \boldsymbol{x}^N(0) + \int_0^T U^N(\boldsymbol{x}^N(t-))\, d\mathbf{z}^N(t) + \int_0^T \mathbf{F}(\boldsymbol{x}^N(t-))\, d\lfloor Nt\rfloor + \epsilon^N, \tag{3.1}$$

其中，$(\mathbf{z}^N)_{N\in\mathbb{N}}$是由性质良好的右连续且有左极限的 $\mathbb{R}^{K+1}$-半鞅构成的序列，$(U^N)_{N\in\mathbb{N}}$是由连续的 $(K+1)\times(K+1)$-矩阵值函数构成的序列，$\mathbf{F}$ 是一个向量场，其对应的常微分方程具有一个维数严格小于 $K+1$ 的渐近吸引子流形 Γ，而 ϵ^N 则捕获了与底层动力学的离散近似相关的跳跃。更一般地，被积函数为$\mathbf{F}$ 的积分，可以相对于任意有限变差过程来定义，只要该过程渐近地在紧时间区间上累积无限质量。

假设对于每个 $N \in \mathbb{N}$， $\boldsymbol{x}^N$ 的样本路径都位于某个连通子集 $\mathscr{U} \subset \mathbb{R}^{K+1}$ 中，且 $\mathscr{U}$ 包含在流形 $\Gamma \subset \mathscr{U}$ 的吸引域内。在这种情况下，由于我们正在加快向量场 $\mathbf{F}$ 的积分所对应的时间尺度，因此当 $N \to \infty$ 时，只要 U^N 的积分表现足够良好， $\boldsymbol{x}^N$ 与 Γ 的样本路径之间的距离就应收敛于 0。若 $\boldsymbol{\Phi}: \mathscr{U} \to \Gamma$ 是由流场为 $\mathbf{F}$ 的常微分方程所对应的投影映射，则由伊藤公式可得

$$\boldsymbol{\Phi}(\boldsymbol{x}^N(T)) = \boldsymbol{\Phi}(\boldsymbol{x}^N(0)) + \int_0^T \mathcal{J}\boldsymbol{\Phi} U^N \, d\mathbf{z}^N(t) + \frac{1}{2}\sum_{hijl} \int_0^T \frac{\partial^2 \boldsymbol{\Phi}}{\partial x_i \partial x_j} U_{ih}^N U_{jl}^N \, d[z_h^N, z_l^N](t) + \tilde{\epsilon}^N, \quad (3.2)$$

其中$\mathcal{J}\boldsymbol{\Phi}$ 表示 $\boldsymbol{\Phi}$ 的雅可比矩阵，而 $\tilde{\epsilon}^N$ 则捕捉了过程的跳跃所带来的修正。这里，我们利用了以下事实：根据投影映射 $\boldsymbol{\Phi}$的定义，对于所有 $\boldsymbol{x} \in \mathscr{U}$，都有$\mathcal{J}\boldsymbol{\Phi}_{\boldsymbol{x}}\mathbf{F}(\boldsymbol{x}) \equiv 0$，参见（2.17）。如果半鞅序列足够规则，且 $\boldsymbol{x}^N$ 的样本路径收敛到 Γ中的一个过程，那么 $\boldsymbol{x}^N - \boldsymbol{\Phi}(\boldsymbol{x}^N)$必定收敛到零，因此在极限下使用（3.2），我们必定得到

$$\boldsymbol{x}(T) = \boldsymbol{x}(0) + \int_0^T \mathcal{J}\boldsymbol{\Phi} U \, d\mathbf{z}(t) + \frac{1}{2}\sum_{hijl} \int_0^T \frac{\partial^2 \boldsymbol{\Phi}}{\partial x_i \partial x_j} U_{ih} U_{jl} \, d[z_h, z_l](t), \quad (3.3)$$

假设$\mathbf{z}^N \xrightarrow{\mathcal{D}} \mathbf{z}$、 $U^N \to U$，并且 $\epsilon^N \xrightarrow{\mathcal{D}} 0$，当 $N \to \infty$时。注意，极限随机微分方程的样本路径属于 Γ。

不出所料，收敛性证明要求序列$(\boldsymbol{x}^N)_{N\in\mathbb{N}}$满足一些正则性条件。为便于查阅，我们回顾这些条件以及将要从 [36]中用到的结果。首先引入一些记号。定义开圆盘$D(1) := \{\lambda \in \mathbb{C}: |\lambda + 1| < 1\}$，并令 $\Gamma \subset \mathscr{U}$ 为与向量场$\mathbf{F}$相关的常微分方程的 d维连通吸引子流形。

假设 3 （吸引子流形）。 我们假设

$$\Gamma := \{\boldsymbol{x} \in \mathscr{U}: \mathbf{F}(\boldsymbol{x}) = 0\}$$

是一个二阶连续可微的连通 d 维流形，且 $\mathbf{F}$ 是二阶连续可微的。此外，对于任意 $\boldsymbol{x} \in \Gamma$，$J\mathbf{F}_x$ 在 D 中恰有 $(K+1-d)$ 个特征值(1)。

现在我们转而讨论随机过程所需满足的条件。我们将过程 $\boldsymbol{x}^N$ 的滤过记为 $\{\mathcal{F}_t^N\}_{t\geq 0}$，并假设其满足通常条件。由于我们将把 Katzenberger的结果应用于修正后的 Wright-Fisher模型的分析，因此，为了提高可读性，我们可以且将采用比 Katzenberger 要求更强的假设。我们假设对于每个 $N \in \mathbb{N}$，半鞅 $\mathbf{z}^N$ 仅在 $(\lfloor Nt \rfloor)_{t\geq 0}$ 发生跳跃时才发生跳跃，即仅在集合 $\{\frac{i}{N}: i \in \mathbb{N}\}$ 中的时刻发生跳跃。我们还假设 $\mathscr{U}$ 是紧的（因为在我们的情形下确实如此）。

对于有限变差过程 $\boldsymbol{A}: [0,\infty) \to \mathbb{R}^{K+1}$和 $T \geq 0$，令 $\mathfrak{T}(\boldsymbol{A}^N, T)$ 表示 $\boldsymbol{A}$ 在时间区间 $[0,T]$ 上的全变差。

假设 4 (一致可积性与紧性)。对于 $N \geq 1$，令 $\mathbf{z}^N$ 为一个 $\{F_t^N\}$-半鞅，其样本路径取值于 $\mathscr{D}([0,+\infty)$ $\mathbb{R}^{K+1})$。令 $\mathbf{z}^N = \mathbf{M}^N + \mathbf{A}^N$，其中 $\mathbf{M}^N$ 是一个局部鞅，而 $\mathbf{A}^N$ 是一个有限变差过程。我们作如下假设：

(i) For any $T \geq 0$, $\left\{\left[\mathbf{M}^N\right](T) + \mathfrak{T}(\mathbf{A}^N, T)\right\}_{N\in\mathbb{N}}$ *is uniformly integrable;*

(ii) 对任意 $T \geq 0$、 $\varepsilon > 0$，有

$$\lim_{\delta\to 0^+} \limsup_{N\to\infty} \mathbb{P}\left(\sup_{t\leq T}\left(\mathfrak{T}(\mathbf{A}^N, t+\delta) - \mathfrak{T}(\mathbf{A}^N, t)\right) > \varepsilon\right) = 0.$$

我们现在陈述 Katzenberger 定理，它是 [36 中定理 7.2 的简化版本].

定理 3.1 (Katzenberger [36])。 设过程序列 $(\boldsymbol{x}^N)_{N\in\mathbb{N}}$ 由 (3.1) 给出。在假设 *3* 和 *4* 下，序列 $(\boldsymbol{x}^N, \mathbf{z}^N)_{N\in\mathbb{N}}$在 *càdlàg*函数 $\mathscr{D}\left([0,+\infty)\ \mathbb{R}^{K+1}\times\mathbb{R}^{K+1}\right)$构成的空间中相对紧。此外，任一极限点 $(\boldsymbol{x}, \mathbf{z})$ 都是连续半鞅，并且 $\boldsymbol{x}(t)\in\Gamma$ 对每个 t 几乎处处成立；同时，$(\boldsymbol{x},\mathbf{z})$ 满足随机微分方程 (3.3)。

定理 3.1 在实际应用中的一个主要难点，是计算投影映射 $\boldsymbol{\Phi}$ 的导数。当相关的常微分方程有显式解，或存在某条特征曲线时，可以直接计算这些导数。然而在实际应用中，所遇到的常微分方程通常是非线性的，而且一般没有显式解。下一节中，我们将介绍 Parsons 和 Rogers 在 [46] 中提出的一个公式，以解决这一问题。

3.2 Parsons 和 Rogers 计算投影映射导数的方法

Parsons 和 Rogers [46] 观察到，当吸引子流形 Γ 是一维时，可以通过分析底层动力系统的关键特征来计算导数，具体而言，包括 Γ的切向量、与流场垂直的向量、 Γ的曲率，以及 Γ附近非线性稳定流形的曲率。为理解这些思路，我们将简要回顾动力系统的一些概念。

令 $\mathscr{U}\subset\mathbb{R}^{K+1}$ 为一个连通紧集，并考虑常微分方程

$$\frac{d\boldsymbol{x}}{dt}=\mathbf{F}(\boldsymbol{x}), \tag{3.4}$$

其中 $\mathbf{F}:\ \mathscr{U}\to\mathbb{R}^{K+1}$ 是一个光滑映射，且若 $\boldsymbol{x}(0)\in\mathscr{U}$，则由式 (3.4) 定义的流不会离开 $\mathscr{U}$，即对于所有 $t\geq 0$，均有 $\boldsymbol{x}(0)\in\mathscr{U}\Rightarrow\boldsymbol{x}(t)\in\mathscr{U}$。我们定义光滑流形

$$\Gamma:=\{\boldsymbol{x}=(x_0,\ldots,x_K)\in\mathscr{U}:\ \mathbf{F}(\boldsymbol{x})=0\}. \tag{3.5}$$

从现在起，我们对 Γ和 $\mathbf{F}$ 作如下假设。

假设 5 (Γ的几何性质)。 方程 (3.5) 定义了一个一维流形Γ，并且 Γ 和向量场 $\mathbf{F}$ 均满足假设 *3*。此外， Γ 是由系统的第一坐标参数化的曲线，即存在一个连通子集 $I_\Gamma\subset\mathbb{R}$ ，使得 $\boldsymbol{x}\in\Gamma\Rightarrow x_0\in I\Gamma$，并存在一个二阶连续可微函数 $\boldsymbol{\gamma}:I_\Gamma\to\Gamma$，使得

$$\boldsymbol{x}\in\Gamma\Leftrightarrow\boldsymbol{\gamma}(x_0)=\boldsymbol{x}.$$

如 [46, 第 2.1], 小节所述，一维参数化可以放宽为局部参数化，因此假设 5 并不构成限制。根据动力系统理论的经典结果， [20], 假设 3 表明 Γ 是常微分方程 (3.4) 的吸引子流形。为使这一想法形式化，对于任意 $\boldsymbol{x}\in\mathscr{U}$，我们定义流

$$\begin{aligned}\boldsymbol{\phi}(\boldsymbol{x},\cdot):[0,+\infty)&\to\mathscr{U}\\ T&\mapsto\phi(\boldsymbol{x},T)=\boldsymbol{x}+\int_0^T F(\boldsymbol{\phi}(\boldsymbol{x},t))\,dt.\end{aligned}$$

那么，对于任意 $\boldsymbol{x}\in\mathscr{U}$，我们可以定义映射

$$\begin{aligned}\boldsymbol{\Phi}:\mathscr{U}&\to\Gamma\\ \boldsymbol{x}&\mapsto\boldsymbol{\Phi}(\boldsymbol{x})=\lim_{T\to\infty}\boldsymbol{\phi}(\boldsymbol{x},T).\end{aligned}$$

根据假设 3，映射 $\boldsymbol{\Phi}$ 定义良好。此外，由于根据假设 5，流形Γ可以用第一坐标参数化，因此，要得到 $\boldsymbol{\Phi}$ 在 Γ上的一阶和二阶导数，只需计算Φ_0 在 Γ上的一阶和二阶导数。

根据假设 3，对于任意固定的 $\boldsymbol{x} \in \Gamma$，$\mathcal{J}\mathbf{F}\boldsymbol{x}$ 恰好有一个特征值 0，以及 K 个实部为负的特征值。我们回顾动力系统文献中的标准术语。记 $E_c \equiv E_c(\boldsymbol{x})$ 为由与特征值 0 对应的 $\mathcal{J}\mathbf{F}\boldsymbol{x}$的右特征向量张成的线性空间，记 $E_s \equiv E_s(\boldsymbol{x})$ 为由与 $\mathcal{J}\mathbf{F}\boldsymbol{x}$的其他特征值对应的右特征向量张成的线性空间。我们称 E_c 为线性中心流形，称 E_s 为线性稳定流形。对于任意 $\boldsymbol{x} \in \Gamma$，注意到 Γ 是围绕 $\boldsymbol{x}$ 的非线性中心流形，并且根据中心流形定理（见 [31,定理 3.2.1]），E_c 在 $\boldsymbol{x}$处与 Γ相切。同样根据中心流形定理，存在唯一的 K 维不变流形 $\mathfrak{W}_s \equiv \mathfrak{W}_s(\boldsymbol{x})$，它在 $\boldsymbol{x}$处与 E_s 相切，并且对于所有 $\boldsymbol{y} \in \mathfrak{W}_s$，都有 $\boldsymbol{\Phi}(\boldsymbol{y}) = \boldsymbol{x}$。

对于任意 $\boldsymbol{x} \in \Gamma$，令 $\boldsymbol{v} \equiv \boldsymbol{v}(\boldsymbol{x}) \in \mathbb{R}^{K+1}$ 为与特征值 0 相关联的 $\mathcal{J}\mathbf{F}\boldsymbol{x}$ 的左特征向量，即 $\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^{*}\boldsymbol{v}(\boldsymbol{x}) = 0$，其中 $\boldsymbol{v}(\boldsymbol{x}) \neq 0$。根据假设 5，$\Gamma$ 是第一坐标的二阶连续可微曲线，因此不失一般性地，我们采用参数化 $\boldsymbol{v}(\boldsymbol{x}) \equiv \boldsymbol{v}(x_0)$。Parsons 和 Rogers 注意到（见 [46] 中的公式 (12)），对于任意 $\boldsymbol{x} \in \Gamma$，点集 $\boldsymbol{y} \in \mathbf{R}^{K+1} \cap \mathcal{B}(\boldsymbol{x}, \varepsilon)$ 满足 $\boldsymbol{y} \in \mathfrak{W}_s(\boldsymbol{x})$ 可由以下表达式作二阶近似

$$\Big\langle \boldsymbol{v}(x_0), \boldsymbol{y} - \boldsymbol{\gamma}(x_0) \Big\rangle - \frac{1}{2}\Big\langle \boldsymbol{y} - \boldsymbol{\gamma}(x_0), \boldsymbol{\Theta}(x_0)(\boldsymbol{y} - \boldsymbol{\gamma}(x_0)) \Big\rangle + \mathcal{O}(\varepsilon^3) = 0, \tag{3.6}$$

其中，$\boldsymbol{\Theta}(x_0)$ 是描述 $\mathfrak{W}_s(\boldsymbol{x})$ 曲率的对称矩阵。

注。 我们强调，公式 (3.6) 与 *[46]* 中的公式 *(12)* 不同之处在于左侧第二项前多了因子 $\frac{1}{2}$。因此，(3.6) 中的矩阵 $\boldsymbol{\Theta}(x_0)$ 正好是 *[46]* 中相应矩阵 Θ 的 *2* 倍。尽管这给直接比较两篇论文带来了一点不便，但 (3.6) 中的归一化将便于我们在第 *3.3* 节中对非线性稳定流形 $\mathfrak{W}_s$ 进行二次近似。

通过对式 (3.6) 左端进行二阶泰勒展开，Parsons 和 Rogers 得以推导出 Φ_0 的导数的显式表达式。对于一阶导数，任取 $\boldsymbol{x} \in \Gamma$，

$$\frac{\partial \Phi_0}{\partial x_i}(\boldsymbol{x}) = \frac{v_i}{\sum_{l=0}^{K} v_l \gamma_l'} \quad \forall i \in [\![K]\!]_0, \tag{3.7}$$

对于二阶导数，

$$\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_i \partial x_j}(\boldsymbol{x}) = \frac{1}{\sum_{l=0}^{K} v_l \gamma_l'} \left(v_i' \frac{\partial \Phi_0}{\partial x_j} + v_j' \frac{\partial \Phi_0}{\partial x_i} - \theta_{ij} - \frac{\partial \Phi_0}{\partial x_i} \frac{\partial \Phi_0}{\partial x_j} \sum_{l=0}^{K} (2 v_l' \gamma_l' + v_l \gamma_l'') \right) \quad \forall i, j \in [\![K]\!]_0. \tag{3.8}$$

请注意，在式 (3.7) 和 (3.8) 中，$\boldsymbol{v}$ 和 $\boldsymbol{\gamma}$ 的坐标的导数都是相对于 x_0 求得的。因此，Parsons 和 Rogers 将计算 Φ_0 的一阶和二阶导数的问题，转化为刻画吸引子流形附近动力系统的问题。此外，$\boldsymbol{\gamma}$ 给出的 Γ 的参数化以及左特征向量 $\boldsymbol{v}$ 都不难计算，因为它们可通过对向量场$\mathbf{F}$的雅可比矩阵进行标准计算得到。

因此，挑战在于计算矩阵 $\boldsymbol{\Theta}$。在 [46, 附录 B], 中，Parsons 和 Rogers 提议通过求出$\mathcal{J}\mathbf{F}\boldsymbol{x}$ 的广义特征向量的一个显式基，并改变点 $\boldsymbol{x} \in \Gamma$附近的坐标来完成这一计算。尽管这是动力系统文献中的常用方法，但对于较大的 K，该方法并不适用于我们的应用，因为对于 $K \geq 5$，$\mathcal{J}\mathbf{F}\boldsymbol{x}$ 的特征多项式可能没有显式的根。在下一节中，我们将求得 $\boldsymbol{\Theta}$ 的一个替代公式，从而避免显式计算$\mathcal{J}\mathbf{F}\boldsymbol{x}$的特征值。

3.3 用于近似非线性稳定流形的 Lyapunov-Schmidt方法

本节介绍一种计算非线性稳定流形曲率的方法，该方法不依赖于计算流的雅可比矩阵的广义特征向量的基。我们强调，尽管我们的主要目标是将该方法应用于由我们的模型导出的常微分方程，但本节的结果适用于任何满足假设 3 和 5 的动力系统。

我们继续采用第 3.2 节中的设定，即假设我们研究的是常微分方程 (3.4)，它具有由 (3.5) 定义的不变吸引子流形 Γ，且假设 3 和 5 均成立。对于任意 $\boldsymbol{x} \in \Gamma$，设 $\boldsymbol{u} \equiv \boldsymbol{u}(\boldsymbol{x})$ 是与特征值 0 对应的$\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}$ 的一个右特征向量，设 $\boldsymbol{v} \equiv \boldsymbol{v}(\boldsymbol{x})$ 是与特征值 0 对应的$\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}$ 的一个左特征向量。我们选择这对向量 $\boldsymbol{u}$ 和 $\boldsymbol{v}$，使得 $\langle \boldsymbol{u}, \boldsymbol{v} \rangle = 1$。我们假设 $\boldsymbol{u}$ 和 $\boldsymbol{v}$均已知。注意，对于每个 $\boldsymbol{x} \in \Gamma$，线性中心流形 $E_c \equiv E_c(\boldsymbol{x})$ 由E_c =Span($\boldsymbol{u}$)给出。设 $E_s \equiv E_s(\boldsymbol{x})$ 为由$\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}$ 的、对应于$\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}$ 的负实部特征值的右特征向量所张成的线性稳定流形。回想一下，Γ是非线性中心流形，并设 $\mathfrak{W}_s \equiv \mathfrak{W}_s(\boldsymbol{x})$ 为在 $\boldsymbol{x}$处与E_s 相切的非线性稳定流形。

我们将应用 Lyapunov-Schmidt 约化法，将 $\mathfrak{W}_s$ 近似到二阶。有关该方法在分岔研究中的应用，参见例如 [29], 第 I.3 节和第 VII 章，或 [40]第 5 章。

定义线性映射

$$\begin{aligned} \mathcal{P}_c : \mathbb{R}^{K+1} &\to E_c \\ \boldsymbol{y} &\mapsto \mathcal{P}_c(\boldsymbol{y}) = \langle \boldsymbol{y}, \boldsymbol{v} \rangle \boldsymbol{u}, \end{aligned} \tag{3.9}$$

and

$$\begin{aligned} \mathcal{P}_s : \mathbb{R}^{K+1} &\to E_s \\ \boldsymbol{y} &\mapsto \mathcal{P}_s(\boldsymbol{y}) = \boldsymbol{y} - \langle \boldsymbol{y}, \boldsymbol{v} \rangle \boldsymbol{u}. \end{aligned} \tag{3.10}$$

注意，我们也可以写成 $\mathcal{P}_s = \mathbf{I} - \mathcal{P}_c$，其中 $\mathbf{I}: \mathbb{R}^{K+1} \to \mathbb{R}^{K+1}$ 是恒等映射。因此，$\mathcal{P}_c$ 是将 $\mathbb{R}^{K+1}$ 投影到线性中心流形 E_c（$\boldsymbol{x}$）上的映射，而$\mathcal{P}_s$ 则将$\mathbb{R}^{K+1}$ 投影到线性稳定流形 E_s（$\boldsymbol{x}$）上。

我们的下一个结果表明，矩阵 $\boldsymbol{\Theta}$ 可以根据 $\boldsymbol{u}$、$\boldsymbol{v}$、$\mathcal{P}_s$以及流映射在 $\boldsymbol{x}$处的雅可比矩阵和海森矩阵计算得到。

定理 3.2. 式(3.6) 中的矩阵 $\boldsymbol{\Theta}$ 是满足以下恒等式的唯一 $K+1$ 阶对称方阵

$$\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^* \boldsymbol{\Theta} + \boldsymbol{\Theta} \mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}} = \mathcal{P}_s^* \left(\sum_{i=0}^{K} v_i \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i) \right) \mathcal{P}_s, \tag{3.11}$$

$$\boldsymbol{\Theta} \boldsymbol{u} = 0. \tag{3.12}$$

定理 3.2 与 Katzenberger的结果（定理 3.1）以及 Parsons 和 Rogers 的公式（3.7）和（3.8）相结合，使我们能够明确刻画任意大阶有限维随机动力系统的极限扩散过程，前提是满足假设 3、4 和 5。定理 3.2 的证明依赖于中心流形定理的应用。我们将其推迟到第 6.2 节。

请注意，方程 (3.11) 是一个半稳定型的李雅普诺夫方程（也称为西尔维斯特方程）。半稳定 一词指的是雅可比矩阵 $\mathcal{J}\boldsymbol{F}_{\boldsymbol{x}}$ 有一个特征值为 0，且有 K 个特征值的实部为负。稳定李雅普诺夫方程是以下形式的矩阵方程

$$\boldsymbol{A}^* \boldsymbol{Y} + \boldsymbol{Y} \boldsymbol{A} = \boldsymbol{C},$$

其中 $\boldsymbol{A}$、$\boldsymbol{C}$和 $\boldsymbol{Y}$是 $K+1$阶方阵， $\boldsymbol{A}$ 的所有特征值实部均为负，且 $\boldsymbol{C}$ 是对称矩阵。稳定李雅普诺夫方程常用于控制理论，以研究线性系统的渐近行为（例如参见 [50,第 5]章）。

尽管从抽象角度看，定理 3.2 完全刻画了矩阵$\boldsymbol{\Theta}$，但 (3.11) 中的线性李雅普诺夫方程在计算上可能代价高昂。在我们的设定中，当 K 很大时，解析求解方程 (3.11) 并不可行。因此，为了理解矩阵 $\boldsymbol{\Theta}$ 的行为，我们将采用借鉴自稳定李雅普诺夫方程理论的策略，并直接将解矩阵分类为正（半）定或负（半）定。

回顾一下，阶为 $K+1$ 的实对称矩阵 M 称为正定（相应地，半正定），当且仅当对所有 $\boldsymbol{y} \in \mathbb{R}^{K+1} \setminus \{0\}$ 有 $\boldsymbol{y}, \mathrm{M}\boldsymbol{y} > 0$（相应地，当且仅当对所有 $\boldsymbol{y} \in \mathbb{R}^{K+1}$ 有 $\boldsymbol{y}, \mathrm{M}\boldsymbol{y} \geq 0$）。类似地，M 为负定（相应地，负半定），当且仅当对所有 $\boldsymbol{y} \in \mathbb{R}^{K+1} \setminus \{0\}$ 有 $\boldsymbol{y}, \mathrm{M}\boldsymbol{y} < 0$（相应地，当且仅当对所有 $\boldsymbol{y} \in \mathbb{R}^{K+1}$ 有 $\boldsymbol{y}, \mathrm{M}\boldsymbol{y} \leq 0$）。实对称矩阵为半正定（相应地，负半定），当且仅当其所有特征值为非负（相应地，非正），参见例如 [10, 第 1] 章的综述。我们在实对称矩阵空间上定义偏序 $\succeq$：M $\succeq$ Q 当且仅当 M –Q 为半正定。我们还记 M $\succeq 0$（相应地，$\preceq 0$），当且仅当 M 为半正定（相应地，负半定）。现在我们可以给出方程 (3.11) 的解的一个公式，它将提供关于 $\boldsymbol{\Theta}$ 的特征值实部符号的信息。

定理 3.3. 设 $\boldsymbol{\Theta}$ 是同时满足(3.11) 和(3.12)的唯一对称矩阵。那么，$\boldsymbol{\Theta}$ 满足以下公式

$$\boldsymbol{\Theta} = -\int_0^{+\infty} \exp(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^* t)\mathcal{P}_s^* \left(\sum_{i=0}^{K} v_i \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i)\right) \mathcal{P}_s \exp(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}} t)\, dt.$$

此外，若 $\boldsymbol{P}_s^* \left(\sum_{i=0}^{K} v_i \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i)\right) \boldsymbol{P}_s \succeq 0$（分别为 $\preceq 0$），则 $\boldsymbol{\Theta} \preceq 0$（分别为 $\succeq 0$）。

定理 3.3 的证明也推迟到第 6.2 节。我们注意到，积分公式中包含投影矩阵$\mathcal{P}_s$ 和$\mathcal{P}_s^*$，这对定理 3.3 的证明至关重要。事实上，如果不包含这些矩阵，积分就没有良好定义。特别是，这种使用投影矩阵的构造也可以应用于其他半稳定李雅普诺夫方程。这可以纠正 Parsons 和 Rogers 在 [46], 中的方程 (C.9) 所犯的一个小错误：他们以积分形式表示半稳定李雅普诺夫方程的解，却没有在被积函数中明确插入投影矩阵。

3.4 特定常微分方程的应用

本节将应用定理 3.2 和 3.3，研究由我们的 Wright-Fisher模型与种子库模型所产生的特定常微分方程。

回顾流场 $\mathbf{F}$： $[0,1]^{K+1} \to \mathbb{R}^{K+1}$ 由（2.12）给出：

$$\begin{cases} F_0(\boldsymbol{x}) := \dfrac{(1-x_0)\left(\sum_{i=1}^{K} b_i x_i - (1-b_0)x_0\right)}{(1-x_0) + \sum_{i=0}^{K} b_i x_i}, \\ F_i(\boldsymbol{x}) := x_{i-1} - x_i \quad \forall\, i \in [\![K]\!]. \end{cases}$$

如第 2 节所述，对于每个 $i \in [\![K]\!]_0$， b_i 表示突变个体产生的种子恰好在 i 世代后准备萌发的概率。我们假设向量$\mathbf{b} = (b_i)_{i \in [\![K]\!]_0}$ 满足 (2.1)。还要回顾一下，在这个例子中，非线性中心流形 $\Gamma = \{\boldsymbol{x} \in [0,1]^{K+1} : \mathbf{F}(\boldsymbol{x}) = 0\}$ 是 $(K+1)$ 维超立方体的对角线：

$$\Gamma := \left\{\boldsymbol{x} \in [0,1]^{K+1} : x_0 = x_1 = \ldots = x_K\right\}.$$

段落　　Γ的度量化可直接由映射 $\boldsymbol{\gamma}\colon [0,1]\to\Gamma$ 给出，其中，对所有 $x\in[0,1$],

$$\boldsymbol{\gamma}(x):=\begin{pmatrix} x\\ x\\ x\\ \vdots\\ x\end{pmatrix}. \tag{3.13}$$

我们希望研究$\mathbf{F}$ 在 Γ附近的行为。对于任意 $\boldsymbol{x}=(x,\ldots,x)\in\Gamma$，$\mathbf{F}$在 $\boldsymbol{x}$处的雅可比矩阵为

$$\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}=\begin{pmatrix} -(1-b_0)(1-x) & b_1(1-x) & b_2(1-x) & \cdots & b_K(1-x)\\ 1 & -1 & 0 & \cdots & 0\\ 0 & 1 & -1 & \cdots & 0\\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots\\ 0 & 0 & 0 & \cdots & -1\end{pmatrix}. \tag{3.14}$$

我们首先验证 Γ 满足关于映射 $\mathbf{F}$的假设 3。

引理 3.4. 对于每个 $\boldsymbol{x}\in\Gamma$，流 $\mathbf{F}$ 在 $\boldsymbol{x}$ 处的雅可比矩阵恰有一个等于0 的特征值，且有 K 个特征值位于开圆盘 $D(1)=\{\lambda\in\mathbb{C}:\ |\lambda+1|<1\}$内。

证明。注意到，$\lambda\in\mathbb{C}$ 是$\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}$ 的特征值，当且仅当 $\lambda+1$ 是$\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}+\mathbf{I}_{K+1}$的特征值，其中$\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}+\mathbf{I}_{K+1}$ 是阶数为 $K+1$ 的方阵，定义如下:

$$\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}+\mathbf{I}_{K+1}=\begin{pmatrix} -(1-b_0)(1-x)+1 & b_1(1-x) & b_2(1-x) & \cdots & b_K(1-x)\\ 1 & 0 & 0 & \cdots & 0\\ 0 & 1 & 0 & \cdots & 0\\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots\\ 0 & 0 & 0 & \cdots & 0\end{pmatrix}.$$

直接计算$\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}+\mathbf{I}_{K+1}$的特征多项式 $\tilde{p}$，可得对所有 $\tilde{\lambda}\in\mathbb{C}$,

$$\tilde{p}(\tilde{\lambda})=(-1)^K\tilde{\lambda}^K(-(1-b_0)(1-x)+1-\tilde{\lambda})+(-1)^K(1-x)\sum_{i=1}^{K}b_i\tilde{\lambda}^{K-i}. \tag{3.15}$$

为了证明我们的结论，只需证明 $\tilde{p}$ 恰有 K 个满足 $|\lambda|<1$的根部。为说明这一点，注意到由于 $\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}+\mathbf{I}_{K+1}$ 是严格正矩阵，根据 Perron-Frobenius定理，$\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}+\mathbf{I}_{K+1}$ 有一个单特征值 $\lambda_{(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}+\mathbf{I}_{K+1})}$，它是一个实正数，且严格大于其他所有特征值的模。

我们断言 $\tilde{\lambda}_{(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}+\mathbf{I}_{K+1})}=1$。事实上，由于 $(1-b_0)=\sum_{i=1}^{K}b_i$, $\tilde{\lambda}=1$ 是 $\tilde{p}$的一个根部。现在假设 $\lambda_{(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}+\mathbf{I}_{K+1})}>1$。在这种情况下，将特征多项式 $\tilde{p}$ 除以 $(\tilde{\lambda}_{(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}+\mathbf{I}_{K+1})})^K$，得到

$$\begin{aligned}0&=-(1-b_0)(1-x)+1-\tilde{\lambda}_{(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}+\mathbf{I}_{K+1})}+(1-x)\sum_{i=1}^{K}b_i\tilde{\lambda}^{-i}_{(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}+\mathbf{I}_{K+1})}\\ &<-(1-b_0)(1-x)+1-\tilde{\lambda}_{(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}+\mathbf{I}_{K+1})}+(1-b_0)(1-x)\\ &<0,\end{aligned}$$

其中，我们利用 $1-b_0=\sum_{i=1}^{K}b_i$ 推导出第二个不等式，并利用假设$\lambda_{(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}+\mathbf{I}_{K+1})}>1$ 得到最后一个不等式。由于这与假设矛盾，因此我们得出$\lambda_{(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}+\mathbf{I}_{K+1})}=1$，结论随之成立。

□

引理 3.4 表明，对角线 Γ 是一个吸引子流形，因此我们可以按照式 (2.16) 定义投影映射 $\boldsymbol{\Phi}: [0,1]^{K+1} \to \Gamma$。我们希望应用 Parsons 和 Rogers 的公式 (3.7) 和 (3.8) 来计算 Φ_0的一阶和二阶导数。为此，令 $\boldsymbol{u} \equiv \boldsymbol{u}(\boldsymbol{x}) \in \mathbb{R}^{K+1}$ 为与特征值 0 相对应的$\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}$ 的右特征向量。为简化计算，我们令

$$\boldsymbol{u} = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \\ 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}. \tag{3.16}$$

我们希望将 $\boldsymbol{v} \equiv \boldsymbol{v}(\boldsymbol{x})$ 取为与特征值 0 相关的 $\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}$ 的左特征向量（即 $\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^{*}\boldsymbol{v} = 0$），并满足 $\langle \boldsymbol{v}, \boldsymbol{u} \rangle = 1$。由此可得

$$\boldsymbol{v} = \frac{1}{(B(1-x)+1)} \begin{pmatrix} 1 \\ (1-b_0)(1-x) \\ \left(\sum_{i=2}^{K} b_i\right)(1-x) \\ \vdots \\ b_K(1-x) \end{pmatrix}, \tag{3.17}$$

其中，$B = \sum_{i=1}^{K} i b_i$ 按照惯例表示平均萌发时间。现在我们可以利用方程 (3.7) 计算 Φ_0 的一阶导数，并证明恒等式 (2.20)。

引理 3.5. 对于满足假设 *2.1* 的任意 $K \in \mathbb{N}$、$\mathbf{b} = (b_i)_{i=0}^{K}$ 以及 $\boldsymbol{x} \in \Gamma$，有

$$\frac{\partial \Phi_0}{\partial x_0}(\boldsymbol{x}) = \frac{1}{(B\ (1-x_0)\ +1)} \quad and \quad \frac{\partial \Phi_0}{\partial x_i}(\boldsymbol{x}) = \frac{\left(\sum_{j=i}^{K} b_j\right)(1-x_0)}{(B(1-x_0)+1)} \quad \forall i \in [\![K]\!].$$

证明。 由 (3.13) 可知，参数化曲线 $\boldsymbol{\gamma}$ 满足

$$\gamma'(x_0) = \mathbf{1} = (1,1,1,\ldots,1)^{*} \quad \text{and} \quad \gamma''(x_0) = 0,$$

因此

$$\sum_{l=0}^{K} v_l \gamma_l' \equiv 1.$$

将其代入 (3.7)（使用 (3.17)）即可完成证明。 □

现在我们转而讨论二阶导数的性质。由于我们的目标是推导一般 $K \in \mathbb{N}$（特别是 $K > 5$）的这些性质，因此采用上一节所述的 Lyapunov-Schmidt方法。首先注意到，由 $\boldsymbol{u}$ 张成的线性空间是 $\boldsymbol{x}$处的线性中心流形 $E_c \equiv E_c(\boldsymbol{x})$。根据 (3.9)，到 E_c 上的投影 $\mathcal{P}_c$ 由 $\mathcal{P}_c(\boldsymbol{y}) = \langle \boldsymbol{y}, \boldsymbol{v} \rangle \boldsymbol{u}$ 给出。将 $\mathcal{P}_c$ 表示为一个矩阵会很方便

$$\mathcal{P}_c = \frac{1}{(B(1-x)+1)} \begin{pmatrix} 1 & (1-b_0)(1-x) & \left(\sum_{i=2}^{K} b_i\right)(1-x) & \cdots & b_K(1-x) \\ 1 & (1-b_0)(1-x) & \left(\sum_{i=2}^{K} b_i\right)(1-x) & \cdots & b_K(1-x) \\ 1 & (1-b_0)(1-x) & \left(\sum_{i=2}^{K} b_i\right)(1-x) & \cdots & b_K(1-x) \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 1 & (1-b_0)(1-x) & \left(\sum_{i=2}^{K} b_i\right)(1-x) & \cdots & b_K(1-x) \end{pmatrix}. \tag{3.18}$$

为简化记号，对于所有 $j \in [\![K]\!]$，我们定义

$$B_j := B - \sum_{q=j}^{K} b_q. \tag{3.19}$$

由恒等式 (3.10) 可知，投影到线性稳定流形 E_s 上的投影矩阵 $\mathcal{P}_s$ 由$\mathcal{P}_s = \mathbf{I}_{K+1} - \mathcal{P}_c$给出。代入表达式 (3.18)，可得

$$
\begin{aligned}
&(B(1-x)+1)\mathcal{P}_s \\
&= \begin{pmatrix}
B(1-x) & -(1-b_0)(1-x) & -\left(\sum_{i=2}^K b_i\right)(1-x) & \cdots & -b_K(1-x) \\
-1 & B_1(1-x)+1 & -\left(\sum_{i=2}^K b_i\right)(1-x) & \cdots & -b_K(1-x) \\
-1 & -(1-b_0)(1-x) & B_2(1-x)+1 & \cdots & -b_K(1-x) \\
\vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\
-1 & -(1-b_0)(1-x) & -\left(\sum_{i=2}^K b_i\right)(1-x) & \cdots & B_K(1-x)+1
\end{pmatrix},
\end{aligned} \tag{3.20}
$$

具有转置$\mathcal{P}_s^*$

$$
\begin{aligned}
&(B(1-x)+1)\mathcal{P}_s^* \\
&= \begin{pmatrix}
B(1-x) & -1 & -1 & \cdots & -1 \\
-(1-b_0)(1-x) & B_1(1-x)+1 & -(1-b_0)(1-x) & \cdots & -(1-b_0)(1-x) \\
-\left(\sum_{i=2}^K b_i\right)(1-x) & -\left(\sum_{i=2}^K b_i\right)(1-x) & B_2(1-x)+1 & \cdots & -\left(\sum_{i=2}^K b_i\right)(1-x) \\
\vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\
-b_K(1-x) & -b_K(1-x) & -b_K(1-x) & \cdots & B_K(1-x)+1
\end{pmatrix}.
\end{aligned} \tag{3.21}
$$

设 $\boldsymbol{\Theta}$ 为描述非线性稳定流形 $\mathfrak{W}_s \equiv \mathfrak{W}_s(\boldsymbol{x})$曲率的矩阵。我们应用定理 3.2。特别地， $\boldsymbol{\Theta}$ 是满足$\boldsymbol{\Theta}\boldsymbol{u} = 0$的 $K+1$ 阶对称方阵。根据(3.16)中右特征向量 $\boldsymbol{u}$ 的定义以及 $\boldsymbol{\Theta}$ 为对称这一事实，最后一个条件可写为

$$
\begin{cases}
\theta_{00} + \theta_{01} + \theta_{02} + \cdots + \theta_{0K} &= 0 \\
\theta_{01} + \theta_{11} + \theta_{12} + \cdots + \theta_{1K} &= 0 \\
\theta_{02} + \theta_{12} + \theta_{22} + \cdots + \theta_{2K} &= 0 \\
\vdots & \vdots \ \ \vdots \\
\theta_{0K} + \theta_{1K} + \theta_{2K} + \cdots + \theta_{KK} &= 0
\end{cases}. \tag{3.22}
$$

此外， $\boldsymbol{\Theta}$ 满足半稳定李雅普诺夫方程

$$
\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^*\boldsymbol{\Theta} + \boldsymbol{\Theta}\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}} = \mathcal{P}_s^*\left(\sum_{i=0}^K v_i \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i)\right)\mathcal{P}_s. \tag{3.23}
$$

于是我们希望求解(3.23)和(3.22)。首先计算出现在(3.23)两边的各项。从左边开始，注意由 (3.14)，$\mathbf{F}$的雅可比矩阵的转置由下式给出

$$
\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^* = \begin{pmatrix}
-(1-b_0)(1-x) & 1 & 0 & \cdots & 0 \\
b_1(1-x) & -1 & 1 & \cdots & 0 \\
b_2(1-x) & 0 & -1 & \cdots & 0 \\
\vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\
b_K(1-x) & 0 & 0 & \cdots & -1
\end{pmatrix}. \tag{3.24}
$$

结合 (3.14) 与 (3.24)，对所有 $i, j \in [\![K]\!]$，我们有

$$
\begin{cases}
(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^*\boldsymbol{\Theta} + \boldsymbol{\Theta}\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}})_{00} &= -2(1-b_0)(1-x)\theta_{00} + 2\theta_{01}, \\
(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^*\boldsymbol{\Theta} + \boldsymbol{\Theta}\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}})_{0j} &= b_j(1-x)\theta_{00} + (-(1-b_0)(1-x)-1)\theta_{0j} + \mathbb{1}_{\{j<K\}}\theta_{0,(j+1)} + \theta_{1j}, \\
(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^*\boldsymbol{\Theta} + \boldsymbol{\Theta}\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}})_{ij} &= b_i(1-x)\theta_{0j} + b_j(1-x)\theta_{0i} - 2\theta_{ij} + \mathbb{1}_{\{i<K\}}\theta_{i+1,j} + \mathbb{1}_{\{j<K\}}\theta_{i,j+1}.
\end{cases} \tag{3.25}
$$

我们现在计算 (3.23) 的右端。注意到，由流 (2.12) 的定义，对所有 $i \in [\![K]\!]$，我们有 $\mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i) \equiv 0$。因此，我们得出

$$\mathcal{P}_s^* \left(\sum_{i=0}^{K} v_i \, \mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i) \right) \mathcal{P}_s = v_0 \mathcal{P}_s^* \, \mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_0) \mathcal{P}_s.$$

回顾 (2.12) 中$\mathbf{F}$ 的定义，我们可以计算 F_0 在 Γ上的二阶导数，从而得到对所有 $\boldsymbol{x} = (x, \ldots, x) \in \Gamma$,

$$\begin{cases} \dfrac{\partial^2 F_0}{\partial x_0^2}(\boldsymbol{x}) &= \quad 2(1-b_0) - 2(1-b_0)^2(1-x), \\ \dfrac{\partial^2 F_0}{\partial x_0 \partial x_j}(\boldsymbol{x}) = 2b_j(1-b_0)(1-x) - b_j & \forall j \in [\![K]\!], \\ \dfrac{\partial^2 F_0}{\partial x_i \partial x_j}(\boldsymbol{x}) = & -2b_i b_j (1-x) \quad \forall i, j \in [\![K]\!]. \end{cases} \tag{3.26}$$

将 $\mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_0)$ 分解如下会很方便:

$$\mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_0) = \mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(G_0) + 2(1-x)\Delta, \tag{3.27}$$

其中

$$\mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(G_0) := \begin{pmatrix} 2(1-b_0) & -b_1 & -b_2 & \cdots & -b_K \\ -b_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ -b_2 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -b_K & 0 & 0 & \cdots & 0 \end{pmatrix}, \tag{3.28}$$

and

$$\Delta := \begin{pmatrix} -(1-b_0)^2 & b_1(1-b_0) & b_2(1-b_0) & \cdots & b_K(1-b_0) \\ b_1(1-b_0) & -b_1^2 & -b_1 b_2 & \cdots & -b_1 b_K \\ b_2(1-b_0) & -b_1 b_2 & -b_2^2 & \cdots & -b_2 b_K \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ b_K(1-b_0) & -b_1 b_K & -b_2 b_K & \cdots & -b_K^2 \end{pmatrix}. \tag{3.29}$$

由 (3.28) 可知，$\mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(G_0)$ 是 (2.24) 中给出的函数 $G_0 : [0,1]^{K+1} \to \mathbb{R}$ 的海森矩阵。由于李雅普诺夫方程是线性的，只需找到满足方程 (3.22) 和 (3.23) 的对称矩阵 $\boldsymbol{\Theta}^G$和 $\boldsymbol{\Theta}^{\Delta}$；在最后一个方程中，我们分别用 $\mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(G_0)$ 和 $2(1-x)\Delta$ 替换 $\mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_0)$。目前没有直接的方法可以求解对任意 $K \in \mathbb{N}$ 都成立的线性方程组。一种可行的策略是先求解较小 K 值时的线性系统，以此对解的形式获得一些直观认识，然后直接证明候选解满足该线性系统。如果解具有唯一性（我们的情形正是如此），那么在适用时，这种策略可以让我们严格地确定该系统的解。我们将采用这一策略来计算 $\boldsymbol{\Theta}^G$。

引理 3.6. 对于任意满足方程 (2.1) 的 $K \in \mathbb{N}$ 和 $\mathbf{b} = (b_i)_{i=0}^K$，对称矩阵$\boldsymbol{\Theta}^G := (\theta_{ij}^G)_{i,j \in [\![K]\!]_0}$具有如下性质：对于任意 $i, j \in [\![K]\!]$，以下公式成立

$$\theta_{00}^G = -\frac{B^2(1-x)}{(B(1-x)+1)^3}, \; \theta_{0i}^G = \frac{B\left(\sum_{l=i}^K b_l\right)(1-x)}{(B(1-x)+1)^3} \quad \textit{and } \theta_{ij}^G = -\frac{\left(\sum_{l=i}^K b_l\right)\left(\sum_{q=j}^K b_q\right)(1-x)}{(B(1-x)+1)^3}.$$

证明. 我们直接将给定的表达式代入方程 (3.22) 和 (3.23)。首先，由于我们可以写成

$$B=\sum_{i=1}^{K} ib_i=\sum_{i=1}^{K}\sum_{l=i}^{K} b_l,$$

由此立即得到 $\boldsymbol{\Theta}^G\boldsymbol{u}=0$。我们必须检查它是否也满足 (3.23)。代入 (3.25)，可得对所有 $i,\ j\in[\![K]\!]$,

$$\begin{aligned}
\left(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^{*}\boldsymbol{\Theta}^G+\boldsymbol{\Theta}^G\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}\right)_{00}&=\frac{2B(1-b_0)(1-x)}{(B(1-x)+1)^2},\\
\left(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^{*}\boldsymbol{\Theta}^G+\boldsymbol{\Theta}^G\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}\right)_{0j}&=-\frac{\left(Bb_j+(1-b_0)\left(\sum_{q=j}^{K} b_q\right)\right)(1-x)}{(B(1-x)+1)^2},\\
\left(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^{*}\boldsymbol{\Theta}^G+\boldsymbol{\Theta}^G\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}\right)_{ij}&=\frac{\left(b_i\left(\sum_{l=j}^{K} b_l\right)+b_j\left(\sum_{l=i}^{K} b_l\right)\right)(1-x)}{(B(1-x)+1)^2}.
\end{aligned}\tag{3.30}$$

为完成证明，我们计算 $v_0\mathcal{P}_s^*$海森矩阵$_{\boldsymbol{x}}(G_0)\mathcal{P}_s$ 的各项。我们先计算v_0 海森矩阵$_{\boldsymbol{x}}(G_0)\mathcal{P}_s$。注意，结合 (3.17)、(3.20)、(3.28) 以及 $\sum_{j=1}^{K} b_j=1-b_0$ 这一事实，可得

$$\begin{aligned}
\left(v_0\,\mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(G_0)\mathcal{P}_s\right)_{00}&=\frac{1}{(B(1-x)+1)^2}\left(B(1-x)\frac{\partial^2 G_0}{\partial x_0^2}(\boldsymbol{x})-\sum_{j=1}^{K}\frac{\partial^2 G_0}{\partial x_0\partial x_j}(\boldsymbol{x})\right)\\
&=\frac{2B(1-b_0)(1-x)+(1-b_0)}{(B(1-x)+1)^2}\\
&=\frac{(1-b_0)(2B(1-x)+1)}{(B(1-x)+1)^2}.
\end{aligned}\tag{3.31}$$

此外，对所有 $j\in[\![K]\!]$，我们有

$$\begin{aligned}
&\left(v_0\,\mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(G_0)\mathcal{P}_s\right)_{0j}\\
&=\frac{1}{(B(1-x)+1)^2}\left[-\left(\sum_{q=j}^{K} b_q\right)(1-x)\left(\sum_{\substack{l=0,\\ l\neq j}}^{K}\frac{\partial^2 G_0}{\partial x_0\partial x_l}\right)+(B_j(1-x)+1)\frac{\partial^2 G_0}{\partial x_0\partial x_j}\right]\\
&=-\left(\frac{(1-b_0)\left(\sum_{q=j}^{K} b_q\right)(1-x)+(B(1-x)+1)b_j}{(B(1-x)+1)^2}\right),
\end{aligned}\tag{3.32}$$

其中，第二个等号用到了由 (3.19) 可知的 $B_j=B-\sum_{q=j}^{K} b_q$。根据 (3.20) 中给出的$\mathcal{P}_s$ 的定义以及海森矩阵的计算结果 (3.28)，对所有 $i\in[\![K]\!]$，我们还有

$$\begin{aligned}
\left(v_0\,\mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(G_0)\mathcal{P}_s\right)_{i0}&=\frac{1}{(B(1-x)+1)^2}\left(B(1-x)\frac{\partial^2 G_0}{\partial x_0\partial x_i}(\boldsymbol{x})-\sum_{j=1}^{K}\frac{\partial^2 G_0}{\partial x_j\partial x_i}\right)\\
&=\frac{-Bb_i(1-x)}{(B(1-x)+1)^2}.
\end{aligned}\tag{3.33}$$

回到 $v_0\,\mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(G_0)\mathcal{P}_s$ 的计算，对于所有 $i,\ j\in[\![K]\!]$，由于 $\frac{\partial^2 G_0}{\partial x_i\partial x_j}\equiv 0$ ——

对于 $i,\ j \in [\![K]\!]$,

$$\begin{aligned}\Big(v_0 \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(G_0)\mathcal{P}_s\Big)_{ij} &= v_0 \frac{\partial^2 G_0}{\partial x_i \partial x_0}(\boldsymbol{x})(\mathcal{P}_s)_{0j} + v_0 \frac{\partial^2 G_0}{\partial x_i \partial x_j}(\boldsymbol{x})(\mathcal{P}_s)_{jj} + v_0 \sum_{\substack{l=1,\\ l\neq j}}^{K} \frac{\partial^2 G_0}{\partial x_i \partial x_l}(\mathcal{P}_s)_{lj} \\ &= \frac{b_i\Big(\sum_{q=j}^{K} b_q\Big)(1-x)}{(B(1-x)+1)^2}.\end{aligned} \tag{3.34}$$

现在我们计算 $v_0\mathcal{P}_s^* \mathbf{Hess}_{\boldsymbol{x}}(G_0)\mathcal{P}_s$。利用 $\mathcal{P}_s^*$ 的表达式 (3.21) 以及恒等式 (3.31)、(3.33) 和 (3.30)，可得

$$\begin{aligned}\Big(v_0\mathcal{P}_s^* \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(G_0)\mathcal{P}_s\Big)_{00} &= \frac{B(1-x)\Big(v_0 \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(G_0)\mathcal{P}_s\Big)_{00} - \sum_{i=1}^{K}\Big(v_0 \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(G_0)\mathcal{P}_s\Big)_{i0}}{(B(1-x)+1)} \\ &= \frac{2B(1-b_0)(1-x)}{(B(1-x)+1)^2} \\ &= \Big(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^*\boldsymbol{\Theta}^G + \boldsymbol{\Theta}^G\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}\Big)_{00},\end{aligned}$$

这正是所需的结果。此外，根据恒等式 (3.21)、(3.32)、(3.34) 和 (3.30)，我们得出，对于任意 $j \in [\![K]\!]$,

$$\begin{aligned}\Big(v_0\mathcal{P}_s^* \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(G_0)\mathcal{P}_s\Big)_{0j} &= \frac{B(1-x)\Big(v_0 \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(G_0)\mathcal{P}_s\Big)_{0j} - \sum_{i=1}^{K}\Big(v_0 \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(G_0)\mathcal{P}_s\Big)_{ij}}{(B(1-x)+1)} \\ &= -\frac{\Big(Bb_j + (1-b_0)\Big(\sum_{q=j}^{K} b_q\Big)\Big)(1-x)}{(B(1-x)+1)^2} \\ &= \Big(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^*\boldsymbol{\Theta}^G + \boldsymbol{\Theta}^G\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}\Big)_{0j}.\end{aligned}$$

接下来只需计算矩阵中不属于第一行的项。根据恒等式 (3.30)、(3.21)、(3.32) 和 (3.34)，对于 $i,\ j \in [\![K]\!]$，我们有

$$\begin{aligned}&\Big(v_0\mathcal{P}_s^* \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_0)\mathcal{P}_s\Big)_{ij} \\ &= \Big(\mathcal{P}_s^*\Big)_{i0}\Big(v_0 \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(G_0)\mathcal{P}_s\Big)_{0j} + \Big(\mathcal{P}_s^*\Big)_{ii}\Big(v_0 \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(G_0)\mathcal{P}_s\Big)_{ij} + \sum_{\substack{r=1,\\ r\neq i}}^{K}\Big(\mathcal{P}_s^*\Big)_{ir}\Big(v_0 \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(G_0)\mathcal{P}_s\Big)_{rj} \\ &= \frac{\Big(\sum_{l=i}^{K} b_l\Big)\Big(\sum_{q=j}^{K} b_q\Big)(1-b_0)(1-x)^2 + b_j\Big(\sum_{l=i}^{K} b_l\Big)(1-x)(B(1-x)+1)}{(B(1-x)+1)^3} \\ &\quad + \frac{b_i\Big(\sum_{q=j}^{K} b_q\Big)(1-x)(B_i(1-x)+1) - \Big(\sum_{l=i}^{K} b_l\Big)\Big(\sum_{q=j}^{K} b_q\Big)\Big(\sum_{r=1,\, r\neq i}^{K} b_r\Big)(1-x)^2}{(B(1-x)+1)^3} \\ &= \frac{\Big(b_i\Big(\sum_{l=j}^{K} b_l\Big) + b_j\Big(\sum_{l=i}^{K} b_l\Big)\Big)(1-x)}{(B(1-x)+1)^2} \\ &= \Big(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^*\boldsymbol{\Theta}^G + \boldsymbol{\Theta}^G\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}\Big)_{ij},\end{aligned}$$

其中在第三个等式中，我们用了 $B_i := B - \sum_{l=i}^{K} b_l$ 和 $\sum_{r=1,\ r\neq i}^{K} b_r = 1 - b_0 - b_i$。由于所有项都相同，我们得出 $\boldsymbol{\Theta}^G$ 确实是所需的矩阵。 □

接下来需要分析 $\boldsymbol{\Theta}^{\Delta}$。遗憾的是，我们尚未能推导出一个适用于任意 $K \in \mathbb{N}$的一般公式。显然，如果我们心中有某个特定的 K 值，那么我们的方法可以计算出该特定情形下的 $\boldsymbol{\Theta}^{\Delta}$ 。不过，我们希望推导出系统的性质，使其对至少一大类可能的 K值都成立。随后，我们将利用定理 3.3 得到 $\boldsymbol{\Theta}$的一些定性行为。为实施这一策略，我们注意到，根据 (3.29)， Δ 是一个满足 $\Delta \boldsymbol{u} = 0$的实对称矩阵。因此，$\mathcal{P}_s^* \Delta \mathcal{P}_s = \Delta$。这一观察简化了我们的分析。

引理 3.7. 设 Δ为由(3.29)给出的方阵。则对任意固定的 $K \in \mathbb{N}$， Δ 的特征多项式由下式给出

$$p_{\Delta}(\lambda) = (-1)^{K+1} \lambda^K \left(\lambda + (1 - b_0)^2 + \sum_{i=1}^{K} b_i^2 \right).$$

特别地， Δ 是负半定的。

证明. 用 Δ的主子式来表示特征多项式是方便的。回顾： Δ的子矩阵$\mathbf{M}$称为 n阶主子矩阵，如果存在$0 \leq i_1 < i_2 < \ldots < i_n \leq K$ 使得

$$\mathbf{M} = \begin{pmatrix} \Delta_{i_1 i_1} & \Delta_{i_1 i_2} & \cdots & \Delta_{i_1 i_n} \\ \Delta_{i_1 i_2} & \Delta_{i_2 i_2} & \cdots & \Delta_{i_2 i_n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \Delta_{i_1 i_n} & \Delta_{i_2 i_n} & \cdots & \Delta_{i_n i_n} \end{pmatrix}.$$

用 c_i 表示 Δ的 i 阶主子矩阵的行列式之和，则可将 Δ的特征多项式表示为（例如参见 [17, 定理 4.3.1]）

$$p_{\Delta}(\lambda) = (-1)^{K+1} \lambda^{K+1} + \sum_{i=0}^{K} (-1)^i \lambda^i c_{K+1-i}. \tag{3.35}$$

为证明我们的断言，只需计算这些子式之和。对于 $i = K$，我们有$c_1 = \mathrm{tr}(\Delta) = -(1 - b_0)^2 - \sum_{i=1}^{K} b_i^2$。现在我们断言，对 $i > 1$有 $c_i = 0$。事实上，我们将验证 Δ 的任意阶数高于1的主子矩阵的行列式为零。的确，对 $i \in [\![K]\!]$记 $\delta_0 = (1 - b_0)$与 $\delta_i = -b_i$，由(3.29)中 Δ 的定义， Δ 的任意 n 阶主子式$\mathbf{M}$ 的行列式可写为

$$\det(\mathbf{M}) = (-1)^n \begin{vmatrix} \delta_{i_1}\delta_{i_1} & \delta_{i_1}\delta_{i_2} & \cdots & \delta_{i_1}\delta_{i_n} \\ \delta_{i_1}\delta_{i_2} & \delta_{i_2}\delta_{i_2} & \cdots & \delta_{i_2}\delta_{i_n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \delta_{i_1}\delta_{i_n} & \delta_{i_2}\delta_{i_n} & \cdots & \delta_{i_n}\delta_{i_n} \end{vmatrix} = 0,$$

因为这些行线性相关。由此，根据 (3.35)，我们的结论成立。这意味着Δ 的特征值 0 的代数重数为 K，且有一个负特征值，等于$-\left((1 - b_0)^2 + \sum_{i=1}^{K} b_i^2\right)$。特别地， Δ是负半定的，由此完成证明。

□

现在我们可以证明命题 2.4。

命题 *2.4* 的证明。根据 Parsons 和 Rogers 的公式 (3.8)，对于任意 $i, j \in [\![K]\!]_0$，我们有

$$\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_i \partial x_j}(\boldsymbol{x}) = \frac{1}{\sum_{l=0}^{K} v_l \gamma_l'} \left(v_i' \frac{\partial \Phi_0}{\partial x_j} + v_j' \frac{\partial \Phi_0}{\partial x_i} - \theta_{ij}^{G} - \theta_{ij}^{\Delta} \right).$$

由式 (3.17) 中左特征向量 v 的表达式，以及对角线 Γ的曲率为零这一事实，我们有 $\sum_{l=0}^{K} v_l\gamma'_l = 1$、 $\sum_{l=0}^{K} v'_l\gamma'_l = 0$ 和 $\boldsymbol{\gamma}'' = 0$。对 $\boldsymbol{v}$ 关于x_0求导，并回顾引理 3.5 中的一阶导数公式，再应用引理 3.6，可得

$$\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_0^2}(\boldsymbol{x}) = \frac{B(B(1-x)+2)}{(B(1-x)+1)^3} - \theta_{00}^{\Delta}, \tag{3.36}$$

而对于 $i \in [\![K]\!]$,

$$\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_0 \partial x_i}(\boldsymbol{x}) = -\frac{\sum_{l=i}^{K} b_l}{(B(1-x)+1)^3} - \theta_{0i}^{\Delta}, \tag{3.37}$$

最后对于 $i,\ j \in [\![K]\!]$,

$$\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_i \partial x_j}(\boldsymbol{x}) = -\frac{\left(\sum_{l=i}^{K} b_l\right)\left(\sum_{q=j}^{K} b_q\right)(1-x)}{(B(1-x)+1)^3} - \theta_{ij}^{\Delta}. \tag{3.38}$$

现在，由引理 3.7， Δ 是负半定的，因此命题 3.3 意味着 $\boldsymbol{\Theta}^{\Delta}$ 是半正定的。特别地， $\boldsymbol{\Theta}^{\Delta}$ 的对角线项是非负的，因此由 (3.36)，我们得出

$$\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_0^2}(\boldsymbol{x}) \leq \frac{B(B(1-x)+2)}{(B(1-x)+1)^3} \ \forall\, x \in [0,1].$$

此外，当 $x = 1$ 时，(3.27) 中 $\mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_0)$ 的分解给出 $\mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_0) = \mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(G_0)$。因此,

$$\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_0^2}(\mathbf{1}) = 2B.$$

接下来还需验证单调性。为此，注意到对于 $x \in [0,1]$ ，

$$\frac{d}{dx}\left(\frac{B(B(1-x)+2)}{(B(1-x)+1)^3}\right) = \frac{B^2(2B(1-x)+5)}{(B(1-x)+1)^4} > 0,$$

每当 $b_0 < 1$ （见 (2.3)）时。此外，由引理 3.7 可知，函数 $x \mapsto \frac{(1-x)}{(B(1-x)+1)}$ 关于 $[0,1]$, 递减，因此对任意 $0 \leq x \leq \tilde{x} \leq 1$,

$$\frac{(1-x)}{(B(1-x)+1)}\Delta \preceq \frac{(1-\tilde{x})}{(B(1-\tilde{x})+1)}\Delta,$$

由此可知（根据命题 3.3），函数 $x \mapsto \theta_{00}^{\Delta}(x)$ 在 $[0,1]$上单调不增。由 (3.36) 可得，函数 $x \mapsto \frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_0^2}(x, x, \ldots, x)$ 在 $[0,1]$ 上严格递增，正如所要求的，证明完毕。

□

4 分枝阶段的分析

本节给出定理 2.1 的（相当标准的）证明，该定理涉及恒定环境下 Wright-Fisher模型的多类型分枝过程近似；只要成熟突变型植物在种群中所占比例可忽略，该近似便成立。回顾第 2.1 节，$(Z_0(t))_{t\in\mathbb{N}_0}$ 表示种群中的成熟突变个体数，而过程 $\mathbf{M}\ \mathbf{Z}$ 的均值矩阵（该过程还记录种子库中种子的数量及其萌发所需时间）由 (2.5) 给出。

由于$\mathbf{M}$ 的所有元素均为非负数，根据 Perron-Frobenius 定理，$\mathbf{M}$ 具有一个严格为正的最大特征值 $\lambda_{\mathbf{M}}$ ，且所有其他特征值的模均严格小于 $\lambda_{\mathbf{M}}$。为确认分枝过程$\mathbf{Z}$ 是临界的，我们计算 $\lambda_{\mathbf{M}}$ 的值（见 [3, 第 V.7]节）。

引理 4.1。对于任意 $K \in \mathbf{N}$ 和$\mathbf{b} = (b_i)_{i=0}^K$，$\mathbf{M}$ 的 *Perron-Frobenius* 特征值 $\lambda_{\mathbf{M}}$ 等于1，即多类型分枝过程$\mathbf{Z}$ 是临界的。

证明。只需注意，矩阵$\mathbf{M}$ 与矩阵$\mathcal{J}\mathbf{F_0} + \mathbf{I}_{K+1}$ 具有相同的特征多项式；该矩阵出现在引理 3.4 的证明中，而我们已经证明了 $\lambda_{\mathbf{M}} = 1$，正如所要求的。

□

由于$\mathbf{Z}$ 是一个临界多类型分枝过程，我们可以应用 Mullikin [44]的结果来理解其渐近行为。为此，我们必须求出均值矩阵$\mathbf{M}$对应于特征值 1 的右特征向量和左特征向量$\boldsymbol{u}$ 和 $\boldsymbol{v}$，并将其归一化，使得$\langle \boldsymbol{u}, \mathbf{1} \rangle = \langle \boldsymbol{u}, \boldsymbol{v} \rangle = 1$。根据 (2.5),

$$\boldsymbol{u} = \frac{1}{(M+K)} \begin{pmatrix} M \\ 1 \\ 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix} \quad \text{and} \quad \boldsymbol{v} = \frac{(M+K)}{M(B+1)} \begin{pmatrix} 1 \\ M(1-b_0) \\ M\Big(\sum_{i=2}^K b_i\Big) \\ \vdots \\ Mb_K \end{pmatrix}. \tag{4.1}$$

特别地,

$$u_0 v_0 = \frac{1}{(B+1)}, \tag{4.2}$$

其中，B 是种子库的平均萌发时间。

定理 *2.1* 的证明。设 $Z_j^{(i)}$ 为一个粒子分枝产生的类型为 i的粒子数，且这些粒子的类型为 j。对于任意 $l \in [\![K]\!]_0$，令

$$q^{(l)}(i,j) := \mathbb{E}\left[Z_i^{(l)} Z_j^{(l)} - \delta_{ij} Z_i^{(l)} \right],$$

其中 δ_{ij} 表示克罗内克δ。通过直接计算，并回想每个 0 型粒子会产生 Poiss(b_0) 个 0 型后代和 Poiss(Mb_i) 个 i 型后代（ $i \in [\![K]\!]$），且每颗未成熟种子在一次“分枝”事件中至多产生一个后代，我们得出

$$\begin{cases} q^{(0)}(0,0) &= b_0^2, \\ q^{(0)}(0,j) &= Mb_0 b_j \quad \forall\, j \in [\![K]\!], \\ q^{(0)}(i,j) &= M^2 b_i b_j \quad \forall\, i,j \in [\![K]\!], \\ q^{(l)}(i,j) &= 0 \qquad \forall\, l \in [\![K]\!] \text{ and } \forall\, i,j \in [\![K]\!]_0. \end{cases}$$

对于 $l \in [\![K]\!]_0$ 和 $\boldsymbol{w} \in \mathbb{R}^{K+1}$，我们定义二次型

$$Q^{(l)}(\boldsymbol{w}) := \frac{1}{2} \sum_{i=0}^K \sum_{j=0}^K w_i q^{(l)}(i,j) w_j.$$

对于任意 $\boldsymbol{w} \in \mathbb{R}^{K+1}$，令 $\mathbf{Q}(\boldsymbol{w}) \in \mathbb{R}^{K+1}$ 由 $\mathbf{Q}(\boldsymbol{w}) := (Q^{(0)}(\boldsymbol{w}), \cdots Q^{(K)}(\boldsymbol{w}))$ 给出。然后，通过显式计算 $\mathbf{Q}$，我们得出对于 $\boldsymbol{w} \in \mathbb{R}^{K+1}$，有

$$Q^{(0)}(\boldsymbol{w}) = \frac{M^2}{2} \sum_{i=1}^K \sum_{j=1} b_i b_j w_i w_j + M b_0 w_0 \sum_{j=1}^K b_j w_j + \frac{b_0^2 w_0^2}{2},$$

以及 $Q^{(l)}(\boldsymbol{w}) = 0$ 对于 $l \in [\![K]\!]$。对于特殊情形 $\boldsymbol{w} = \boldsymbol{u}$，其中 $\boldsymbol{u}$ 是$\mathbf{M}$的右 Frobenius 特征向量，由 (4.1) 可得

$$Q^{(0)}(\boldsymbol{u}) = \frac{u_0^2}{2}. \tag{4.3}$$

设$\mathbf{e}_i$ 为 $\mathbb{R}^{K+1}$ 中的向量，其第 i 个位置的坐标为 1，其余位置为 0。然后，利用 Mullikin [44], 的结果，若分枝过程$\mathbf{Z}$ 从一株成熟突变植物开始，即若 $Z_0 =\mathbf{e}_0,$ ，则有

$$\lim_{t\to\infty} t\mathbb{P}_{\mathbf{e}_0}\left(\mathbf{Z}(t)\neq 0\right)=\frac{\langle \mathbf{e}_0,\boldsymbol{u}\rangle}{\langle \boldsymbol{v},\mathbf{Q}(\boldsymbol{u})\rangle}=\frac{u_0}{v_0Q^{(0)}(\boldsymbol{u})}=\frac{2}{u_0v_0}=2(B+1),$$

其中，照例， B 是种子库的平均萌发时间，我们代入了表达式 (4.3) 和 (4.2)。此外，利用 $[44,$ 定理 $9],$ ，对于任意 $y\geq 0,$

$$\begin{aligned}\lim_{t\to\infty}\mathbb{P}_{\mathbf{e}_0}\left(\frac{Z_0(t)}{t}\geq y\,\middle|\,\mathbf{Z}(t)\neq 0\right)&=1-\exp\left(\frac{y}{\langle \mathbf{e}_0,\boldsymbol{v}\rangle\cdot\langle \mathbf{Q}(\boldsymbol{u}),\boldsymbol{v}\rangle}\right)\\&=1-\exp\left(-2y(B+1)^2\right),\end{aligned}$$

其中 我们利用方程 (4.3) 和 (4.2) 得到了最后一个等式。因此，我们的断言成立 . □

现在我们继续证明引理 2.2。

引理 *2.2* 的证明。由于 $\psi_B(0) = 0$，根据 (2.8)，为了计算$\psi_B(y)$的显式公式，只需注意到对于任意 $y\in[0,1)$，我们有

$$(B+1)(1-\exp(-2\psi_B(y)(B+1)^2))=1-\exp(-2y),$$

这意味着 $\psi_B(y)$ 必须由下式给出

$$\psi_B(y)=\frac{1}{2(B+1)^2}\log\left(\frac{B+1}{B+e^{-2y}}\right).$$

对 B求导,

$$\frac{\partial}{\partial B}\psi_B(y)=-\frac{1}{(B+1)^3}\log\left(\frac{B+1}{B+e^{-2y}}\right)-\frac{(1-e^{-2y})}{2(B+1)^3(B+e^{-2y})}<0\,\forall(B,y)\in[0,\infty)\times[0,1),\tag{4.4}$$

由此证明了引理 2.2 的性质 (i)。为证明性质 (ii)，我们注意到

$$\frac{\partial}{\partial y}\psi_B(y)=\frac{e^{-2y}}{(B+1)^2(B+e^{-2y})}>0,\qquad\forall(B,y)\in[0,\infty)\times[0,1),$$

证明至此完成。 □

5 扩散阶段的分析

本节转而证明关于扩散阶段的结果。出于教学考虑，我们将根据所考虑的环境类型对这些证明进行分类。

5.1 恒定环境中的扩散过程

本节旨在证明定理 2.3，该定理涉及第 2.1 节所述恒定环境中的 Wright-Fisher 模型的弱收敛；并证明定理 2.5，该定理涉及突变体的固定概率。我们先证明定理 2.3。尽管该定理可以视为缓慢变化的环境中相应结果的一个特例，但先在这一情形下给出证明，会更容易理解。

回顾一下，离散过程由向量值过程表示

$$(\boldsymbol{X}^N(t))_{t\in\mathbf{N}_0}=(X_0^N(t),X_1^N(t),\ldots,X_K^N(t))_{t\in\mathbb{N}_0},$$

其中，$X_i^N(t)$表示第 $t-i$世代中存活的突变个体数量。如第 2.1.2 节所述，我们考虑式（2.9）中定义的缩放向量值过程（$\boldsymbol{x}^N(t))_{t\geq 0}$ 。我们的目标是以一种能够应用第 3.1 节所述 Katzenberger 的结果的方式，写出（$\boldsymbol{x}^N(t))_{t\geq 0}$ 的动力学。我们将紧密遵循 Katzenberger 在 [36, 第 8] 节中提出的思路。

注意，根据构造，对于所有$N\in\mathbb{N}$，过程 $(\boldsymbol{x}^N(t))_{t\geq 0}$的样本路径都属于 $[0,1]^{K+1}$。对于每个 $N\in\mathbb{N}$，令 $\left\{\zeta^{N,\ \tau}_{\cdot,\ j}\mid \tau\in\mathbb{N}_0,\ \ j\in\mathbb{N}\right\}$ 为一组独立同分布随机变量，其取值属于从 $[0,1]^{K+1}$ 到{0, 1}的可测函数空间，并且对于所有 $\boldsymbol{x}\in[0,1]^{K+1}$，

$$\mathbb{E}\left[\zeta_j^{N,\tau}(\boldsymbol{x})\right]=\frac{\sum_{i=0}^K b_i x_i}{(1-x_0)+\sum_{i=0}^K b_i x_i}. \tag{5.1}$$

固定 $N\in\mathbb{N}$、 $\tau\in\mathbb{N}_0$和 $j\in[N]$时，在给定 $\boldsymbol{x}^N(\tau)$的条件下， $\zeta^{N,\ \tau}_{\cdot,\ j}(\boldsymbol{x}^N(\tau))$是一个伯努利随机变量；若第 $\tau+1$ 世代的第 j个个体是突变体，则其取值为 1。因此，对于任意 $N\in\mathbb{N}$ 和 $\tau\in\mathbb{N}_0$，我们可以将 $X_0^N(\tau+1)$写成

$$X_0^N(\tau+1)=\sum_{j=1}^N \zeta_j^{N,\tau}\left(\frac{\boldsymbol{X}^N(\tau)}{N}\right).$$

为了刻画该系统的波动，对每个 $N\in\mathbb{N}$，令 $\left\{\theta^{N,\tau}\mid\tau\in\mathbb{N}_0\right\}$ 为一组取值于从 $[0,1]^{K+1}$ 到 $\mathbb{R}$的可测函数空间的独立同分布随机变量，由下式给出

$$\theta^{N,\tau}(\boldsymbol{x}):=\frac{1}{\sqrt{N}}\sum_{j=1}^N\left(\zeta_j^{N,\tau}(\boldsymbol{x})-\frac{\sum_{i=0}^K b_i x_i}{(1-x_0)+\sum_{i=0}^K b_i x_i}\right). \tag{5.2}$$

回顾（2.12）中定义的映射$\mathbf{F}$ ： $[0,1]^{K+1}\to\mathbb{R}^{K+1}$ 。现在我们将借助 θ^N 与映射$\mathbf{F}$来描述 x_0^N 的动力学。根据（2.9）中对$(\boldsymbol{x}^N(t))_{t\geq 0}$ 的定义，对所有$T\in\mathbb{R}_+$，我们有

$$\begin{aligned} x_0^N(T)&=x_0^N(0)+\sum_{t=0}^{\lfloor NT\rfloor-1}\left(\left(\frac{1}{N}\sum_{j=1}^N\zeta_j^{N,t}(\boldsymbol{x}^N(t/N))\right)-x_0^N(t/N)\right)\\ &=x_0^N(0)+M_0^N(T)+\int_0^T F_0(\boldsymbol{x}^N)\,d\lfloor Nt\rfloor, \end{aligned} \tag{5.3}$$

其中右连续且有左极限过程$(M_0^N(t))_{t\in\mathbb{R}_+}$ 由下式给出：对所有 $N\in\mathbb{N}$ 以及所有 $T\in\mathbb{R}_+$,

$$M_0^N(T):=\frac{1}{\sqrt{N}}\sum_{t=0}^{\lfloor NT\rfloor-1}\theta^{N,t}(\boldsymbol{x}^N(t/N))=\int_0^{\lfloor NT\rfloor-1}\frac{1}{\sqrt{N}}\,d\theta^{N,t}(\boldsymbol{x}^N(t/N)). \tag{5.4}$$

直观而言， M_0^N对应于每一世代中由遗传类型随机抽样所产生的鞅项，而 F_0 的积分对应于大漂移，该大漂移将迫使该过程在极限中的样本路径落在$(K+1)$维超立方体 $[0,1]^{K+1}$的对角线 Γ 上。此外还可注意到，由于 $X_i^N(t):=X_0^N(t-i)$，对所有 $i\in[\![K]\!]$以及所有 $T\in\mathbb{R}_+$，我们可以写成

$$x_i^N(t)=x_i^N(0)+\int_0^t F_i(\boldsymbol{x}^N)\,d\lfloor N\tau\rfloor. \tag{5.5}$$

如第 3.1 节所述，为了证明所需的收敛性，我们必须验证两个条件：映射 $\mathbf{F}$ 是（充分）渐近稳定的（即 $\mathbf{F}$满足假设 3），且 M_0^N具有足够良好的性质（即 M_0^N必须满足假设 4）。根据在第 3.4 节证明的引理 3.4，映射 $\mathbf{F}$ 满足假设 3，而 $(K+1)$ 维超立方体的对角线 Γ 是一个吸引子流形。因此，接下来只需证明 M_0^N满足假设 4。由于我们需要反复证明纯不连续鞅的函数的一致可积性，下面给出一个引理，其条件在我们的情形下很容易验证。

引理 5.1. 设 $\left((M^N(t))_{t\geq 0}\right)_{N\in\mathbb{N}}$为一列实值、右连续且有左极限的鞅，并满足以下条件：

(i) 对每个 $N\in\mathbb{N}$，$(M^N(t))_{t\geq 0}$ 的跳跃只能发生在时刻 $\{jN^{-1}\colon j\in\mathbb{N}_0\}$，即

$$|M^N(t)-M^N(t-)|>0\Rightarrow t\in\{jN^{-1}\colon j\in\mathbb{N}_0\}.$$

(ii) 对任意 $T\in[0,\infty)$，存在 $C_{T,1},C_{T,2}>0$，使得以下关系对每个 $N\in\mathbb{N}$ 几乎处处成立

$$\langle M^N\rangle(T)\leq C_{T,1}\quad and\quad \sup_{t\in[0,T]}|M^N(t+1/N)-M^N(t)|\leq C_{T,2}.$$

那么，对任意 $T\in[0,\infty)$，随机变量序列 $\left((M^N(T))^2\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 和 $\left(\left[M^N\right](T)\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 都是一致可积的。

引理 5.1 的证明是标准的，我们将其推迟到第 6.3 节。

引理 5.2. 对所有 $N\in\mathbb{N}$，过程 M_0^N 是平方可积鞅。此外，对所有 $T\in\mathbb{R}_+$，随机变量序列 $\left(\left[M_0^N\right](T)\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 和 $\left((M_0^N(T))^2\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 都是一致可积的。

证明。 由 (5.2)，对于每个 $N\in\mathbb{N}$, $\left\{\theta^{N,\tau}\,|\,\tau\in\mathbb{N}_0\right\}$ 都是均值为 0 的独立同分布随机变量集合，因此 M_0^N是相对于过程 $\{\mathcal{F}_T^N\}_{T\geq 0}$的自然滤过的鞅，该自然滤过由 $\mathcal{F}_T^N:=\sigma(\boldsymbol{x}^N(t)\colon\ t\leq T)$给出。事实上，对于任意 $0\leq t_1\leq t_2-\frac{1}{N}$，由塔式性质可得

$$\mathbb{E}\left[\theta^{N,t_2}(\boldsymbol{x}^N(t_2))\,\middle|\,\mathcal{F}_{t_1}^N\right]=\mathbb{E}\left[\mathbb{E}\left[\theta^{N,t_2}(\boldsymbol{x}^N(t_2))\middle|\,\mathcal{F}_{t_2}^N\right]\,\middle|\,\mathcal{F}_{t_1}^N\right]=0,$$

因此 M_0^N是一个 $\{\mathcal{F}_T^N\}$-鞅。为完成证明，注意到根据 (5.4) 中 M_0^N的定义，以及 (5.1) 和 (5.2)，可预测括号过程 $(\langle M_0^N\rangle(t))_{t\geq 0}$ s 对所有$T\geq 0$ 和 $N\in\mathbb{N}$ 几乎处处满足以下关系

$$\begin{aligned}&\langle M_0^N\rangle(T)\\&\quad=\frac{1}{N}\sum_{t=0}^{\lfloor NT\rfloor-1}\frac{\sum_{i=0}^K b_i x_i^N(t/N)}{(1-x_0^N(t/N))+\sum_{i=0}^K b_i x_i^N(t/N)}\cdot\left(1-\frac{\sum_{i=0}^K b_i x_i^N(t/N)}{(1-x_0^N(t/N))+\sum_{i=0}^K b_i x_i^N(t/N)}\right)\\&\quad\leq\frac{T}{4}.\end{aligned}$$

此外，注意到根据 (5.1) 之前引入的随机变量集合 $\left\{\zeta^{N,\ \tau}_{,j}\,|\,\tau\in\mathbb{N}_0,\,j\in\mathbb{N}\right.$的定义，对于每个 $\left.N\in\mathbb{N},\,j\in[N]\right\}$ 和$\tau\in\mathbb{N}_0$，以下关系几乎处处成立，

$$\sup_{\boldsymbol{x}\in[0,1]^{K+1}}\left|\zeta_j^{N,\tau}(\boldsymbol{x})-\frac{\sum_{i=0}^K b_i x_i}{(1-x_0)+\sum_{i=0}^K b_i x_i}\right|\leq 1,\tag{5.6}$$

因此，(5.4) 和 (5.2) 表明，对于任意 $T\geq 0$ 和 $N\in\mathbb{N}$,

$$\sup_{t\in[0,T]}|M_0^N(t+1/N)-M_0^N(t)|\leq 1.\tag{5.7}$$

因此，(5.6)、(5.7) 和引理 5.1 表明，序列 $\left((M_0^N(T))^2\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 和 $\left(\left[M_0^N\right](T)\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 一致可积，从而完成证明。 □

现在我们可以证明定理 2.3。

定理 *2.3* 的证明。 根据 (5.3) 和 (5.5) 中给出的 $\boldsymbol{x}^N$ 动力学，并由引理 3.4 和 5.2 可知，随机过程序列 $(\boldsymbol{x}^N, M_0^N)_{N\in\mathbb{N}}$满足假设 3 和 4。因此，定理 3.1 适用，这意味着序列 $(\boldsymbol{x}^N, M_0^N)_{N\in\mathbb{N}}$是紧的，且任意极限过程 $(\boldsymbol{x}, M_0)$ 都是连续半鞅，并且对所有 $T \geq 0$ ，几乎处处有 $\boldsymbol{x}(T) \in \Gamma$，其中 Γ 是超立方体的对角线。特别地，根据引理 5.2 中所述的序列 $\left(\left[M_0^N\right](T)\right)_{N\in\mathbb{N}}$的一致可积性，任意极限过程 M_0 也是鞅。为了刻画其二次变差过程，我们首先对所有 $N \in \mathbb{N}$和 $t \geq 0$, 定义过程 $(Q^N(t))_{N\in\mathbb{N}}$ 为

$$\begin{aligned} Q^N(T) &:= (M_0^N(T))^2 - \int_0^T \frac{\sum_{i=0}^K b_i x_i^N}{(1-x_0^N)+\sum_{i=0}^K b_i x_i^N}\left(1 - \frac{\sum_{i=0}^K b_i x_i^N}{(1-x_0^N)+\sum_{i=0}^K b_i x_i^N}\right) d(\lfloor Nt\rfloor/N) \\ &= (M_0^N(T))^2 - \int_0^T \frac{(1-x_0^N)\left(\sum_{i=0}^K b_i x_i^N\right)}{\left((1-x_0^N)+\sum_{i=0}^K b_i x_i^N\right)^2} d(\lfloor Nt\rfloor/N). \end{aligned}$$

由此，根据 (5.4)，$(Q^N(t))_{t\geq 0}$ 是一个鞅。根据引理 5.2， $\left((M_0^N(T))^2\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 一致可积，因此，(5.8) 在 (5.8) 中取 $N \to \infty$，并回忆起在超立方体的对角线 Γ 上， $x_0 = \ldots = x_K$，我们得出过程 $(Q(t))_{t\geq 0}$ 是一个鞅，其定义如下:

$$Q(T) := M_0(T)^2 - \int_0^T x_0(1-x_0)\, dt$$

它也是一个鞅，即对所有 $T \geq 0$， $[M_0](T) = \int_0^T x_0(1-x_0)\ dt$。因此，存在一个适应于 $(\boldsymbol{x}, M_0)$ 的自然滤过的标准布朗运动 W_0 ，使得对所有 $T \geq 0$,

$$M_0(T) = \int_0^T \sqrt{x_0(1-x_0)}\, dW_0(t).$$

回忆一下， $\boldsymbol{\Phi}: [0,1]^{K+1} \to \Gamma$ 是与向量场为$\mathbf{F}$的常微分方程相对应的投影映射。由定理 3.1 可得，对所有 $T \geq 0$,

$$x_0(T) = x_0 + \int_0^T \frac{\partial \Phi_0}{\partial x_0}\sqrt{x_0(1-x_0)}\, dW_0(t) + \frac{1}{2}\int_0^T x_0(1-x_0)\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_0^2}\, dt. \tag{5.9}$$

将引理 3.5 应用于 (5.9)，证明即告完成。 □

现在我们可以证明定理 2.5。

定理 *2.5* 的证明。我们首先证明，固定概率被 (2.26) 中定义的映射 $(B, y) \mapsto \Psi(B, y)$ 所界定。由于我们没有适用于任意 $K \in \mathbb{N}$ 的二阶导数 $\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_0^2}$ 的闭式表达式，因此我们将使用命题 2.4 的性质 (ii)，即对于任意 $\boldsymbol{x} \in \Gamma$,

$$\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial x_0^2}(\boldsymbol{x}) \leq \frac{B(B(1-x_0)+2)}{(B(1-x_0)+1)^3}.$$

因此，我们不直接分析 (2.19)，而是考虑以下替代随机微分方程

$$\tilde{x}_0(T) = x_0(0) + \frac{1}{2}\int_0^T \left(\tilde{x}_0(1-\tilde{x}_0)\frac{B(B(1-\tilde{x}_0)+2)}{(B(1-\tilde{x}_0)+1)^3}\right) dt + \int_0^T \frac{\sqrt{\tilde{x}_0(1-\tilde{x}_0)}}{(B(1-\tilde{x}_0)+1)}\, dW_0(t), \tag{5.10}$$

从与 x_0相同的初始条件出发。注意，要界定$(x_0(t))_{t\geq 0}$的固定概率，只需界定$(\tilde{x}_0(t))_{t\geq 0}$的固定概率。对于任意 $a \in [0,1]$，回顾式（2.25）中的 T_a 定义，并定义停时

$$\widetilde{T}_a := \inf\{t \geq 0 \,|\, \tilde{x}_0(t) = a\}.$$

那么，对于任意 $y \in [0,1)$，我们有：

$$\mathbb{P}\left(T_1 < T_0 \,\middle|\, x_0(0) = \psi_B(y)\right) \le \mathbb{P}\left(\widetilde{T}_1 < \widetilde{T}_0 \,\middle|\, \tilde{x}_0(0) = \psi_B(y)\right). \tag{5.11}$$

右端项利用该扩散过程的尺度函数最容易计算。将式（5.10）中的 SDE 写成

$$d\tilde{x}_0 = \mu_0(\tilde{x}_0)\,dt + \eta_0(\tilde{x}_0)\,dW_0(t),$$

尺度函数 $S\colon\ [0,1] \to [0,+\infty)$ 可写为

$$S(v) = \int_0^v \exp\left(-2\int_0^w \frac{\mu_0(z)}{\eta_0^2(z)}\,dz\right) dw, \tag{5.12}$$

其中

$$-2\frac{\mu_0(z)}{\eta_0^2(z)} = -\frac{B(B(1-z)+2)}{(B(1-z)+1)}, \qquad \forall z \in [0,1].$$

因此，对于任意 $w \in [0,1]$,

$$\begin{aligned} -2\int_0^w \frac{\mu_0(z)}{\eta_0^2(z)}\,dz &= -\int_0^w \frac{B(B(1-z)+2)}{(B(1-z)+1)}dz \\ &= -B\int_0^w \left(1 + \frac{1}{(B(1-z)+1)}\right) dz \\ &= -Bw - \log\left(\frac{B+1}{B(1-w)+1}\right). \end{aligned}$$

代入式（5.12），对于任意 $v \in [0,1]$,

$$S(v) = \frac{1}{(B+1)}\int_0^v e^{-Bw}(B(1-w)+1)\,dw = \frac{1}{(B+1)}\left(1 - e^{-Bv} + ve^{-Bv}\right). \tag{5.13}$$

因此（参见例如 [28, 式（4.17）]），对于任意 $y \in [0,1)$，

$$\mathbb{P}\left(\widetilde{T}_1 < \widetilde{T}_0 \,\middle|\, \tilde{x}_0(0) = \psi_B(y)\right) = \frac{S(\psi_B(y)) - S(0)}{S(1) - S(0)} = \Psi(B,y), \tag{5.14}$$

其中，最后一个等式由（5.13）以及（2.26）中 $\Psi(B,\ y)$ 的定义得出。因此，将（5.14）应用于（5.11），即可得到定理 2.5 中关于固定概率的界。

最后，为完成证明，还需证明映射 $B \mapsto \Psi(B,\ y)$ 对任意 $y \in (0,\ 1)$ 的性质。根据引理 2.2 中 ψ_B 的定义，对于任意 $y \in [0,1)$，有

$$\lim_{B\to 0^+} \psi_B(y) = y \quad \text{and} \quad \lim_{B\to\infty} \psi_B(y) = 0.$$

Sinc由（5.13）可知，函数 $v \mapsto S(v)$ 连续，因此我们得出，对于任意 $y \in (0,\ 1\qquad)$,

$$\lim_{B\to 0^+} \Psi(B,y) = y \quad \text{and} \quad \lim_{B\to\infty} \Psi(B,y) = 0. \tag{5.15}$$

还需证明，对于任意 $y \in (0,\ 1)$，映射 $B \mapsto \Psi(B,\ y)$ 严格递减。由（2.26）可知，对于任意 $y \in (0,\ 1)$,

$$\frac{\partial}{\partial B}\Psi(B,y) = \left(\psi_B(y) + B\frac{\partial}{\partial B}\psi_B(y) + \frac{\partial}{\partial B}\psi_B(y) + \psi_B^2(y) + B\psi_B(y)\frac{\partial}{\partial B}\psi_B(y)\right) e^{-B\psi_B(y)}. \tag{5.16}$$

将引理 2.2 和 (4.4) 应用于 (5.16)，并整理各项后，我们得出

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial B}\Psi(B,y) = {} & \frac{e^{-B\psi_B(y)}}{2(B+1)^2}\log\left(\frac{B+1}{B+e^{-2y}}\right)\left[\frac{(1-B)}{2(B+1)^3}\log\left(\frac{B+1}{B+e^{-2y}}\right) - 1\right] \\ & - \frac{e^{-B\psi_B(y)}(1-e^{-2y})}{2(B+1)^3(B+e^{-2y})}\left[B+1+\frac{1}{2(B+1)^2}\log\left(\frac{B+1}{B+e^{-2y}}\right)\right]. \end{aligned} \tag{5.17}$$

为了证明映射 $B \mapsto \Psi(B,y)$ 对任意 $y \in (0,1)$ 都严格递减，只需证明

$$\frac{(1-B)}{2(B+1)^3}\log\left(\frac{B+1}{B+e^{-2y}}\right) \le 1 \quad \forall (B,y) \in [0,\infty)\times(0,1). \tag{5.18}$$

由于对于任意固定的 $y \in (0,1)$，映射

$$B \mapsto \frac{(1-B)}{2(B+1)^3}\log\left(\frac{B+1}{B+e^{-2y}}\right),$$

关于 B 严格递减，因此我们得出，对于任意 $y \in (0,1)$ 和 $B \in [0,\infty)$，

$$\frac{(1-B)}{2(B+1)^3}\log\left(\frac{B+1}{B+e^{-2y}}\right) \le \frac{1}{2}\log(e^{-2y}) = y < 1,$$

因此 (5.18) 成立。将 (5.18) 应用于 (5.17)，我们得出，对于任意 $y \in (0,1)$ 以及任意 $B \in [0,\infty)$，有

$$\frac{\partial}{\partial B}\Psi(B,y) < 0. \tag{5.19}$$

因此，将 (5.14) 应用于 (5.11)，再结合 (5.15) 和 (5.19)，即可得到定理 2.5。 □

5.2 缓慢变化环境中的扩散过程

本节证明种群规模缓慢变化的带种子库的Wright-Fisher模型的弱收敛，即证明定理 2.6。我们的论证将与第 5.1 节中的论证密切相关。与恒定种群规模的情形不同，现在我们必须控制两种噪声来源：一种来自每个世代抽样遗传类型的随机过程，另一种是环境噪声。

回顾一下，$(\Xi^N(t))_{t\in\mathbb{N}_0}$ 记录种群规模随时间的变化；根据 (2.9)，$x^N(t) = X^N(\lfloor Nt\rfloor)/N$ 以及 $\xi^N(t) = \Xi^N(\lfloor Nt\rfloor)$。根据假设 1，存在函数 $\alpha,\eta\colon [\xi_{\min},\xi_{\max}]$，使得当 $N\to\infty$ 时，ξ^N 弱收敛于扩散过程

$$d\xi = \alpha(\xi)\,dt + \eta(\xi)\,dW_{\mathrm{env}},$$

其中 W_{env} 是标准布朗运动。为引出证明，我们定义

$$\mathscr{U}^{\mathrm{sl}} := \left\{(\xi,x_0,\dots,x_K) \in [\xi_{\min},\xi_{\max}]\times(\mathbb{R}_+)^{K+1} :\ \xi \ge x_0 \text{ and } \xi_{\max} \ge x_i\ \forall\, i \in [\![K]\!]\right\}. \tag{5.20}$$

根据构造，对于所有 $N\in\mathbb{N}$，过程 $(\boldsymbol{x}^N,\xi^N)$ 的样本路径都属于 $\mathscr{U}_{\mathrm{sl}}$。按照定理 2.3 证明中采用的相同策略，我们将定义取值于{0,1}的随机变量，用来记录新一代中的每个个体是否为突变体。与恒定环境的情形不同，这些伯努利型随机变量的参数不仅取决于 $\boldsymbol{x}^N$，还取决于 ξ^N。

形式上，对每个 $N\in\mathbb{N}$，令 $\left\{\zeta^{N,\ \tau}_{\ j} \mid \tau\in\mathbb{N}_0,\ \ j\in\mathbb{N}\right\}$ 为一组取值于从 $\mathscr{U}_{\mathrm{sl}}$ 到 $\{0,1\}$ 的可测函数空间中的独立同分布随机变量，使得对所有 $(\boldsymbol{x},\ \xi) \in \mathscr{U}_{\mathrm{sl}}$，

$$\mathbb{E}\left[\zeta_j^{N,\tau}(\boldsymbol{x},\xi)\right] = \frac{\sum_{i=0}^K b_i x_i}{(\xi - x_0) + \sum_{i=1}^K b_i x_i}. \tag{5.21}$$

注意，(5.21) 中的分母与 (5.1) 中的分母不同，因为当环境容纳量不保持恒定时，种群中野生型个体的数量（除以 N）由 $\xi - x_0$ 给出，而不是 $1-x_0$。其他项相同，因为我们正在追踪

每一世代的突变体数量，而不是比例。然后，对于每个 $N \in \mathbb{N}$和 $t \in \mathbb{N}_0$，我们可以将 $X_0^N($ $t+1)$ 写为

$$X_0^N(t+1) = \sum_{j=1}^{\lfloor \Xi^N(t+1)N \rfloor} \zeta_j^{N,\tau}\left(\frac{\boldsymbol{x}^N(t)}{N}, \Xi^N(t)\right). \tag{5.22}$$

与定理 2.3 的证明中一样，为了研究遗传抽样引起的波动，对于每个 $N \in \mathbb{N}$，我们引入一组独立同分布随机变量 $\left\{\theta^{N,\ \tau} \,|\, \tau \in \mathbb{N}_0\right\}$ 它们取值于从 $\mathscr{U}$ 到 $\mathbb{R}$ 的可测函数空间，定义如下:

$$\theta^{N,\tau}(\boldsymbol{x}, \xi) := \frac{1}{\sqrt{N}} \sum_{j=1}^{\lfloor \xi N \rfloor} \left(\zeta_j^{N,\tau}(\boldsymbol{x}, \xi) - \frac{\sum_{i=0}^K b_i x_i}{(\xi - x_0) + \sum_{i=0}^K b_i x_i}\right) \tag{5.23}$$

为了应用定理 3.1，我们必须用半鞅和强迫流来描述 $\boldsymbol{x}^N$ 和 ξ^N 的动力学。从 ξ^N开始，对于所有 $t \in \mathbb{N}$，有:

$$\Xi^N(t) = \Xi^N(0) + \sum_{\tau=0}^{t-1} \frac{\alpha(\Xi^N(\tau))}{N} + \sum_{\tau=0}^{t-1} \left(\Xi^N(\tau+1) - \Xi^N(\tau) - \frac{\alpha(\Xi^N(\tau))}{N}\right),$$

其中 $\alpha:\ [\xi_{\min}, \xi_{\max}] \to \mathbb{R}$ 是满足假设 1 的连续函数，对应于极限环境扩散过程 ξ的漂移。因此，回顾式 (2.28)，对于所有 $T \in \mathbb{R}_+$，有:

$$\begin{aligned}\xi^N(T) &= \xi^N(0) + \int_0^T \alpha\left(\xi^N\left(\frac{t}{N}\right)\right) d\left(\lfloor Nt \rfloor / N\right) + M_{\text{env}}^N(T) \\ &= \xi^N(0) + \int_0^T \alpha\left(\xi^N\left(\frac{t}{N}\right)\right) d\left(\lfloor Nt \rfloor / N\right) + M_{\text{env}}^N(T) + \int_0^T F_{\text{env}}^{\text{sl,env}}(\boldsymbol{x}^N, \xi^N)\, d\lfloor Nt \rfloor,\end{aligned} \tag{5.24}$$

其中过程 M_{env}^N 对所有 $T \in \mathbb{R}_+$定义如下:

$$M_{\text{env}}^N(T) := \sum_{\tau=0}^{\lfloor NT \rfloor - 1} \left(\xi^N\left(\frac{t+1}{N}\right) - \xi^N\left(\frac{t}{N}\right) - \frac{1}{N}\alpha\left(\xi^N\left(\frac{t}{N}\right)\right)\right), \tag{5.25}$$

而 $F^{\text{sl,envenv}} \equiv 0$ 是一个坐标，表示式 (2.32) 中给出的强迫流场 $\mathbf{F}^{\text{sl},\ \text{env}}$对环境的影响。强迫场不影响种群规模，而 M_{env}^N 代表环境动力学引起的噪声。我们还要强调，正如预期的那样，过程 $\boldsymbol{x}^N$ 并未出现在 ξ^N的动力学中。这反映了我们的基本假设：在此模型中，种群规模不受种群遗传组成的影响。

我们现在描述 x_0^N的动力学。回顾(2.32)中流场$\mathbf{F}^{\text{sl,env}}:\mathscr{U} \to \mathbb{R}^{K+2}$ 的定义。按照我们推导(5.3)时所用的相同策略，我们将 x_0^N写成随机变量族 $\zeta^{N,\ \tau}_{\cdot,j}$ 之和的形式，即对任意 $T \in \mathbb{R}_+$，我们写成

$$\begin{aligned}x_0^N(T) &= x_0^N(0) + \sum_{t=0}^{\lfloor NT \rfloor - 1} \left(\left(\frac{1}{N} \sum_{j=1}^{\lfloor N\xi^N((t+1)/N) \rfloor} \zeta_j^{N,t}(\boldsymbol{x}^N(t/N), \xi^N(t/N))\right) - x_0^N(t/N)\right) \\ &= x_0^N(0) + M_0^N(T) + \widetilde{M}_{\text{env}}^N(T) + M_{\text{aux}}^N(T) + \int_0^T \frac{\alpha(\xi^N)\sum_{i=0}^K b_i x_i^N}{(\xi^N - x_0^N) + \sum_{i=0}^K b_i x_i^N}\, d\left(\lfloor Nt \rfloor / N\right) \\ &\quad + \int_0^T F_0^{\text{sl,env}}(\boldsymbol{x}^N, \xi^N)\, d\lfloor N\tau \rfloor,\end{aligned} \tag{5.26}$$

其中过程$(M_0^N(t))_{t\in\mathbb{R}_+}$、$(\widetilde{M}^N_{\mathrm{env}}(t))_{t\in\mathbb{R}_+}$和$(M^N_{\mathrm{aux}}(t))_{t\in\mathbb{R}_+}$由下式给出，对所有 $N\in\mathbb{N}$和所有 $T\in\mathbb{R}_+$,

$$M_0^N(T) := \int_0^{\lfloor NT\rfloor-1} \frac{1}{\sqrt{N}}\, d\theta^{N,t}(\boldsymbol{x}^N(t/N),\xi^N(t/N)), \tag{5.27}$$

$$\widetilde{M}^N_{\mathrm{env}}(T) := \int_0^{\lfloor NT\rfloor-1} \left(\frac{\sum_{i=0}^K b_i x_i^N(t/N)}{(\xi^N(t/N)-x_0^N(t/N))+\sum_{i=0}^K b_i x_i^N(t/N)}\right) dM^N_{\mathrm{env}}(t/N), \tag{5.28}$$

$$\begin{aligned} &M^N_{\mathrm{aux}}(T)\\ &:= \frac{1}{N}\sum_{t=0}^{\lfloor NT\rfloor-1}\Bigg(\mathbb{1}_{\{\xi^N(t/N)<\xi^N((t+1)/N)\}}\sum_{j=\lfloor N\xi^N(t/N)\rfloor+1}^{\lfloor N\xi^N((t+1)/N)\rfloor}\beta_j^{N,t}(\boldsymbol{x}^N(t/N),\xi^N(t/N))\\ &\qquad -\mathbb{1}_{\{\xi^N((t+1)/N)<\xi^N(t/N)\}}\sum_{j=\lfloor N\xi^N((t+1)/N)\rfloor+1}^{\lfloor N\xi^N(t/N)\rfloor}\beta_j^{N,t}(\boldsymbol{x}^N(t/N),\xi^N(t/N))\Bigg). \end{aligned} \tag{5.29}$$

在（5.28）中， M^N_{env}的定义见（5.25）；对于所有 $N\in\mathbb{N}$、 $t\in\mathbb{N}_0$、 $j\in\mathbb{N}$以及（$\boldsymbol{x}$， ξ） $\in\mathscr{U}$、 $\beta_j^{N,t}(\boldsymbol{x},\xi)$ 5.29 ，（，）在（.）中的表达式为

$$\beta_j^{N,t}(\boldsymbol{x},\xi) := \zeta_j^{N,t}(\boldsymbol{x},\xi) - \frac{\sum_{i=0}^K b_i x_i}{(\xi-x_0)+\sum_{i=0}^K b_i x_i}. \tag{5.30}$$

最后，对 于所有 $i\in[\![K]\!]$，由于 $X_i^N(t) := X_0^N(t-i)$，我们可以写成：对于所有 $i\in[\![K]\!]$ 以及所有 $t\geq 0$,

$$x_i^N(t) = x_i^N(0) + \int_0^t F_i^{\mathrm{sl,env}}(\boldsymbol{x}^N,\xi^N)\, d\lfloor N\tau\rfloor. \tag{5.31}$$

三个波动项 M_0^N、 $\widetilde{M}^N$环境和 M^N辅助分别表示：Wright-Fisher模型中由抽样引起的内在随机性、种群规模变化导致的波动，以及同时由种群规模变化和与野生型个体竞争引起的波动。我们的下一个结果表明，这些过程捕捉了Wright-Fisher模型中的随机性。

引理 *5.3.* 对所有 $N\in\mathbb{N}$，过程 M_0^N和 M^N_{aux}都是平方可积鞅。此外，存在过程 $(\varepsilon^N(t))_{t\geq 0}$和 $(\tilde{\varepsilon}^N(t))_{t\geq 0}$，使得对所有 $N\in\mathbb{N}$， $M^N_{env}+\varepsilon^N$和$\widetilde{M}^N_{env}+\tilde{\varepsilon}^N$ 都是平方可积鞅；并且对所有 $T\in\mathbb{R}_+$，当 $N\to\infty$ 时，$\mathbb{E}\left[|\varepsilon^N(T)|^p\right]\to 0$和 $\mathbb{E}\left[|\tilde{\varepsilon}^N(T)|^p\right]\to 0$，对所有 $p\geq 1$ 均成立。此外，对所有 $T\in\mathbb{R}_+$，随机变量序列 $\left(\left[M_0^N\right](T)\right)_{N\in\mathbb{N}}$, $\left(\left[M^N aux\right](T)\right)_{N\in\mathbb{N}}$, $\left(\left[M^N env+\varepsilon^N\right](T)\right)_{N\in\mathbb{N}}$,$\left(\left[\widetilde{M}^N_{env}+\tilde{\varepsilon}^N\right](T)\right)_{N\in\mathbb{N}}$, $\left((M_0^N(T))^2\right)_{N\in\mathbb{N}}$和 $\left((M^N env(T)+\varepsilon^N(T))^2\right)_{N\in\mathbb{N}}$均一致可积。

P屋顶。 我们将分别研究引理陈述中的每个过程 .

步骤（i）： M_0^N的刻画:

注意，根据 (5.23)，对于每个 $N\in\mathbb{N}$, $\left\{\theta^{N,\,\tau}\,|\,\tau\in\mathbb{N}_0\right\}$ 都是一组均值为 0 的独立同分布随机变量，因此 M_0^N是一个鞅。为了证明所需的一致可积性，我们首先注意到

(5.27)、(5.21) 和 (5.23) 表明，对于每个$N \in \mathbb{N}$ 和 $T \in [0,\infty)$，以下关系几乎处处成立：

$$\begin{aligned}
&\langle M_0^N \rangle(T) \\
&\quad = \frac{1}{N} \sum_{t=0}^{\lfloor NT \rfloor - 1} \left(\frac{\lfloor \xi^N N \rfloor}{N} \cdot \frac{\sum_{i=0}^K b_i x_i^N}{(\xi^N - x_0^N) + \sum_{i=0}^K b_i x_i^N} \cdot \left(1 - \frac{\sum_{i=0}^K b_i x_i^N}{(\xi^N - x_0^N) + \sum_{i=0}^K b_i x_i^N} \right) \right)(t/N) \\
&\quad \leq \frac{T \xi_{\max}}{4}.
\end{aligned} \tag{5.32}$$

此外，按照推导 (5.7) 时所用的相同论证，对每个 $N \in \mathbb{N}$ 和 $T \in [0,\infty)$，以下关系几乎处处成立

$$\sup_{t \in [0,T]} |M_0^N(t + 1/N) - M_0^N(t)| \leq 1. \tag{5.33}$$

结合 (5.32) 和 (5.33)，并应用引理 5.1，我们得出随机变量序列 $\left((M_0^N(T))^2 \right)_{N \in \mathbb{N}}$和 $\left(\left[M_0^N \right](T) \right)_{N \in \mathbb{N}}$一致可积。

步骤 (ii)： M_{aux}^N的刻画：

令 $\{\mathcal{F}_t^N\}_{t \geq 0}$为 $(\boldsymbol{x}^N(t)\ \xi^N(t))_{t \geq 0}$的自然滤过。于是，根据 (5.21) 中给出的 $\zeta^{N,\tau}$的定义以及 (5.29) 中 M_{aux}^N 的定义，我们得出对所有 $t \geq 0$,

$$\mathbb{E}\left[M_{\text{aux}}^N(t + 1/N) - M_{\text{aux}}^N(t) \,|\, \mathcal{F}_t^N \times \sigma(\xi^N(t + 1/N)) \right] = 0.$$

因此，根据条件期望的塔式性质， M_{aux}^N 是一个鞅。此外，由于随机变量族 $\left\{ \zeta^{N,\ t}_{\ j} : \ j \in \mathbb{N}_0 \right\}$ 在给定 $\mathcal{F}_t^N$的条件下相互独立，我们有

$$\begin{aligned}
&\mathbb{E}\left[(M_{\text{aux}}^N(t + 1/N) - M_{\text{aux}}^N(t))^2 \,|\, \mathcal{F}_t^N \times \sigma(\xi^N(t + 1/N)) \right] \\
&\quad \lesssim N^{-2} \sum_{j = \lfloor \xi_{\min} N \rfloor}^{\lfloor \xi_{\max} N \rfloor} \mathbb{1}_{\left\{ N\left(\xi^N(T) \wedge \xi^N\left(t + \frac{1}{N}\right)\right) \leq j \leq N\left(\xi^N(t) \vee \xi^N\left(t + \frac{1}{N}\right)\right) \right\}} \\
&\qquad \cdot \mathbb{E}\left[\left(\zeta_j^{N,\tau}(\boldsymbol{x}^N(t), \xi^N(t)) - \frac{\sum_{i=0}^K b_i x_i^N(t)}{(\xi^N(t) - x_0^N(t)) + \sum_{i=0}^K b_i x_i^N(t)} \right)^2 \middle| \, \mathcal{F}_t^N \times \sigma(\xi^N(t + 1/N)) \right] \\
&\quad \lesssim N^{-1} \left| \xi^N(t + 1/N) - \xi^N(t) \right|.
\end{aligned}$$

因此，根据塔式性质，对于所有 $t \geq 0$，我们有

$$\begin{aligned}
&\mathbb{E}\left[\left(M_{\text{aux}}^N(t + 1/N) - M_{\text{aux}}^N(t) \right)^2 \,|\, \mathcal{F}_t^N \right] \\
&\quad \lesssim \frac{1}{N} \mathbb{E}\left[\left| \xi^N(t + 1/N) - \xi^N(t) \right| \,|\, \mathcal{F}_t^N \right] \\
&\quad \leq \frac{1}{N} \mathbb{E}\left[\left(\xi^N(t + 1/N) - \xi^N(t) \right)^2 \,|\, \mathcal{F}_t^N \right]^{1/2} \\
&\quad \leq ||\eta||_\infty^{1/2} N^{-3/2} + \mathcal{O}\left(N^{-3/2-\delta} \right)
\end{aligned} \tag{5.34}$$

对于某个 $\delta > 0$，其中，第二个和第三个不等式是通过应用柯西-施瓦茨得到的，最后一个不等式则依据关于环境动力学的假设 1 得到。由于 M_{aux}^N 是纯不连续鞅，我们得出，对每个 $N \in \mathbb{N}$ 和所有 $T \geq 0$，以下估计几乎处处成立

$$\langle M_{\text{aux}}^N \rangle(T) = \sum_{t=0}^{\lfloor NT \rfloor - 1} \mathbb{E}\left[(M_{\text{aux}}^N(t + 1/N) - M_{\text{aux}}^N(t))^2 \,|\, \mathcal{F}_t^N \right] \leq T ||\eta||_\infty^{1/2} N^{-1/2} + \mathcal{O}(N^{-1/2-\delta}), \tag{5.35}$$

其中，最后一个不等式由 (5.34) 得出。此外，根据 (5.29) 中 M^N_{aux} 的定义以及假设 1，对于每个 $N \in \mathbb{N}$，以下估计几乎处处成立

$$\sup_{t\in[0,\infty)} |M^N_{\mathrm{aux}}(t+1/N) - M^N_{\mathrm{aux}}(t-)| \le \xi_{\max} - \xi_{\min}. \tag{5.36}$$

因此，由 (5.35)、(5.36) 和引理 5.1 可知，对于每个 $T \ge 0$，$\left(\left[M^N_{\mathrm{aux}}\right](T)\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 都是一致可积的，证毕。

步骤 (iii)：M^N_{env} 和 $\widetilde{M}^N{}_{\mathrm{env}}$ 的刻画：

令 w^N_1, w^N_2, w^N_3：$[\xi_{\min}, \xi_{\max}] \to \mathbb{R}$ 为满足假设 1 的映射，并且对于每个 $N \in \mathbb{N}$，令过程 $(\varepsilon^N(t))_{t\ge 0}$ 定义如下，对所有 $T \in [0,\infty)$，

$$\varepsilon^N(T) := -\sum_{t=0}^{\lfloor NT\rfloor -1} w^N_1\left(\xi^N\left(\frac{t}{N}\right)\right). \tag{5.37}$$

那么，根据假设 1，$\left((M^N_{\mathrm{env}} + \varepsilon^N)(t)\right)_{t\ge 0}$ 是一个鞅。此外，将三角不等式和假设 1 应用于 (5.37)，我们得出存在 $\delta > 0$，使得对于每个 $N \in \mathbb{N}$ 和 $T \in [0,\infty)$，以下关系几乎处处成立

$$\sup_{t\in[0,T]} |\varepsilon^N(t)| \lesssim TN^{-\delta}. \tag{5.38}$$

还要注意，对于每个 $N \in \mathbb{N}$，假设 1 和 (5.25) 蕴含几乎处处成立

$$\sup_{t\in[0,\infty)} |(M^N_{\mathrm{env}} + \varepsilon^N)(t+1/N) - (M^N_{\mathrm{env}} + \varepsilon^N)(t)| \le \xi_{\max} - \xi_{\min} + \mathcal{O}(N^{-1}). \tag{5.39}$$

此外，(5.25)、(5.37) 和假设 1 蕴含对于每个 $N \in \mathbb{N}$，我们几乎处处有

$$\sup_{t\in[0,\infty)} \mathbb{E}\left[\left((M^N_{\mathrm{env}} + \varepsilon^N)(t+1/N) - (M^N_{\mathrm{env}} + \varepsilon^N)(t)\right)^2 \Big| \mathcal{F}^N_t\right] \le ||\eta||_\infty N^{-1} + \mathcal{O}(N^{-1-\delta}),$$

因此

$$\langle M^N_{\mathrm{env}}\rangle(T) \le T||\eta||_\infty + \mathcal{O}(N^{-\delta}) \text{ almost surely.} \tag{5.40}$$

由 (5.39)、(5.40) 和引理 5.1 可知，对于所有 $T \in [0,\infty)$，随机变量序列 $\left((M^N_{\mathrm{env}}(T))^2\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 和 $\left(\left[M^N{}_{\mathrm{env}}\right](T)\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 都是一致可积的。

关于过程 $\widetilde{M}^N_{\mathrm{env}}$ 的类似结果同样成立，该过程在 (5.28) 中定义，这是由于过程

$$\left(\frac{\sum_{i=0}^K b_i x^N_i(t-)}{\xi^N(t-) - x^N_0(t-) + \sum_{i=0}^K b_i x^N_i(t-)}\right)_{t\ge 0}$$

相对于 (2.30) 之前引入的滤过 $\{\mathcal{F}^N_t\}_{t\ge 0}$ 是可预测的，进而注意到映射

$$(\boldsymbol{x}, \xi) \mapsto \frac{\sum_{i=0}^K b_i x_i}{(\xi - x_0) + \sum_{i=0}^K b_i x_i} \tag{5.41}$$

一致有界于 1。证明至此完成。 □

现在，我们用一个性质良好的半鞅来刻画 ξ^N 和 $\boldsymbol{x}^N$ 的演化。对于任意 $N \in \mathbb{N}$，我们定义 $K+2$ 维过程

$$\left(\boldsymbol{\Lambda}^N(t)\right)_{t\ge 0} = \left(\Lambda^N_0(t), \ldots, \Lambda^N_K(t), \Lambda^N_{\mathrm{env}}(t)\right)_{t\ge 0}$$

使得对于所有 $T \geq 0$,

$$\begin{aligned}
\Lambda^N_{\mathrm{env}}(T) &:= \int_0^T \alpha(\xi^N)\, d\left(\lfloor Nt \rfloor / N\right) + M^N_{\mathrm{env}}(T), \\
\Lambda^N_0(T) &:= M^N_0(T) + \widetilde{M}^N_{\mathrm{env}}(T) + M^N_{\mathrm{aux}}(T) + \int_0^T \frac{\alpha(\xi^N)\sum_{i=0}^K b_i x_i^N}{\xi^N - (1-b_0)x_0^N + \sum_{i=1}^K b_i x_i^N}\, d\left(\lfloor Nt \rfloor / N\right), \\
\Lambda^N_i(T) &:= 0 \ \text{ for all } i \in [\![K]\!].
\end{aligned} \tag{5.42}$$

注意到，根据对 $(\boldsymbol{x}^N(t),\ \xi^N(t))_{t\geq 0}$的描述，对于所有 $T \geq 0$，我们可以写成

$$(\boldsymbol{x}^N(T), \xi^N(T)) = (\boldsymbol{x}^N(0), \xi^N(0)) + \boldsymbol{\Lambda}^N(T) + \int_0^T \boldsymbol{F}^{\mathrm{sl,env}}(\boldsymbol{x}^N, \xi^N)\, d\lfloor Nt \rfloor. \tag{5.43}$$

我们的下一个结果是引理 5.3 的一个推论。回顾一下，右连续且有左极限过程在区间 $[0,T]$ 上的全变差记为 $\mathfrak{T}(\cdot\ t)$。

推论 5.4。 过程序列 $(\boldsymbol{\Lambda}^N)_{N\in\mathbb{N}}$ 在 $\mathscr{D}\left([0,\infty)\ \ \mathbb{R}^{K+2}\right)$ 中相对紧。此外，对于任意 $T \geq 0$，随机变量序列 $(\boldsymbol{\Lambda}^N(T))_{N\in\mathbb{N}}$ 一致可积，并且对于每个 $T \geq 0$，过程序列

$$\left(\mathfrak{T}\left(\left(\int_0^t \alpha(\xi^N)\, d\left(\lfloor Nt' \rfloor / N\right)\right)_{t\geq 0}, T\right)\right)_{N\in\mathbb{N}},$$
$$\left(\mathfrak{T}\left(\left(\int_0^t \frac{\alpha(\xi^N)\sum_{i=0}^K b_i x_i^N}{\xi^N - (1-b_0)x_0^N + \sum_{i=1}^K b_i x_i^N}\, d\left(\lfloor Nt' \rfloor / N\right)\right)_{t\geq 0}, T\right)\right)_{N\in\mathbb{N}},$$

在 $\mathscr{D}([0,+\infty)\ \ \mathbb{R})$ 中均相对紧。

证明。 根据引理 5.3， α 以及式（5.41）中定义的映射在 $[\xi_{\min}, \xi_{\max}]$ 和 $\mathscr{U}_{\mathrm{sl}}$ 中均有界，再结合关于 $\mathscr{D}\left([0,\infty)\ \ \mathbb{R}^{K+2}\right)$ 的斯科罗霍德拓扑的标准结果（例如 [27, 定理 3.8.6(c)],），我们得出 $(\boldsymbol{\Lambda}^N)_{N\in\mathbb{N}}$ 在 $\mathscr{D}\left([0,\infty)\ \ \mathbb{R}^{K+2}\right)$ 中相对紧。一致可积性也由引理 5.3 以及 α 和式（5.41）中给出的映射的有界性推出。最后，对于任意 $T \geq 0$ 以及任意勒贝格可积函数 $g\colon\ [0,T] \to \mathbb{R}$，我们有

$$\mathfrak{T}\left(\left(\int_0^t g(t')\, dt'\right)_{t\geq 0}, T\right) = \int_0^T |g(t)|\, dt.$$

因此，由被积函数几乎处处有界可知，全变差过程具有相对紧性，所需结论得证。

□

验证了假设 4 后，我们现在转而讨论式 (2.32) 中定义、并与投影映射 $\boldsymbol{\Phi}^{\mathrm{sl,\ env}}$相关联的强迫流 $\boldsymbol{F}^{\mathrm{sl,\ env}}$。回忆式 (2.16) 中的映射 $\boldsymbol{\Phi}$、式 (2.34) 中的流形 $\Gamma^{\mathrm{sl,\ env}}$，以及记号 $\boldsymbol{\rho}(\boldsymbol{x},\ \xi) := \boldsymbol{x}/\xi$，其中任意 $(\boldsymbol{x},\ \xi) \in \Gamma_{\mathrm{sl,env}}$。为强调与恒定种群规模的情形不同，$\boldsymbol{\Phi}$ 是定义为 $\boldsymbol{\rho}(\boldsymbol{x},\ \xi)$ 的函数，而非 $\boldsymbol{x}$，我们将使用记号 $\partial/\partial\rho_i$ 表示对 $\boldsymbol{\Phi}$ 关于第 i 个分量求导；在下一条结果的证明中运用引理 3.5 时，务必牢记这一点。

引理 5.5. 对于任意 $(\boldsymbol{x},\xi) \in \Gamma_{sl,env}$，我们有

$$\frac{\partial \Phi_0^{sl,env}}{\partial x_0}(\boldsymbol{x},\xi) = \frac{\xi}{B(\xi - x_0) + \xi} \quad \text{and} \quad \frac{\partial^2 \Phi_0^{sl,env}}{\partial x_0^2}(\boldsymbol{x},\xi) = \frac{1}{\xi}\frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial \rho_0^2}(\boldsymbol{\rho}(\boldsymbol{x},\xi)). \tag{5.44}$$

此外，

$$\frac{\partial \Phi_0^{sl,env}}{\partial \xi}(\boldsymbol{x},\xi)=\frac{\partial^2 \Phi_0^{sl,env}}{\partial \xi^2}(\boldsymbol{x},\xi)=0 \quad and \quad \frac{\partial^2 \Phi_0^{sl,env}}{\partial \xi \partial x_0}(\boldsymbol{x},\xi)=\frac{-Bx_0}{(B(\xi-x_0)+\xi)^2}. \tag{5.45}$$

此外，

$$\begin{aligned} &\frac{\partial \Phi_{env}^{sl,env}}{\partial \xi}(\boldsymbol{x},\xi)=1,\ \frac{\partial \Phi_{env}^{sl,env}}{\partial x_i}(\boldsymbol{x},\xi)=0, \\ and \qquad &\frac{\partial^2 \Phi_{env}^{sl,env}}{\partial \xi^2}(\boldsymbol{x},\xi)=\frac{\partial^2 \Phi_{env}^{sl,env}}{\partial \xi \partial x_i}(\boldsymbol{x},\xi)=\frac{\partial^2 \Phi_{env}^{sl,env}}{\partial x_i \partial x_j}(\boldsymbol{x},\xi)=0 \qquad \forall\, i,j \in [\![K]\!]_0. \end{aligned} \tag{5.46}$$

证明。 注意到，(5.46) 可直接由 (2.35) 得出。为证明 (5.44)，我们首先注意到，对 (2.36) 应用链式法则可得

$$\frac{\partial \Phi_0^{\mathrm{sl,env}}}{\partial x_0}(\boldsymbol{x},\xi)=\frac{\partial \Phi_0}{\partial \rho_0}(\boldsymbol{\rho}(\boldsymbol{x},\xi)). \tag{5.47}$$

因此，(5.44) 中的第一个恒等式可由对 (5.47) 应用引理 3.5 得出，而第二个恒等式则可通过对 (5.47) 两边求导并应用链式法则得出。

还需证明 (5.45)。对 (2.36) 两边求导并应用链式法则，可得

$$\frac{\partial \Phi_0^{\mathrm{sl,env}}}{\partial \xi}(\boldsymbol{x},\xi)=\Phi_0(\boldsymbol{\rho}(\boldsymbol{x},\xi))-\frac{1}{\xi}\sum_{i=0}^{K} x_i \frac{\partial \Phi_0}{\partial \rho_i}(\boldsymbol{\rho}(\boldsymbol{x},\xi)). \tag{5.48}$$

利用在 $\Gamma^{\mathrm{sl},\ \mathrm{env}}$ 上这一事实，

$$\Phi_0(\boldsymbol{\rho}(\boldsymbol{x},\xi))=\frac{x_0}{\xi}=\frac{x_i}{\xi} \qquad \forall\, i \in [\![K]\!],$$

对 (5.48) 应用引理 3.5，再注意到由 (2.3)，$B=\sum_{i=0}^{K}\sum_{j=i}^{K} b_i$，我们得到

$$\frac{\partial \Phi_0^{\mathrm{sl,env}}}{\partial \xi}(\boldsymbol{x},\xi)=0. \tag{5.49}$$

对（5.48）两边关于 ξ 求导，然后利用 $\boldsymbol{\rho}(\boldsymbol{x},\ \xi)\colon=\boldsymbol{x}/\xi$ 以及链式法则，我们得到

$$\begin{aligned} &\frac{\partial^2 \Phi_0^{\mathrm{sl,env}}}{\partial \xi^2}(\boldsymbol{x},\xi) \\ &=-\frac{1}{\xi^2}\sum_{i=0}^{K} x_i \frac{\partial \Phi_0}{\partial \rho_i}(\boldsymbol{\rho}(\boldsymbol{x},\xi))+\frac{1}{\xi^2}\sum_{i=0}^{K} x_i \frac{\partial \Phi_0}{\partial \rho_i}(\boldsymbol{\rho}(\boldsymbol{x},\xi))+\frac{1}{\xi^2}\sum_{i=0}^{K}\sum_{j=0}^{K} x_i x_j \frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial \rho_i \partial \rho_j}(\boldsymbol{\rho}(\boldsymbol{x},\xi)) \\ &=\frac{1}{\xi^2}\sum_{i=0}^{K}\sum_{j=0}^{K} x_i x_j \frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial \rho_i \partial \rho_j}(\boldsymbol{\rho}(\boldsymbol{x},\xi)). \end{aligned} \tag{5.50}$$

为了计算该方程的右端，我们首先注意到在 $\Gamma_{\mathrm{sl,env}}$ 上，$x_0=\cdots=x_K$，因此由（5.50）可得

$$\frac{\partial^2 \Phi_0^{\mathrm{sl,env}}}{\partial \xi^2}(\boldsymbol{x},\xi)=\left(\frac{x_0}{\xi}\right)^2\sum_{i=0}^{K}\sum_{j=0}^{K} \frac{\partial^2 \Phi_0}{\partial \rho_i \partial \rho_j}(\boldsymbol{\rho}(\boldsymbol{x},\xi)). \tag{5.51}$$

将 (3.36)、(3.37) 和 (3.38) 应用于 (5.51)，得到

$$\frac{\partial^2 \Phi_0^{\mathrm{sl,env}}}{\partial \xi^2}(\boldsymbol{x},\xi)=-\left(\frac{x_0}{\xi}\right)^2\sum_{i=0}^{K}\sum_{j=0}^{K} \theta_{ij}^{\Delta}, \tag{5.52}$$

其中 $\boldsymbol{\Theta}^{\Delta}=\left(\theta_{ij}^{\Delta}\right)_{i,j\in[\![K]\!]_0}$ 定义于 (3.29) 之后。结合 (3.22)、(3.16) 和 (5.52)，可得

$$\frac{\partial^2\Phi_0^{\mathrm{sl,env}}}{\partial\xi^2}(\boldsymbol{x},\xi)=0. \tag{5.53}$$

尚需证明 (5.45) 中的最后一个恒等式。对 (5.48) 两边关于 x_0 求导，再利用 $\boldsymbol{\rho}$ 的定义和链式法则，我们得到

$$\frac{\partial^2\Phi_0^{\mathrm{sl,env}}}{\partial\xi\partial x_0}(\boldsymbol{x},\xi)=-\frac{1}{\xi^2}\sum_{i=0}^{K}x_i\frac{\partial^2\Phi_0}{\partial\rho_0\rho_i}(\boldsymbol{\rho}(\boldsymbol{x},\xi)). \tag{5.54}$$

代入 (3.36) 和 (3.37)、$\boldsymbol{\Theta}^{\Delta}\boldsymbol{u}=0$ 这一事实，以及 (3.16) 中 $\boldsymbol{u}$ 的定义，我们由 (5.54) 得出 (5.45) 中的最后一个恒等式成立，从而完成证明。 □

现在我们可以证明收敛结果了。

定理 *2.6* 的证明。我们的证明是对定理 3.1 的应用。回顾 (5.42) 中给出的多维半鞅 $\boldsymbol{\Lambda}^N$ 的定义，以及恒等式 (5.43)。由定理 3.1、引理 5.3 和推论 5.4，过程序列 $(\boldsymbol{x}^N,\xi^N,\boldsymbol{\Lambda}^N)_{N\in\mathbb{N}}$ 在 $\mathscr{D}\left([0,\infty)\ \mathscr{U}_{\mathrm{sl}}\times\mathbb{R}^{K+2}\right)$ 中相对紧。此外，定理 3.1 还表明，任何子序列极限 $(\boldsymbol{x}(t)\ \xi(t)\ \boldsymbol{\Lambda}(t))_{t\geq0}$ 是样本路径位于 $\Gamma_{\mathrm{sl,env}}\times\mathbb{R}^{K+2}$ 中的扩散过程。此后，设 $(\boldsymbol{x}(t)\ \xi(t)\ \boldsymbol{\Lambda}(t))_{t\geq0}$ 为一个子序列极限。由关于环境动力学的假设 1，立即可知 ξ 必为该随机微分方程的（依分布唯一的）解

$$d\xi=\alpha(\xi)\,dt+\eta(\xi)\,dW_{\mathrm{env}}(t).$$

为了计算描述 $\boldsymbol{x}$动力学的随机微分方程的漂移和噪声项，我们需要用（$\boldsymbol{x}(t)\ \xi(t)$）$_{t\geq0}$来刻画极限过程 $\boldsymbol{\Lambda}$。为此，我们将刻画离散过程动力学中出现的各鞅 M_0^N、$M^{N_{\text{辅助}}}$和 $\widetilde{M}^{N_{\text{环境}}}$的极限点（见方程（5.27）、（5.28）和（5.29））。从M_{aux}^N开始，注意到根据估计（5.34），对于所有 $t\geq0$,

$$\lim_{N\to\infty}\mathbb{E}\left[\left[M_{\mathrm{aux}}^N\right](T)\right]=0,$$

因此，在极限下，$M^{N_{\text{辅助}}}$消失。现在，关于 M_0^N，注意到根据引理 5.3，M_0^N当 $N\to\infty$ 时收敛到一个随机过程 M_0，该过程也是一个鞅。此外，根据（5.27），对于所有 $N\in\mathbb{N}$，过程 $\left(Q^N(t)\right)_{t\geq0}$ 定义如下，对于所有 $T\geq0$

$$\begin{aligned}&Q^N(T)\\&:=\left(M_0^N(T)\right)^2-\int_0^T\frac{\left(\sum_{i=0}^K b_ix_i^N\right)\left(\xi^N-(1-b_0)x_0+\sum_{i=1}^K b_ix_i^N\right)-\sum_{i=0}^K b_ix_i^N}{\left(\xi^N-(1-b_0)x_0+\sum_{i=1}^K b_ix_i^N\right)}\,d(\lfloor Nt\rfloor/N),\end{aligned} \tag{5.55}$$

是一个鞅。因此，根据引理 5.3，序列 $\left((M_0^N(T))^2\right.$ $_{N\in\mathbb{N}}$ 具有一致可积性，从而，在 (5.55) 中取 $\left.\right)$ $N\to\infty$，并回顾在 $\Gamma^{\mathrm{sl},\ \mathrm{env}}$, $x_0=\ldots=x_K$ 上，我们得到由下式给出的过程 $(Q(t))_{t\geq0}$

$$Q(T)=M_0(T)^2-\int_0^T\xi_s\left(\frac{x_0}{\xi}-\frac{x_0^2}{\xi^2}\right)dt,$$

也是一个鞅。这刻画了 M_0 的二次变差，由此我们推得存在一个标准布朗运动 W_0，使得

$$M_0(T)=\int_0^T\sqrt{\frac{x_0(\xi-x_0)}{\xi}}\,dW_0(t). \tag{5.56}$$

根据恒等式 (5.25) 和 (5.28)，我们可以将 $\widetilde{M}^N_{\mathrm{env}}$ 写成一个随机积分

$$\widetilde{M}^N_{\mathrm{env}}(T) = \int_0^T \frac{\sum_{i=0}^K b_i x_i^N}{\left((\xi^N - x_0^N) + \sum_{i=0}^K b_i x_i^N\right)} dM^N_{\mathrm{env}}(t).$$

利用引理 5.3、 [36], 中定理 7.2 所述的收敛结果，以及在 Γ 上

$x_0 = \ldots = x_K$ 这一事实，我们

可推得在极限下， $\widetilde{M}^{N_{\text{环境}}}$ 收敛到一个鞅 $\widetilde{M}_{\mathrm{env}}$，它可以写成

$$\widetilde{M}_{\mathrm{env}}(T) = \int_0^T \frac{x_0}{\xi}\, d\left(\int_0^t \eta(\xi)\, dW_{\mathrm{env}}(t')\right) = \int_0^T \frac{x_0}{\xi_s}\eta(\xi)\, dW_{\mathrm{env}}(t).$$

现在我们必须证明布朗运动 W_0 和 W_{env} 相互独立。根据奈特定理，只需证明在极限下，协变差过程几乎处处满足：对任意 $T \geq 0$,

$$[M_0, M_{\mathrm{env}}] \equiv 0. \tag{5.57}$$

令 ε^N 为式 (5.37) 中定义的过程。根据式 (5.27) 和式 (5.25) 中分别对 M_0^N 和 $M^{N_{\text{环境}}}$ 的定义，对每个 $N \in \mathbb{N}$ 和 $T \geq 0$，我们有：

$$\begin{aligned}
&[M_0^N, M_{\mathrm{env}}^N + \varepsilon^N](T) \\
&\quad = \frac{1}{\sqrt{N}} \sum_{t=0}^{\lfloor NT \rfloor - 1} \theta^{N,t}(\boldsymbol{x}^N(t/N), \xi^N(t/N)) \Bigg(\xi^N\left(\frac{t+1}{N}\right) - \xi^N\left(\frac{t}{N}\right) - \frac{1}{N}\alpha\left(\xi^N\left(\frac{t}{N}\right)\right) \\
&\qquad\qquad - w_1^N\left(\xi^N\left(\frac{t}{N}\right)\right)\Bigg).
\end{aligned} \tag{5.58}$$

由于对任意 $t \geq 0$,

$$\theta^{N,t}(\boldsymbol{x}^N(t/N), \xi^N(t/N)) \text{ and } \left(\xi^N\left(\frac{t+1}{N}\right) - \xi^N\left(\frac{t}{N}\right) - \frac{1}{N}\alpha\left(\xi^N\left(\frac{t}{N}\right)\right) - w_1^N\left(\xi^N\left(\frac{t}{N}\right)\right)\right)$$

在给定 $\mathcal{F}_t^N$ 的条件下相互独立，因此对每个 $N \in \mathbb{N}$， $\left(\left[M_0^N, M^{N_{\text{环境}}} + \varepsilon^N\right](t)\right)_{t\geq 0}$ 是一个鞅。根据引理 5.3，$(M_0^N)_{N\in\mathbb{N}}$ 和 $(M_{\mathrm{env}}^N + \varepsilon^N)_{N\in\mathbb{N}}$ 均满足假设 4，因此 [36] 中的命题 4.3 表明，右连续且有左极限过程的序列 $\left(\left(\left[M_0^N, M^{N_{\text{环境}}} + \varepsilon^N\right](t)\right)_{t\geq 0}\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 在 $\mathscr{D}([0,\infty)\ \mathbb{R})$ 中弱收敛到 $\left([M_0, M_{\mathrm{env}}](t)\right)_{t\geq 0}$，当 $N \to 0$ 时。根据引理 5.3 中对所有 $T \geq 0$ 所述的序列 $\left(\left[M_0^N\right](T)\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 和 $\left(\left[M_{\mathrm{env}}^N + \varepsilon^N\right](T)\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 的一致可积性，我们得出 $\left([M_0, M_{\mathrm{env}}](t)\right)_{t\geq 0}$ 也是一个鞅。

由于 M_0 和 M_{env} 连续， $\left([M_0, M_{\mathrm{env}}](t)\right)_{t\geq 0}$ 是一个连续有限变差过程，同时也是一个鞅，即 (5.57) 成立。由此证明了 W_0 和 W_{env} 是相互独立的布朗运动。因而，根据 (5.42)，过程 Λ_0 对所有 $T \geq 0$均满足：

$$\begin{aligned}
\Lambda_0(T) &= M_0(T) + \widetilde{M}_{\mathrm{env}}(T) + \int_0^T \frac{\alpha(\xi)x_0}{\xi}\, dt \\
&= \int_0^T \sqrt{\frac{x_0(\xi - x_0)}{\xi_s}}\, dW_0(t) + \int_0^T \frac{\eta(\xi_s)x_0}{\xi_s}\, dW_{\mathrm{env}}(\tau) + \int_0^T \frac{\alpha(\xi)x_0}{\xi}\, dt.
\end{aligned} \tag{5.59}$$

最后，根据定理 3.1，我们得出极限过程 $(x_0(t))_{t\geq 0}$ 满足以下随机微分方程：

$$\begin{aligned} &x_0(T)-x_0(0)\\ &\quad=\int_0^T \frac{\partial \Phi_0^{\mathrm{sl,env}}}{\partial x_0}\sqrt{\frac{x_0(\xi-x_0)}{\xi}}\,dW_0(t)+\int_0^T \frac{\partial \Phi_0^{\mathrm{sl,env}}}{\partial x_0}\frac{\eta(\xi)x_0}{\xi}\,dW_{\mathrm{env}}(t)+\int_0^T \frac{\partial \Phi_0^{\mathrm{sl,env}}}{\partial x_0}\frac{\alpha(\xi)x_0}{\xi}\,dt\\ &\qquad+\frac{1}{2}\int_0^T \frac{\partial^2 \Phi_0^{\mathrm{sl,env}}}{\partial x_0^2}\frac{x_0(\xi-x_0)}{\xi}\,dt+\frac{1}{2}\int_0^t \frac{\partial^2 \Phi_0^{\mathrm{sl,env}}}{\partial x_0^2}\frac{\eta^2(\xi)x_0^2}{\xi^2}\,dt+\int_0^T \frac{\partial^2 \Phi_0^{\mathrm{sl,env}}}{\partial x_0\partial \xi}\frac{\eta^2(\xi)x_0}{\xi}\,dt. \end{aligned} \tag{5.60}$$

将引理 5.5 应用于 (5.60)，即可完成证明。 □

现在我们继续证明命题 2.8，该命题对种群规模波动对休眠性状进化的影响作出了定性描述。

命题 *2.8* 的证明。我们将把证明分成若干步骤，分别对应断言 (i)–(iv)。

断言 (i) 的证明：

由 (2.43) 可直接得出 $g(\boldsymbol{b},\,0,\,\xi)\equiv 0$；而将命题 2.4(iii) 应用于 (2.43)，可得 $g(\boldsymbol{b},\,1,\,\xi)\equiv 0$。

断言 (ii) 的证明：

注意到，对每一个 $K\in\mathbb{N}$、所有 $\boldsymbol{b}\in\mathbb{S}_K^*$ 以及所有 $0<\xi_{\min}<\xi_{\max}$，对所有 $\xi\in[\xi_{\min},\xi_{\max}]$，我们有

$$\lim_{\rho_0\to 0}\frac{B(1-\rho_0)}{(B(1-\rho_0)+1)\xi}+\frac{\rho_0}{2}\left(\frac{\partial^2\Phi_0}{\partial\rho_0^2}(\boldsymbol{\rho})-\frac{2B}{(B(1-\rho_0)+1)}\right)=\frac{B}{(B+1)\xi}\geq\frac{B}{(B+1)\xi_{\max}}>0.$$

因此，由 (2.43) 中定义的映射 $g\colon\mathbb{S}_K^*\times[0,1]\times[\xi_{\min},\xi_{\max}]\to\mathbb{R}$ 的连续性可得该结果。

断言 (iii) 的证明：

将命题 2.4(ii) 应用于 (2.43)，我们得出

$$\begin{aligned} g(\boldsymbol{b},\rho_0,\xi)&\leq\rho_0\left[\frac{B(1-\rho_0)}{(B(1-\rho_0)+1)\xi}+\frac{\rho_0}{2}\left(\frac{B(B(1-\rho_0)+2)}{(B(1-\rho_0)+1)^3}-\frac{2B}{(B(1-\rho_0)+1)}\right)\right]\\ &=\frac{B\rho_0(1-\rho_0)}{(B(1-\rho_0)+1)^3\xi}\left[B^2(1-\rho_0)(1-\rho_0(1+\xi))+B\left(2-\rho_0\left(2+\frac{3\xi}{2}\right)\right)+1\right]. \end{aligned} \tag{5.61}$$

Let

$$\rho_c:=\frac{4+\xi_{\min}}{4+3\xi_{\min}}. \tag{5.62}$$

为了确立断言 (iii)，我们首先证明：当 B 充分大时，(5.61) 右端的项对 $\rho_0\in(\rho_c,1)$ 为负。由于 $\xi_{\min}>0$，$\rho_c>1/(1+\xi_{\min})\geq 1/(1+\xi)$，对任意 $\xi\in[\xi_{\min},\xi_{\max}]$，从而对 $\rho_0\in(\rho_c,1)$，我们有

$$B^2(1-\rho_0)(1-\rho_0(1+\xi))<0. \tag{5.63}$$

此外，对于 $\rho_0\in(\rho_c,1)$ 和 $\xi\in[\xi_{\min},\xi_{\max}]$，我们有

$$2-\rho_0\left(2+\frac{3\xi}{2}\right)\leq-\frac{\xi_{\min}}{(4+3\xi_{\min})}\left(2+\frac{3\xi}{2}\right)\leq-\frac{\xi_{\min}}{(4+3\xi_{\min})}\left(2+\frac{3\xi_{\min}}{2}\right)=-\frac{\xi_{\min}}{2}. \tag{5.64}$$

令 $B_c=2/\xi_{\min}$。则对于 $B>B_c$，(5.64) 意味着，对于 $\rho\in(\rho_c,\,1)$，我们有

$$B\left(2-\rho_0\left(2+\frac{3\xi}{2}\right)\right)+1<0. \tag{5.65}$$

因此，将 (5.63) 和 (5.65) 应用于 (5.61)，我们得出：若 $B > B_c$ 且 $\rho_0 \in (\rho_c, 1)$，则 $g(\boldsymbol{b}, \rho_0, \xi) < 0$ 对所有 $\xi \in [\xi_{\min}, \xi_{\max}]$ 均成立。由于映射 $\xi \in (0, \infty) \mapsto B_c = 2/\xi$ 是递减的，且满足 (2.44) 中的极限条件，证明完毕。 □

5.3 快速变化环境中的扩散过程

本节我们证明定理2.10。我们的论证与第 5.1 节和第 5.2 节所用的方法密切相关。与定理 2.6 的证明一样，我们将构造伯努利型随机变量，用来记录新一代中的每个个体是否为突变体。在快速变化环境下，结果的概率取决于前 K 个世代的遗传组成、前 K 个世代的环境历史，以及当前环境。具体而言，对每个 $N \in \mathbb{N}$，令 $\left\{\zeta^{N,\ \tau}_{\ j} \mid \tau \in \mathbb{N}_0,\ j \in [N]\right\}$ 为一组独立同分布随机变量，其取值属于从 $[0,1]^{K+1} \times [-1,1]^{K+1}$ 到 $\{0, 1\}$ 的可测函数空间，并且对于所有的 $(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{v}, \bar{v}) \in [0,1]^{K+1} \times [-1,1]^K \times [-1,1]$，

$$\mathbb{E}\left[\zeta_j^{N,\tau}(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{v}, \bar{v})\right] = \frac{b_0(1+\bar{v})x_0 + \sum_{i=1}^K b_i(1+v_{i-1})x_i}{((1-x_0)+b_0x_0)(1+\bar{v}) + \sum_{i=1}^K b_i(1+v_{i-1})x_i}. \tag{5.66}$$

根据 (2.47)，我们可以构造快速变化环境中的赖特-费希尔过程，使得对于任意 $t \in (0, \infty)$ 以及满足 $\lfloor Nt \rfloor \geq 1$ 的每个 $N \in \mathbb{N}$，

$$x_0^N(t) = \frac{1}{N}\sum_{j=1}^N \zeta_j^{N,(\lfloor Nt \rfloor - 1)}\left(\boldsymbol{x}^N\left(t - \tfrac{1}{N}\right), \boldsymbol{v}^N\left(t - \tfrac{1}{N}\right), v_0^N(t)\right). \tag{5.67}$$

接下来的结果是一个初等的矩计算，将用于描述 x_0^N增量的矩。对于每个 $N \in \mathbb{N}$，我们用 π^N 表示 $v_0^N(0)$ 的分布；根据假设 2，它具有如下形式

$$\pi^N(\{-s_N\}) = \pi^N(\{s_N\}) = \frac{1-\pi^N(\{0\})}{2} = p \in [0, 1/2], \tag{5.68}$$

其中 $(s_N)_{N\in\mathbb{N}}$ 满足 (2.45)。

引理 5.6。对于满足 $f_1 \geq f_2$ 和 $f_3 \geq f_4 > 0$ 的常数 f_1、f_2、f_3、$f_4 \in [0,1]$，以及一个服从分布 π^N 的随机变量 $\bar{v}$，有

$$\mathbb{E}_{\pi^N}\left[\frac{f_1 + \bar{v}f_2}{f_3 + \bar{v}f_4}\right] = \frac{f_1}{f_3} + \frac{2ps_N^2 f_4(f_1f_4 - f_2f_3)}{(f_3^2 - s_N^2 f_4^2)f_3}, \tag{5.69}$$

and

$$\mathbb{E}_{\pi^N}\left[\left(\frac{f_1 + \bar{v}f_2}{f_3 + \bar{v}f_4} - \mathbb{E}_{\pi^N}\left[\frac{f_1 + \bar{v}f_2}{f_3 + \bar{v}f_4}\right]\right)^2\right] = \frac{2ps_N^2(f_1f_4 - f_2f_3)^2}{f_3^4} + \mathcal{O}(s_N^3). \tag{5.70}$$

此外，对于任意 $q \geq 3$，有

$$\mathbb{E}_{\pi^N}\left[\left|\frac{f_1 + \bar{v}f_2}{f_3 + \bar{v}f_4} - \mathbb{E}_{\pi^N}\left[\frac{f_1 + \bar{v}f_2}{f_3 + \bar{v}f_4}\right]\right|^q\right] = \mathcal{O}(s_N^q). \tag{5.71}$$

进一步，

$$\mathbb{E}_{\pi^N}\left[\bar{v}\left(\frac{f_1 + \bar{v}f_2}{f_3 + \bar{v}f_4} - \mathbb{E}_{\pi^N}\left[\frac{f_1 + \bar{v}f_2}{f_3 + \bar{v}f_4}\right]\right)\right] = -2ps_N^2\frac{(f_1f_4 - f_2f_3)}{f_3^2} + \mathcal{O}(s_N^3). \tag{5.72}$$

引理 5.6 的证明很简单，我们将其推迟到第 6.4 节。现在我们说明，引理 2.9 描述了环境和突变体比例在单个世代中的期望增量，它是引理 5.6 的一个推论。

引理 *2.9* 的证明。 恒等式 (2.51) 和 (2.52) 直接由第 2.3 节引入的快速变化环境中带有种子库的 Wright- Fisher 模型的定义以及假设 2 得出。剩下需要证明的是 (2.49)。由 (5.66) 和 (5.67), 对于每个 $N \in \mathbb{N}$,$t \in [0,+\infty)$，我们有

$$\begin{aligned}&\mathbb{E}\left[x_0^N\left(t+\frac{1}{N}\right)-x_0^N(t)\middle|\mathcal{F}_t^N\times\sigma\left(\upsilon_0^N\left(t+\frac{1}{N}\right)\right)\right]\\&=\frac{b_0(1+\upsilon_0^N(t+1/N))x_0^N(t)+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1}^N(t))x_i^N(t)}{((1-x_0^N(t))+b_0x_0^N(t))\,(1+\upsilon_0^N(t+1/N))+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1}^N(t))x_i^N(t)}-x_0^N(t).\end{aligned}\tag{5.73}$$

应用塔式性质和（2.46），并注意到在给定 $\mathcal{F}_t^N$ 的条件下，（5.73）中的随机变量 $\upsilon_0^N(t+1/N)$ 的分布由（ 5.68 ）给出，我们得出（ 2.49 ）由（ 5.69 ）推出。

□

将快速变化环境中的 Wright-Fisher模型的动力学写成同时追踪二项抽样噪声和环境噪声的形式将十分方便。为研究遗传抽样产生的噪声，对于每个 $N \in \mathbb{N}$，我们引入一组取值于从 $[0,1]^{K+1}\times[-1,1]^{K+1}$ 到 $\mathbb{R}$ 的可测函数空间中的独立同分布随机变量 $\left\{\theta^{N,\ \tau}_{\cdot,\ 0}\mid\tau\in\mathbb{N}_0\right\}$，其定义为

$$\theta_0^{N,\tau}(\boldsymbol{x},\boldsymbol{\upsilon},\bar{\upsilon}):=\frac{1}{\sqrt{N}}\sum_{j=1}^N\left(\zeta_j^{N,\tau}(\boldsymbol{x},\boldsymbol{\upsilon},\bar{\upsilon})-\frac{b_0(1+\bar{\upsilon})x_0+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1})x_i}{((1-x_0)+b_0x_0)\,(1+\bar{\upsilon})+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1})x_i}\right).\tag{5.74}$$

为研究环境波动所产生的突变个体动力学中的噪声项，对于每个 $N\in\mathbb{N}$ 和 $(\boldsymbol{x},\ \boldsymbol{\upsilon},\ \bar{\upsilon})\in[0,1]^{K+1}\times(-1,\ 1)^{K+1}$，我们引入以下项

$$\begin{aligned}\theta_{\mathrm{env}}^{N,\tau}(\boldsymbol{x},\boldsymbol{\upsilon},\bar{\upsilon}):=&\frac{b_0(1+\bar{\upsilon})x_0+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1})x_i}{((1-x_0)+b_0x_0)\,(1+\bar{\upsilon})+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1})x_i}\\&-\frac{2ps_N^2(1-x_0)((1-x_0)+b_0x_0)\Big(\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1})x_i\Big)}{(h(\boldsymbol{x},\boldsymbol{\upsilon})^2-s_N^2(1-(1-b_0)x_0)^2)\,h(\boldsymbol{x},\boldsymbol{\upsilon})}\\&-\frac{b_0x_0+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1})x_i}{(1-x_0)+b_0x_0+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1})x_i},\end{aligned}\tag{5.75}$$

其中函数 $h\colon [0,1]^{K+1}\times(-1,\ 1)^K\to\mathbb{R}$ 在 (2.50) 中定义。

注。 注意，若 $\bar{\upsilon}$ 是一个具有分布 π^N 的随机变量，该分布定义于 (5.68) 和$(\boldsymbol{x},\boldsymbol{\upsilon})\in[0,1]^{K+1}\times[-1,1]^K$中，那么，通过应用恒等式 (5.69) 并取

$$\begin{aligned}f_1&=b_0x_0+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1})x_i,\\f_2&=b_0x_0,\\f_3&=(1-x_0)+b_0x_0+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1})x_i,\\f_4&=b_0x_0+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1})x_i,\end{aligned}\tag{5.76}$$

通过重新整理各项，我们得出

$$\mathbb{E}_{\pi^N}\left[\theta_{env}^{N,\tau}(\boldsymbol{x},\boldsymbol{\upsilon},\bar{\upsilon})\right]=0.\tag{5.77}$$

现在，我们将 $(x_0^N(t))_{t\geq 0}$ 的动力学改写为半鞅和强迫场的形式。回顾式 (2.53) 中 $F_{\text{快}0}$ 的定义：$[0,1]^{K+1}\times(-1,\ 1)^K\to\mathbb{R}$。利用 (5.67)、(5.74) 和 (5.75)，对于任意 $T\in[0,\infty)$ 及每个 $N\in\mathbb{N}$，我们有

$$\begin{aligned} x_0^N(T) = x_0^N(0) + M_0^N(T) + M_{\text{env}}^N(T) + \int_0^T F_0^{\text{fast}}(\boldsymbol{x}^N,\boldsymbol{\upsilon}^N)\,d\lfloor Nt\rfloor \\ + \int_0^T 2p(Ns_N^2)\left(\frac{(1-x_0^N)\left((1-x_0^N)+b_0x_0^N\right)\left(\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1}^N)x_i^N\right)}{(1-x_0^N)+b_0x_0^N+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1}^N)x_i^N}\right) d(\lfloor Nt\rfloor/N), \end{aligned} \tag{5.78}$$

其中 $(M_0^N(t))_{t\geq 0}$ 和 $(M^{N}{}_{\text{环境}}(t))_{t\geq 0}$ 是右连续且有左极限过程，由下式给出，对所有 $T\geq 0$,

$$\begin{aligned} M_0^N(T) &:= \frac{1}{\sqrt{N}}\sum_{t=0}^{\lfloor NT\rfloor-1}\theta_0^{N,t}\left(\boldsymbol{x}^N\left(\frac{t}{N}\right),\boldsymbol{\upsilon}^N\left(\frac{t}{N}\right),\upsilon_0^N\left(\frac{t+1}{N}\right)\right), \\ M_{\text{env}}^N(T) &:= \sum_{t=0}^{\lfloor NT\rfloor-1}\theta_{\text{env}}^{N,t}\left(\boldsymbol{x}^N\left(\frac{t}{N}\right),\boldsymbol{\upsilon}^N\left(\frac{t}{N}\right),\upsilon_0^N\left(\frac{t+1}{N}\right)\right). \end{aligned} \tag{5.79}$$

下面的结果涉及过程 $(M_0^N(t))_{t\geq 0}$ 和 $(M^{N}{}_{\text{环境}}(t))_{t\geq 0}$。

引理 5.7。 对每个 $N\in\mathbb{N}$，过程 M_0^N 和 $M^{N}{}_{\text{环境}}$ 都是平方可积鞅。此外，对所有 $T\in[0,\infty)$，随机变量序列 $\left(\left[M_0^N\right](T)\right)_{N\in\mathbb{N}}$、$\left(\left[M_{env}^N\right](T)\right)_{N\in\mathbb{N}}$、$\left((M_0^N(T))^2\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 和 $\left((M_{env}^N(T))^2\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 一致可积。此外，对每个 $N\in\mathbb{N}$ 及任意 $T\geq 0$,

$$\left\langle M_0^N, M_{env}^N\right\rangle(T) = 0. \tag{5.80}$$

证明。 我们将分别研究过程 M_0^N 和 $M^{N}{}_{\text{环境}}$。

步骤（i）： M_0^N 的刻画:

根据条件期望的塔性质，再由 (5.79)、(5.74) 和 (5.66)，可得对所有 $t\in[0,\infty)$,

$$\begin{aligned} &\mathbb{E}\left[M_0^N(t+1/N)-M^N(t)\,|\mathcal{F}_t^N\right] \\ &\quad=\mathbb{E}\left[\mathbb{E}\left[M_0^N(t+1/N)-M^N(t)\,\middle|\mathcal{F}_t^N\times\sigma\left(\upsilon_0^N(t+1/N)\right)\right]\,\middle|\mathcal{F}_t^N\right] \\ &\quad=0, \end{aligned} \tag{5.81}$$

因此，$(M_0^N(t))_{t\geq 0}$ 是一个鞅。为证明一致可积性，我们首先注意到 (5.79)、(5.74) 和 (5.66) 意味着对每个 $N\in\mathbb{N}$，几乎处处有

$$\sup_{t\in[0,\infty)}|M_0^N(t+1/N)-M_0^N(t)|\leq 1. \tag{5.82}$$

此外，利用二项抽样并重新排列各项，对于所有 $t\geq 0$ 和 $\bar{\upsilon}\in\{-s_N,\ 0,\ s_N\}$，我们有

$$\begin{aligned} &\mathbb{E}\left[\left(M_0^N(t+1/N)-M_0^N(t)\right)^2\,\middle|\,\sigma\left(\mathcal{F}_t^N,\left\{\upsilon_0^N\left(t+\frac{1}{N}\right)=\bar{\upsilon}\right\}\right)\right] \\ &\quad=\frac{1}{N}\frac{(1+\bar{\upsilon})(1-x_0^N(t))\left(b_0(1+\bar{\upsilon})x_0^N(t)+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1}^N(t))x_i^N(t)\right)}{\left[\left((1+x_0^N(t))+b_0x_0^N(t)\right)(1+\bar{\upsilon})+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1}^N(t))x_i^N(t)\right]^2} \\ &\quad=\frac{1}{N}\frac{(1-x_0^N(t))\left(b_0x_0^N(t)+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1}^N(t))x_i^N(t)\right)}{\left[\left((1+x_0^N(t))+b_0x_0^N(t)\right)+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1}^N(t))x_i^N(t)\right]^2}+\frac{\bar{\upsilon}}{N}\epsilon(\boldsymbol{x}^N,\boldsymbol{\upsilon}^N,\bar{\upsilon}), \end{aligned} \tag{5.83}$$

其中 $\epsilon\colon\ [0,1]^{K+1}\times(-1,\ 1)^{K+1}\to\mathbb{R}$ 满足

$$\sup_{(\boldsymbol{x},\boldsymbol{v},\bar{v})\in[0,1]^{K+1}\times(-1,1)^{K+1}}|\epsilon(\boldsymbol{x},\boldsymbol{v},\bar{v})|<\infty. \tag{5.84}$$

对等式 (5.83) 两边取给定$\mathcal{F}_t^N$的条件期望，然后利用塔式性质和 (2.45)，我们得出对于每个 $N\in\mathbb{N}$ 以及任意 $T\in[0,\infty)$,

$$\left\langle M_0^N\right\rangle(T)=\frac{1}{N}\sum_{t=0}^{\lfloor NT\rfloor-1}\frac{(1-x_0^N(t/N))\left(b_0x_0^N(t/N)+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1}^N(t/N))x_i^N(t/N)\right)}{\left[(1-x_0^N(t/N))+b_0x_0^N(t/N)+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1}^N(t/N))x_i^N(t/N)\right]^2}+\mathcal{O}(N^{-1/2}). \tag{5.85}$$

特别地，对于所有 $T\geq0$，我们几乎处处有

$$\limsup_{N\to\infty}\left\langle M_0^N\right\rangle(T)\leq\frac{T}{4}. \tag{5.86}$$

利用 (5.82) 和 (5.86)，我们可以应用引理 5.1 得出，对于所有 $T\in[0,\infty)$，随机变量序列 $\left(\left[M_0^N\right](T)\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 和 $\left(\left(M_0^N(T)\right)^2\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 一致可积，正如所需。步骤（ii）： M_{env}^N 的刻画:

M_{env}^N 是鞅这一事实可直接由 (5.77) 得出。此外，根据 (5.75)，利用 (5.70) 和 (5.76) 并重新整理各项，我们得出对于每个 $N\in\mathbb{N}$，存在一个可预测有限变差过程 $(\tilde{\epsilon}^N(t))_{t\geq0}$，使得

$$\left\langle M_{\text{env}}^N\right\rangle(T)=2p(Ns_N^2)\int_0^T\frac{\left(1-x_0^N\right)^2\left(\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1}^N)x_i^N\right)^2}{\left[(1-x_0^N)+b_0x_0^N+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1}^N)x_i^N\right]^2}\,d(\lfloor Nt\rfloor/N)+s_N\tilde{\epsilon}^N(T), \tag{5.87}$$

并且对每个 $T>0$，存在 $C_T^{(1)}>0$，使得对每个 $N\in\mathbb{N}$，几乎处处

$$\sup_{t\leq T}|\tilde{\epsilon}^N(t)|\leq C_T^{(1)}. \tag{5.88}$$

此外，假设 2 与 (5.75) 表明，存在 $C_T^{(2)}>0$，使得几乎处处

$$\sup_{N\in\mathbb{N}}\sup_{t\in[0,\infty)}\left|M_{\text{env}}^N(t+1/N)-M_{\text{env}}^N(t)\right|\leq C_T^{(2)}. \tag{5.89}$$

由 (5.87)、(5.88)、(5.89) 以及 (2.45)，我们可以利用引理 5.1 得出：对所有 $T\in[0,\infty)$，随机变量序列 $\left(\left[M_{\text{env}}^N\right](T)\right)_{N\in\mathbb{N}}$与 $\left(\left(M_{env}^N(T)\right)^2\right)_{N\in\mathbb{N}}$是一致可积的。

步骤 (iii)： M_0^N与 M^N环境的正交性:

接下来需要证明 (5.80)。由 (5.79) 可知，只需证明对于每个 $N\in\mathbb{N}$ 和所有 $t\geq0$,

$$\mathbb{E}\left[\theta_0^{N,t}\left(\boldsymbol{x}^N\left(\frac{t}{N}\right),\boldsymbol{v}^N\left(\frac{t}{N}\right),\upsilon_0^N\left(\frac{t+1}{N}\right)\right)\theta_{\text{env}}^{N,t}\left(\boldsymbol{x}^N\left(\frac{t}{N}\right),\boldsymbol{v}^N\left(\frac{t}{N}\right),\upsilon_0^N\left(\frac{t+1}{N}\right)\right)\middle|\mathcal{F}_{t/N}^N\right]=0. \tag{5.90}$$

由 (5.74) 和 (5.75) 可得,

$$\begin{aligned}
&\mathbb{E}\Bigg[\theta_0^{N,t}\left(\boldsymbol{x}^N\left(\frac{t}{N}\right),\boldsymbol{v}^N\left(\frac{t}{N}\right),\upsilon_0^N\left(\frac{t+1}{N}\right)\right)\theta_{\mathrm{env}}^{N,t}\left(\boldsymbol{x}^N\left(\frac{t}{N}\right),\boldsymbol{v}^N\left(\frac{t}{N}\right),\upsilon_0^N\left(\frac{t+1}{N}\right)\right)\\
&\qquad\qquad\Bigg|\mathcal{F}_{t/N}^N\times\sigma\left(\upsilon_0^N\left(\frac{t+1}{N}\right)\right)\Bigg]\\
&=\theta_{\mathrm{env}}^{N,t}\left(\boldsymbol{x}^N\left(\frac{t}{N}\right),\boldsymbol{v}^N\left(\frac{t}{N}\right),\upsilon_0^N\left(\frac{t+1}{N}\right)\right)\\
&\quad\cdot\mathbb{E}\left[\theta_0^{N,t}\left(\boldsymbol{x}^N\left(\frac{t}{N}\right),\boldsymbol{v}^N\left(\frac{t}{N}\right),\upsilon_0^N\left(\frac{t+1}{N}\right)\right)\middle|\mathcal{F}_{t/N}^N\times\sigma\left(\upsilon_0^N\left(\frac{t+1}{N}\right)\right)\right]\\
&=0,
\end{aligned}\tag{5.91}$$

其中，最后一个等号由 (5.66) 和 (5.74) 得出。由 (5.91) 和塔式性质可得恒等式 (5.90)，从而完成证明。 □

我们还需要用半鞅和大漂移来描述 $\boldsymbol{v}^N$ 的动力学。回顾 $\boldsymbol{F}_{\mathrm{fast}}$ 的定义：$[0,1]^{K+1}\times[-1,1]^K\to\mathbb{R}^{2K+1}$ （见 (2.53)）。对于 $i\in[\![K-1]\!]$，我们有

$$\upsilon_i^N(T)=\int_0^T F_{\mathrm{env},i}^{\mathrm{fast}}(\boldsymbol{x}^N,\boldsymbol{v}^N)\,d\lfloor Nt\rfloor.$$

此外，我们有

$$\upsilon_0^N(T)=\widetilde{M}_{\mathrm{env}}^N(T)+\int_0^T F_{\mathrm{env},0}^{\mathrm{fast}}(\boldsymbol{x}^N,\boldsymbol{v}^N)\,d\lfloor Nt\rfloor,\tag{5.92}$$

其中

$$\widetilde{M}_{\mathrm{env}}^N(T)=\sum_{t=0}^{\lfloor NT\rfloor-1}\upsilon_0^N\left(t+\frac{1}{N}\right).\tag{5.93}$$

接下来，我们刻画过程 $(\widetilde{M}_{\mathrm{env}}^N(t))_{t\geq0}$。

引理 5.8. 对于每个 $N\in\mathbb{N}$，$(\widetilde{M}_{env}^N(t))_{t\geq0}$ 是一个平方可积鞅，并且对于所有$T\in[0,\infty)$，随机变量序列 $\left(\left[\widetilde{M}_{env}^N\right](T)\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 和 $\left(\left(\widetilde{M}_{env}^N(T)\right)^2\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 一致可积。此外，对于每个 $N\in\mathbb{N}$ 以及任意 $T\geq0$,

$$\left\langle M_0^N,\widetilde{M}_{env}^N\right\rangle(T)=0.\tag{5.94}$$

最后，对于每个 $N\in\mathbb{N}$，存在一个有限变差过程 $(\epsilon^N(t))_{t\geq0}$，使得对于每个$T\in[0,\infty)$，存在 $C_T>0$，对于每个 $N\in\mathbb{N}$，几乎处处成立

$$\sup_{t\leq T}|\epsilon^N(t)|\leq C_T,$$

并且对于每个 $N\in\mathbb{N}$ 和 $T\geq0$,

$$\begin{aligned}
&\left\langle M_{env}^N,\widetilde{M}_{env}^N\right\rangle(T)\\
&=-2p(Ns_N^2)\int_0^T\frac{\left(1-x_0^N\right)\left(\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1}^N)x_i^N\right)}{\left[(1-x_0^N)+b_0x_0^N+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1}^N)x_i^N\right]^2}\,d(\lfloor Nt\rfloor/N)+s_N\epsilon^N(T).
\end{aligned}\tag{5.95}$$

证明。 根据 (5.93)、(2.48) 和假设 2，$(\widetilde{M}_{\mathrm{env}}^N(t))_{t\geq0}$ 是均值为零的独立同分布随机变量之和，因此 $(\widetilde{M}_{\mathrm{env}}^N(t))_{t\geq0}$ 是一个鞅。根据假设 2 和 (5.93)，我们还可得

$$\left\langle\widetilde{M}_{\mathrm{env}}^N\right\rangle(T)=2p(Ns_N^2)\frac{\lfloor NT\rfloor}{N}.\tag{5.96}$$

此外，根据 (2.45) 和 (2.48)，我们有，几乎处处

$$\sup_{N\in\mathbb{N}}\sup_{t\le T}|\widetilde{M}^N_{\mathrm{env}}(t)-\widetilde{M}^N_{\mathrm{env}}(t-)|\le 1. \tag{5.97}$$

利用 (2.45)、(5.96) 与 (5.97)，再应用引理 5.1，我们得出随机变量序列 $\left(\left[\widetilde{M}^N_{\mathrm{env}}\right](T)\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 与 $\left(\left(\widetilde{M}^N{}_{\text{环境}}(T)\right)^2\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 是一致可积的。

尚需计算 $\widetilde{M}^N_{\mathrm{env}}$ 与 (5.79) 中引入的鞅 M^N_0 及 M^N_{env} 之间的可预测括号协变差。注意到，由 (5.79) 与 (5.93)，在证明对每一个 $N\in\mathbb{N}$ 以及所有 $t\ge 0$ 成立之后，(5.94) 便随之得出，

$$\mathbb{E}\left[\upsilon_0^N\left(\frac{t+1}{N}\right)\cdot\theta_0^{N,t}\left(\boldsymbol{x}^N\left(\frac{t}{N}\right),\boldsymbol{\upsilon}^N\left(\frac{t}{N}\right),\upsilon_0^N\left(\frac{t+1}{N}\right)\right)\middle|\mathcal{F}^N_{t/N}\right]=0. \tag{5.98}$$

为证明 (5.98) 成立，我们观察到，由 (5.79)、(5.74) 与 (5.66)，我们有

$$\begin{aligned}
&\mathbb{E}\left[\upsilon_0^N\left(\frac{t+1}{N}\right)\cdot\theta_0^{N,t}\left(\boldsymbol{x}^N\left(\frac{t}{N}\right),\boldsymbol{\upsilon}^N\left(\frac{t}{N}\right),\upsilon_0^N\left(\frac{t+1}{N}\right)\right)\middle|\mathcal{F}^N_{t/N}\times\sigma\left(\upsilon_0^N\left(\frac{t+1}{N}\right)\right)\right]\\
&\quad=\upsilon_0^N\left(\frac{t+1}{N}\right)\mathbb{E}\left[\theta_0^{N,t}\left(\boldsymbol{x}^N\left(\frac{t}{N}\right),\boldsymbol{\upsilon}^N\left(\frac{t}{N}\right),\upsilon_0^N\left(\frac{t+1}{N}\right)\right)\middle|\mathcal{F}^N_{t/N}\times\sigma\left(\upsilon_0^N\left(\frac{t+1}{N}\right)\right)\right]\\
&\quad=0,
\end{aligned}$$

因此，(5.98) 由条件期望的塔式性质得出。

尚需证明 (5.95)。注意到，由 (5.75)，并利用引理 5.6 中的恒等式 (5.72) 与 (5.76)，对每一个 $N\in\mathbb{N}$ 和 $T\in(0,\infty)$，我们有

$$\begin{aligned}
&\mathbb{E}\left[\upsilon_0^N\left(\frac{t+1}{N}\right)\cdot\theta_{\mathrm{env}}^{N,t}\left(\boldsymbol{x}^N\left(\frac{t}{N}\right),\boldsymbol{\upsilon}^N\left(\frac{t}{N}\right),\upsilon_0^N\left(\frac{t+1}{N}\right)\right)\middle|\mathcal{F}^N_{t/N}\right]\\
&\quad=-2ps_N^2\frac{\left(1-x_0^N(t/N)\right)\left(\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1}^N(t/N))x_i^N(t/N)\right)}{\left[(1-x_0^N(t/N))+b_0x_0^N(t/N)+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1}^N(t/N)x_i^N(t/N)\right]^2}+\mathcal{O}(s_N^3).
\end{aligned} \tag{5.99}$$

恒等式 (5.95) 随后由 (5.99) 和 (2.45) 得出，从而完成证明。 □

我们还需要刻画出现在 (5.78) 右端的有限变差过程。为简化记号，对 $N\in\mathbb{N}$ 和 $T\in[0,\infty)$，令

$$A_0^N(T):=\int_0^T 2p(Ns_N^2)\left(\frac{(1-x_0^N)\left((1-x_0^N)+b_0x_0^N\right)\left(\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1}^N)x_i^N\right)}{(1-x_0^N)+b_0x_0^N+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1}^N)x_i^N}\right)d(\lfloor Nt\rfloor/N). \tag{5.100}$$

下一个结果是假设 2 的直接推论。回顾在假设 4 之前引入的全变差的定义。

引理 5.9. 对任意 $T\in[0,\infty)$，下列条件成立：

(i) The sequence $\left(\mathfrak{T}(A_0^N,T)\right)_{N\in\mathbb{N}}$ *is uniformly integrable.*

(ii) 对任意 $\varepsilon>0$，我们有

$$\lim_{\delta\to0^+}\limsup_{N\to\infty}\mathbb{P}\left(\sup_{t\le T}\left(\mathfrak{T}(A_0^N,t+\delta)-\mathfrak{T}(A_0^N,t)\right)>\varepsilon\right)=0.$$

证明。 注意，(5.100) 右端的被积函数非负，因此对于每个 $N \in \mathbb{N}$ 以及任意 $T \in [0,\infty)$， $\mathfrak{T}(A_0^N, T) = A_0^N(T)$。于是，由 (2.45) 可知，

$$\sup_{N\in\mathbb{N}} \sup_{(\boldsymbol{x},\boldsymbol{\upsilon})\in[0,1]^{K+1}\times[-1,1]^K} 2p(Ns_N^2)\left(\frac{(1-x_0)\left((1-x_0)+b_0x_0\right)\left(\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1})x_i\right)}{(1-x_0)+b_0x_0+\sum_{i=1}^K b_i(1+\upsilon_{i-1})x_i}\right) < \infty.$$

□

为了将Katzenberger框架应用于分析具有快速变化环境的Wright-Fisher模型，我们还需要刻画流 $\boldsymbol{F}^{\text{快速}}: [0,1]^{K+1}\times(-1,1)^K \to \mathbb{R}^{2K+1}$，该流定义于（2.53）中，以及其相应的投影映射 $\boldsymbol{\Phi}^{\text{fast}}$，该映射在（2.54）之后引入。这将是我们的下一个结果。回顾 Γ^{fast} 在（2.54）中的定义、流 $\boldsymbol{F}: [0,1]^{K+1} \to \mathbb{R}^{K+1}$ 在（2.12）中的定义及其在（2.16）中的相应投影映射 $\boldsymbol{\Phi}$，以及在假设 3 之前引入的集合 $D(1)$。回顾一下，我们使用$\mathbf{0}$ 表示 K 维零向量。

引理5.10。 对于任意$(\boldsymbol{x}, \mathbf{0}) \in \Gamma^{fast}$，在$(\boldsymbol{x}, \mathbf{0})$处计算的 $\boldsymbol{F}^{\text{快速}}$ 的雅可比矩阵，即矩阵 $J\,\boldsymbol{F}^{\text{快速}}(\boldsymbol{x}, \mathbf{0})$，恰好有一个特征值$0$，并且在 $D(1)$ 中有 $2K$ 个特征值。此外，对于任意 $\boldsymbol{x} = (x_0, \cdots, x_K) \in \Gamma$，以下关系成立

$$\frac{\partial\Phi_0^{fast}}{\partial x_0}(\boldsymbol{x},\mathbf{0}) = \frac{1}{B(1-x)+1} \quad and \quad \frac{\partial\Phi_0^{fast}}{\partial \upsilon_0}(\boldsymbol{x},\mathbf{0}) = \frac{(1-b_0)x(1-x)}{B(1-x)+1}. \tag{5.101}$$

此外，

$$\frac{\partial^2\Phi_0^{fast}}{\partial x_0^2}(\boldsymbol{x},\mathbf{0}) = \frac{\partial^2\Phi_0}{\partial x_0^2}(\boldsymbol{x}). \tag{5.102}$$

引理5.10的证明基于公式 (3.7) 和 (3.8)，以及定理 3.2。由于我们在第 3.4 节研究恒定环境下带种子库的Wright-Fisher模型所产生的流的性质时，使用了类似的论证，因此将引理5.10的证明推迟到第6.5节。

现在我们可以证明定理2.10。

定理*2.10*的证明。 我们的证明将应用定理 3.1。与定理 2.6 的证明一样，为了使符号与定理 3.1 中的符号保持一致，我们引入 $(2K+1)$ 维过程

$$\left(\boldsymbol{\Lambda}^N(t)\right)_{t\geq 0} := \left(M_0^N(t) + M_{\text{env}}^N(t) + A_0^N(t), 0, \cdots, 0, \widetilde{M}_{\text{env}}^N(t), 0, \cdots, 0\right)_{t\geq 0},$$

其中， M_0^N、 $M^{N\text{环境}}$、 A_0^N 和 $\widetilde{M}^{N\text{环境}}$ 分别由 (5.79)、(5.100) 和 (5.93) 定义。由 (2.53)、(5.78) 和 (5.92)，对于每个 $N \in \mathbb{N}$ 以及任意 $T \in [0,\infty)$，我们可以将 $(\boldsymbol{x}^N(t)\ \upsilon^N(t))_{t\geq 0}$ 的动力学写为

$$(\boldsymbol{x}^N(T), \boldsymbol{\upsilon}^N(T)) = (\boldsymbol{x}^N(0), \boldsymbol{\upsilon}^N(0)) + \boldsymbol{\Lambda}^N(T) + \int_0^T \boldsymbol{F}^{\text{fast}}(\boldsymbol{x}^N, \boldsymbol{\upsilon}^N)\, d\lfloor Nt\rfloor.$$

为提高可读性，我们将证明分成几个步骤。

步骤（*i*）： $\left(\boldsymbol{x}^N, \boldsymbol{\upsilon}^N, \boldsymbol{\Lambda}^N\right)_{N\in\mathbb{N}}$的紧性

根据定理 3.1 以及引理 5.7、5.8、5.9 和 5.10，过程序列 $\left(\boldsymbol{x}^N, \boldsymbol{\upsilon}^N, \boldsymbol{\Lambda}^N\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 在 $\mathscr{D}\left([0,\infty)\right.$ $\left.[0,1]^{K+1}\times[-1,1]^K\times\mathbb{R}^{2K+1}\right)$ 中相对紧。从现在起，令 $(\boldsymbol{x}(t)\ \boldsymbol{\upsilon}(t)\ \boldsymbol{\Lambda}(t))_{t\geq 0}$

为一个子序列极限。定理 3.1 表明，$(\boldsymbol{x}(t)\ \boldsymbol{v}(t)\ \boldsymbol{\Lambda}(t))_{t\geq 0}$ 是一个扩散过程，其样本路径取值于 $\Gamma_{\text{快速}} = \Gamma \times \{0\}^K$，其中 Γ 是 $(K+1)$ 维超立方体的对角线。由于在极限中，描述环境的坐标消失，且 $x_0 \equiv x_1 \equiv \cdots \equiv x_K$，因此只需描述 x_0 的动力学。

步骤（*ii*）：对$(\boldsymbol{\Lambda}(t))_{t\geq 0}$的刻画

为了计算相应随机微分方程的漂移和噪声项，我们需要用 x_0 来刻画极限过程 $\boldsymbol{\Lambda}$。为此，我们将刻画出现在离散过程动力学中的各鞅 M_0^N、$M^N{}_{\text{环境}}$ 和 $\widetilde{M}^N{}_{\text{环境}}$ 的极限点（参见方程（5.27）、（5.28）和（5.29））。

首先考虑 M_0^N。利用引理 5.7 中所述序列 $\left(\left(M_0^N(T)\right)^2\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 和 $\left(\left[M_0^N\right](T)\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 的一致可积性，我们得出结论：M_0^N 弱收敛到过程 $(M_0(t))_{t\geq 0}$，该过程相对于由 $(\boldsymbol{x}(t)\ \boldsymbol{\Lambda}(t))_{t\geq 0}$ 生成的滤过是连续鞅，其二次变差为 $([M_0^N])_{N\in\mathbb{N}}$ 的（弱）极限。因此，在 (5.85) 两边令 $N\to\infty$ 取极限，并利用 M_0 的连续性，我们得出鞅 M_0 的二次变差对所有 $T\in[0,\infty)$ 均为：

$$[M_0](T) = \langle M_0\rangle(T) = \int_0^T x_0(1-x_0)\,dt.$$

因此，存在一个标准布朗运动 W_0，使得对所有 $T\in[0,\infty)$，

$$M_0(T) = \int_0^T \sqrt{x_0(1-x_0)}\,dW_0(t). \tag{5.103}$$

对 M_{env}^N 重复同样的论证，使用 (5.87) 代替 (5.85)，然后应用 (2.45)，我们得出，当 $N\to\infty$ 时，过程序列 $(M_{\text{env}}^N)_{N\in\mathbb{N}}$ 弱收敛于一个连续鞅 M_{env}，其二次变差对所有 $T\geq 0$ 均由下式给出：

$$[M_{\text{env}}](T) = \langle M_{\text{env}}\rangle(T) = 2ps^2(1-b_0)^2\int_0^T x_0^2(1-x_0)^2\,dt. \tag{5.104}$$

因此，存在一个标准布朗运动 W_{env}，使得对所有 $T\in[0,\infty)$，

$$M_{\text{env}}(T) = (2p)^{1/2}s(1-b_0)\int_0^T x_0(1-x_0)\,dW_{\text{env}}(t). \tag{5.105}$$

此外，在 (5.80) 中令 $N\to\infty$ 取极限，并使用引理 5.7 中所述的一致可积条件，我们得出，M_0 与 M_{env} 的协变差恒等于 0，因此根据奈特定理，布朗运动 W_0 与 W_{env} 相互独立。

将我们对用引理 5.8 和恒等式 (5.96)，下列条件分析 $\left(\widetilde{M}_{\text{env}}^N\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 弱收敛于连续鞅 $\widetilde{M}_{\text{env}}$，其二次变差为

$$[\widetilde{M}_{\text{env}}](T) = \langle\widetilde{M}_{\text{env}}\rangle(T) = 2ps^2T. \tag{5.106}$$

在 (5.95) 两边取 $N\to\infty$ 的极限，利用引理 5.7 和 5.8 中陈述的一致可积条件，再回顾 (5.104) 和 (5.106)，我们得出 M_{env} 与 M_{env} 的协变差 $\widetilde{\ }$ 对所有 $T\in[0,\infty)$ 均满足

$$[M_{\text{env}},\widetilde{M}_{\text{env}}](T) = -\left([M_{\text{env}}](T)[\widetilde{M}_{\text{env}}](T)\right)^{1/2} = -2ps^2(1-b_0)\int_0^T x_0(1-x_0)\,dt. \tag{5.107}$$

因此，根据奈特定理和 (5.106)，对于所有 $T\in[0,\infty)$

$$\widetilde{M}_{\text{env}}(T) = -(2p)^{1/2}sW_{\text{env}}(T), \tag{5.108}$$

其中 $W_{\mathrm{e\ nv}}$ 是 (5.105) 右侧出现的标准布朗运动。

为了计算极限随机微分方程的漂移，我们还需要刻画式 (5.100) 中定义的有限变差过程序列 $(A_0^N)_{N\in\mathbb{N}}$ 的极限。根据引理 5.9 和定理 3.1，序列 $(A_0^N)_{N\in\mathbb{N}}$ 弱收敛到有限变差过程 A_0，当 $N\to\infty$。对式 (5.100) 两边取 $N\to\infty$ 时的极限，再利用控制收敛和式 (2.45)，我们得出，对所有 $T\in[0,\infty)$

$$A_0(T)=2ps^2(1-b_0)\int_0^T x_0(1-x_0)\Big((1-x_0)+b_0x_0\Big)\,dt. \tag{5.109}$$

步骤 *(iii)*：极限随机微分方程

现在我们可以陈述 x_0 的极限随机微分方程了。将定理 3.1 应用于过程序列 $\Big(\boldsymbol{x}^N,\boldsymbol{\upsilon}^N,\boldsymbol{\Lambda}^N\Big)_{N\in\mathbb{N}}$，可得在极限下，$(x_0(t))_{t\geq0}$ 满足以下随机微分方程

$$\begin{aligned}dx_0=&\frac{\partial\Phi_0^{\mathrm{fast}}}{\partial x_0}dA_0(t)+\frac{\partial\Phi_0^{\mathrm{fast}}}{\partial x_0}dM_0(t)+\frac{\partial\Phi_0^{\mathrm{fast}}}{\partial x_0}dM_{\mathrm{env}}(t)+\frac{\partial\Phi_0^{\mathrm{fast}}}{\partial\upsilon_0}d\widetilde{M}_{\mathrm{env}}(t)+\frac{1}{2}\frac{\partial^2\Phi_0^{\mathrm{fast}}}{\partial x_0^2}d[M_0](t)\\&+\frac{1}{2}\frac{\partial^2\Phi_0^{\mathrm{fast}}}{\partial x_0^2}d[M_{\mathrm{env}}](t)+\frac{1}{2}\frac{\partial^2\Phi_0^{\mathrm{fast}}}{\partial\upsilon_0^2}d[\widetilde{M}_{\mathrm{env}}](t)+\frac{\partial^2\Phi_0^{\mathrm{fast}}}{\partial x_0\partial\upsilon_0}d[M_{\mathrm{env}},\widetilde{M}_{\mathrm{env}}](t),\end{aligned} \tag{5.110}$$

其中，为了计算涉及二阶导数的项，我们利用了对所有$T\in[0,\infty)$

$$[M_0,M_{\mathrm{env}}](T)=[M_0,\widetilde{M}_{\mathrm{env}}](T)=0.$$

然后，将恒等式 (5.101)、(5.102)、(5.103)、(5.105)、(5.107)、(5.108) 和 (5.109) 应用于 (5.110) 并重新整理各项，即可得到 (2.55)。证明至此完成。 □

6 技术性结果与辅助结果的证明

6.1 K =1 时常微分方程的显式解

本节中，我们对 $K=1$ 应用特征线法，研究 (2.12) 中的流。回顾一下，Γ 是 $[0,1]^2$ 的对角线。我们将证明以下结果。

引理 6.1. 设 $\boldsymbol{\Phi}\colon[0,1]^2\to\Gamma$ 是 (2.16) 中定义的映射，它与 (2.12) 中满足 $K=1$ 的流 $\boldsymbol{F}\colon[0,1]^2\to\mathbb{R}^2$ 相关联。那么，对于任意 $\boldsymbol{x}=(x_0,x_1)\in[0,1)\times[0,1]$，有

$$\frac{(1-b_0)x_1+b_0}{(1-x_0)}-(1-b_0)\log(1-x_0)=\frac{(1-b_0)\Phi_0(\boldsymbol{x})+b_0}{(1-\Phi_0(\boldsymbol{x}))}-(1-b_0)\log(1-\Phi_0(\boldsymbol{x})). \tag{6.1}$$

证明。对于 $K=1$，与式 (2.12) 中定义的流相关联的常微分方程可化简为

$$\frac{d}{dt}x_0(t)=-\frac{(1-b_0)(1-x_0)(x_0-x_1)}{1-(1-b_0)(x_0-x_1)}\quad\text{and}\quad\frac{d}{dt}x_1(t)=x_0-x_1, \tag{6.2}$$

因为根据式 (2.1)，我们有 $b_1=1-b_0$。于是令

$$y_0:=1-x_0\quad\text{and}\quad y_1:=(1-b_0)x_1+b_0, \tag{6.3}$$

由（6.2）可得

$$\frac{d}{dt}y_0(t)=y_0\frac{(1-b_0)(x_0-x_1)}{1-(1-b_0)(x_0-x_1)}\quad\text{and}\quad\frac{d}{dt}y_1(t)=(1-b_0)(x_0-x_1). \tag{6.4}$$

注意， y_0 表示当前世代中野生型个体的比例，而y_1 表示在前一世代产生、并将对当前世代基因库作出贡献的种子的比例。于是，根据链式法则和（6.4），我们有

$$\begin{aligned}\frac{d}{dy_0}y_1 &= \frac{1-(1-b_0)(x_0-x_1)}{y_0}\\ &= \frac{y_1}{y_0}+(1-b_0),\end{aligned} \tag{6.5}$$

其中，最后一个等号用到了由 (6.3) 可知的事实，

$$(1-b_0)(x_0-x_1) = 1-y_1-(1-b_0)y_0.$$

为显式求解 (6.5)，我们再次利用链式法则，得到

$$\frac{d}{d(\log y_0)}y_1 = y_1+(1-b_0)e^{\log y_0},$$

其唯一解为

$$\begin{aligned}y_1 &= (1-b_0)(\log y_0)e^{\log y_0}+Ce^{\log y_0}\\ &= (1-b_0)y_0\log y_0+Cy_0,\end{aligned}$$

其中， C 是一个参数，由 (6.5) 中常微分方程的初始条件确定。接着，应用 (6.3)，并令初始条件为 $\boldsymbol{x}=(x_0,\ x_1)\in[0,1)\times[0,1]$，我们便得出对所有 $t\geq 0$，都有

$$\frac{(1-b_0)x_1+b_0}{(1-x_0)}-(1-b_0)\log(1-x_0) = \frac{(1-b_0)x_1(t)+b_0}{(1-x_0(t))}-(1-b_0)\log(1-x_0(t)). \tag{6.6}$$

由引理 3.4，(2.16) 中定义的投影映射 $\boldsymbol{\Phi}:[0,1]^2\to\Gamma$ 是良定义的，而且我们还有 $\Phi_0=\Phi_1$。因此，令 (6.6) 右端在 $t\to\infty$ 时取极限，即完成证明。

□

随后，对 (6.1) 两边分别关于 x_0 和x_1求导，即可得到 (2.21)。对于 $K\geq 2$ 的情形，我们无法应用特征线法。具体而言，我们没有找到该情形下与 (6.5) 对应的公式。

6.2 定理 3.2 和 3.3 的证明

本节将证明定理 3.2 和 3.3，即通过研究流形 Γ 附近的动力系统，给出矩阵 $\boldsymbol{\Theta}$ 的显式公式；该矩阵是稳定非线性流形的二次近似（见 (3.6)）。回顾一下，定义于 (3.5) 的 Γ 是常微分方程 (3.4) 的不变吸引子流形。假设假设 3 和 5 均成立。对于任意 $\boldsymbol{x}\in\Gamma$，令 $\boldsymbol{u}\equiv\boldsymbol{u}(\boldsymbol{x})$ 为 $\mathrm{J}\,\mathrm{F}_{\boldsymbol{x}}$ 对应于特征值 0 的右特征向量，并令 $\boldsymbol{v}\equiv\boldsymbol{v}(\boldsymbol{x})$ 为 $\mathrm{J}\,\mathrm{F}_{\boldsymbol{x}}$ 对应于特征值 0 的左特征向量，使得 $\boldsymbol{u},\boldsymbol{v}=1$。对于任意 $\boldsymbol{x}\in\Gamma$，分别令 $E_c\equiv E_c(\boldsymbol{x})$ 和 $E_s\equiv E_s(\boldsymbol{x})$ 表示线性中心流形和线性稳定流形。注意， $E_c=$ 是 $\mathrm{Span}(\boldsymbol{u})$，而 $\mathrm{J}\,\mathrm{F}_{\boldsymbol{x}}$ 对应于 $\mathrm{J}\,\mathrm{F}_{\boldsymbol{x}}$ 的负实部特征值的右特征向量构成 E_s 的一组基。回顾一下， Γ 是非线性中心流形，并令 $\mathfrak{W}_s\equiv\mathfrak{W}_s(\boldsymbol{x})$ 为在 $\boldsymbol{x}$ 处与 E_s 相切的非线性稳定流形。另外，回顾 (3.9) 和 (3.10) 中投影矩阵 P_c 和 P_s 的定义。根据 [40], 中的引理 5.2，P_c 和 P_s 定义良好，并满足关系 $\mathrm{P}_c^2=\mathrm{P}_c$、$\mathrm{P}_s^2=\mathrm{P}_s$ 和 $\mathrm{P}_c\mathrm{P}_s=\mathrm{P}_s\mathrm{P}_c=0$。

我们首先注意到，对于任意 $\boldsymbol{x}\in\Gamma$，左特征向量 $\boldsymbol{v}(\boldsymbol{x})$ 与线性稳定流形 $E_s(\boldsymbol{x})$ 正交。事实上，对于任意 $\boldsymbol{y}\in E_s$，存在 $\tilde{\boldsymbol{y}}\in E_s$ 使得 $\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}\tilde{\boldsymbol{y}}=\boldsymbol{y}$，

因为 E_s 是由与$\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}$ 的负实部特征值对应的（广义）特征向量张成的空间。因此，对于任意 $\boldsymbol{y} \in E_s$, 存在 $\tilde{\boldsymbol{y}} \in E_s$ 使得

$$\langle \boldsymbol{y}, \boldsymbol{v} \rangle = \langle \tilde{\boldsymbol{y}}, \mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^* \boldsymbol{v} \rangle = 0.$$

此外$\mathcal{P}_s^* \boldsymbol{v} = 0$，因为

$$\langle \mathcal{P}_s^* \boldsymbol{v}, \mathcal{P}_s^* \boldsymbol{v} \rangle = \langle \mathcal{P}_s \left(\mathcal{P}_s^* \boldsymbol{v} \right), \boldsymbol{v} \rangle = 0,$$

其中，最后一个等式是通过注意到$\mathcal{P}_s \left(\mathcal{P}_s^* \boldsymbol{v} \right) \in E_s$，且 $\boldsymbol{v}$ 与E_s正交而得出的。按照 [40], ，我们将用其在 E_c 和 E_s上的投影来表示由常微分方程 (3.4) 给出的流的动力学。

为简化记号，令 $(\boldsymbol{y}(t))_{t \geq 0}$ 表示从 $\boldsymbol{y}(0) \in \mathscr{U}$出发的常微分方程的流曲线。令$\varepsilon > 0$ 满足：只要 $\boldsymbol{y}(0) \in \mathcal{B}(\boldsymbol{x}, \varepsilon) \cap \mathfrak{W}_s$，对于所有 $t \geq 0$，就有 $\boldsymbol{y}(t) \in \mathcal{B}(\boldsymbol{x}, \varepsilon) \cap \mathfrak{W}_s$。由$\mathbf{F}$ 的光滑性，并假设 ε 足够小，我们可以对$\mathbf{F}$作泰勒展开，并写出对于任意流 $(\boldsymbol{y}(t))_{t \geq 0} \subset \mathcal{B}(\boldsymbol{x}, \varepsilon) \cap \mathfrak{W}_s$,

$$\frac{d\boldsymbol{y}(t)}{dt} = \mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}(\boldsymbol{y} - \boldsymbol{x}) + \frac{1}{2}\mathcal{H}_{\boldsymbol{x}}(\boldsymbol{y} - \boldsymbol{x}) + o(||\boldsymbol{y} - \boldsymbol{x}||_2^2), \tag{6.7}$$

其中$\mathcal{H}_{\boldsymbol{x}} = (\mathcal{H}_{\boldsymbol{x},i})_{i=0}^K : \mathbb{R}^{K+1} \to \mathbb{R}^{K+1}$ 对于所有 $i \in [\![K]\!]_0$ 由下式给出

$$\mathcal{H}_{\boldsymbol{x},i}(\boldsymbol{y} - \boldsymbol{x}) := \Big\langle \boldsymbol{y} - \boldsymbol{x}, \mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i)(\boldsymbol{y} - \boldsymbol{x}) \Big\rangle. \tag{6.8}$$

现在我们来计算流动力学对 $(\boldsymbol{y}(t))_{t \geq 0}$ 的投影的影响。首先考察投影到线性中心流形 E_c 上的演化。

$$\begin{aligned} \frac{d\left(\mathcal{P}_c(\boldsymbol{y}(t) - \boldsymbol{x})\right)}{dt} &= \Big\langle \mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}(\boldsymbol{y} - \boldsymbol{x}) + \frac{1}{2}\mathcal{H}_{\boldsymbol{x}}(\boldsymbol{y} - \boldsymbol{x}) + o(||\boldsymbol{y} - \boldsymbol{x}||_2^2), \boldsymbol{v} \Big\rangle \boldsymbol{u} \\ &= \Big\langle \boldsymbol{y} - \boldsymbol{x}, \mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^* \boldsymbol{v} \Big\rangle \boldsymbol{u} + \frac{1}{2}\Big\langle \mathcal{H}_{\boldsymbol{x}}(\boldsymbol{x} - \boldsymbol{x}), \boldsymbol{v} \Big\rangle \boldsymbol{u} + o(||\boldsymbol{y} - \boldsymbol{x}||_2^2) \\ &= \frac{1}{2}\Big\langle \mathcal{H}_{\boldsymbol{x}}(\boldsymbol{y} - \boldsymbol{x}), \boldsymbol{v} \Big\rangle \boldsymbol{u} + o(||\boldsymbol{y} - \boldsymbol{x}||_2^2), \end{aligned} \tag{6.9}$$

其中，最后一个等式源于按构造， $\boldsymbol{v}$ 是与特征值 0 对应的$\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}$的左特征向量。为了计算投影到线性稳定流形上的导数，我们结合 (3.10) 中$\mathcal{P}_s$ 的定义以及恒等式 (6.7) 和 (6.9)，得到

$$\frac{d\left(\mathcal{P}_s(\boldsymbol{y}(t) - \boldsymbol{x})\right)}{dt} = \mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}(\boldsymbol{y} - \boldsymbol{x}) + \frac{1}{2}\mathcal{H}_{\boldsymbol{x}}(\boldsymbol{y} - \boldsymbol{x}) - \frac{1}{2}\Big\langle \mathcal{H}_{\boldsymbol{x}}(\boldsymbol{y} - \boldsymbol{x}), \boldsymbol{v} \Big\rangle \boldsymbol{u} + o(||\boldsymbol{y} - \boldsymbol{x}||_2^2). \tag{6.10}$$

为简化记号，对于任意 $\boldsymbol{y} \in \mathbb{R}^{K+1}$，我们记作 $\boldsymbol{y}_s = \mathcal{P}_s(\boldsymbol{y} - \boldsymbol{x})$。根据中心流形定理，存在映射 V: $E_s \to \mathbb{R}$，使得 $\boldsymbol{y} \in \mathfrak{W}_s \cap \mathcal{B}(\boldsymbol{x}, \varepsilon)$ 当且仅当

$$V(\boldsymbol{y}_s)\boldsymbol{u} = \mathcal{P}_c(\boldsymbol{y} - \boldsymbol{x}). \tag{6.11}$$

于是，对于任意 $\boldsymbol{y} \in \mathfrak{W}_s \cap \mathcal{B}(\boldsymbol{x}, \varepsilon)$，我们有

$$\boldsymbol{y} - \boldsymbol{x} = \boldsymbol{y}_s + V(\boldsymbol{y}_s)\boldsymbol{u}. \tag{6.12}$$

注意，由于 $\boldsymbol{x} \in \mathfrak{W}_s$，必有 $V(0) = 0$。此外，由于 $\mathfrak{W}_s$ 在 $\boldsymbol{x}$ 处与 E_s 相切，因此有 $\nabla V(0) = 0$。因此，将 V 在 0 附近作泰勒展开，可得对于任意充分小的 $\boldsymbol{y}_s \in E_s$ （满足$||\boldsymbol{y}_s||_2$ ），

$$V(\boldsymbol{y}_s) = \frac{1}{2}\langle \boldsymbol{y}_s, \boldsymbol{\Theta}\boldsymbol{y}_s \rangle + o(||\boldsymbol{y}_s||_2^2), \tag{6.13}$$

其中， $\boldsymbol{\Theta}$ 是一个 $K+1$阶对称方阵。将式 (6.13) 与式 (3.6) 对比可知，矩阵$\boldsymbol{\Theta}$ 正是我们要计算的对象。由于 V 的定义域是线性稳定子流形 E_s，不失一般性，我们可以假设

$$\mathcal{P}_s^* \boldsymbol{\Theta} = \boldsymbol{\Theta}\mathcal{P}_s = \boldsymbol{\Theta}. \tag{6.14}$$

此外，根据式 (6.11)，非线性流形 $\mathfrak{W}_s$ 在流下的不变性意味着，如果 $\boldsymbol{y}(0) \in \mathfrak{W}_s \cap \mathcal{B}(\boldsymbol{x},\ \varepsilon)$，那么对于所有 $t \geq 0$,

$$V(\boldsymbol{y}_s(t))\boldsymbol{u} = \mathcal{P}_c(\boldsymbol{y}(t) - \boldsymbol{x}). \tag{6.15}$$

对 (6.15) 两边关于时间求导，由链式法则可得

$$\left\langle \nabla V(\boldsymbol{y}_s(t)), \frac{d\boldsymbol{y}_s(t)}{dt} \right\rangle \boldsymbol{u} = \frac{d\left(\mathcal{P}_c(\boldsymbol{y}(t) - \boldsymbol{x})\right)}{dt}. \tag{6.16}$$

将 (6.9)、(6.10)、(6.12) 和 (6.13) 应用于 (6.16)，我们得出

$$\left\langle \boldsymbol{\Theta}\boldsymbol{y}_s, \mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}\Big(\boldsymbol{y}_s + V(\boldsymbol{y}_s)\boldsymbol{u}\Big) \right\rangle + \mathcal{O}(||\boldsymbol{y}_s||_2^3) = \frac{1}{2}\left\langle \mathcal{H}_{\boldsymbol{x}}(\boldsymbol{y}_s + V(\boldsymbol{y}_s)\boldsymbol{u}), \boldsymbol{v} \right\rangle + o(||\boldsymbol{y}_s||_2^2).$$

回顾 $\boldsymbol{u} \in \ker(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}})$、恒等式 (6.8)，并令二次项相等，我们得出：对任意 $\boldsymbol{y}_s \in E_s$，必有

$$\left\langle \boldsymbol{\Theta}\boldsymbol{y}_s, \mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}\boldsymbol{y}_s \right\rangle = \frac{1}{2}\left\langle \mathcal{H}_{\boldsymbol{x}}(\boldsymbol{y}_s), \boldsymbol{v} \right\rangle. \tag{6.17}$$

现在我们证明，可以从一个线性系统得到 $\boldsymbol{\Theta}$。

引理 6.2. 矩阵 $\boldsymbol{\Theta}$ 满足(3.11)。

证明. 我们首先回顾 (6.8)，并将 (6.17) 的右端改写为

$$\begin{aligned}
\frac{1}{2}\left\langle \mathcal{H}_{\boldsymbol{x}}(\boldsymbol{y}_s), \boldsymbol{v} \right\rangle &= \frac{1}{2}\sum_{i=0}^{K} v_i \left\langle \boldsymbol{y}_s, \mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i)\boldsymbol{y}_s \right\rangle \\
&= \left\langle \boldsymbol{y}_s, \left(\frac{1}{2}\sum_{i=0}^{K} v_i \,\mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i)\right)\boldsymbol{y}_s \right\rangle \\
&= \left\langle \mathcal{P}_s\boldsymbol{y}_s, \left(\frac{1}{2}\sum_{i=0}^{K} v_i \,\mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i)\right)\mathcal{P}_s\boldsymbol{y}_s \right\rangle \\
&= \left\langle \boldsymbol{y}_s, \mathcal{P}_s^*\left(\frac{1}{2}\sum_{i=0}^{K} v_i \,\mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i)\right)\mathcal{P}_s\boldsymbol{y}_s \right\rangle,
\end{aligned}$$

其中，我们利用了事实 $\boldsymbol{y}_s = \mathcal{P}_s\boldsymbol{y}_s$，由于 $\boldsymbol{y}_s \in E_s$，推导出第三和第四个等式。因此，根据（6.17），并且由于 $\boldsymbol{\Theta}$ 是对称的，我们得出，对于所有 $\boldsymbol{y}_s \in E_s$,

$$\left\langle \boldsymbol{y}_s, \left(\boldsymbol{\Theta}\mathcal{J}F_{\boldsymbol{x}} - \mathcal{P}_s^*\left(\frac{1}{2}\sum_{i=0}^{K} v_i \,\mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i)\right)\mathcal{P}_s\right)\boldsymbol{y}_s \right\rangle = 0. \tag{6.18}$$

我们将验证 $\boldsymbol{\Theta}\mathcal{J}\,F_{\boldsymbol{x}} - \mathcal{P}_s^*\left(\frac{1}{2}\sum_{i=0}^{K} v_i \,\mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i)\right)\mathcal{P}_s$ 是反对称的。回顾一下，阶数为 $K+1$ 的方阵 $\mathbf{M}$ 是反对称的，当且仅当 $\mathbf{M} = -\bar{\mathbf{M}}^*$；等价地，当且仅当对于所有 $\boldsymbol{y} \in \mathbb{R}^{K+1}$，都有 $\langle \boldsymbol{y}, \mathbf{M}\boldsymbol{y} \rangle = 0$。根据投影 $\mathcal{P}_c$ 和 $\mathcal{P}_s$的定义，对于任意 $\boldsymbol{y} \in \mathbb{R}^{K+1}$，存在 $r \in \mathbb{R}$ 和 $\boldsymbol{y}_s \in E_s$ 使得 $\boldsymbol{y} = \boldsymbol{y}_s + r\boldsymbol{u}$。因此，根据内积的双线性

性,

$$
\begin{aligned}
&\left\langle \boldsymbol{y}, \left(\boldsymbol{\Theta} \mathcal{J} F_{\boldsymbol{x}} - \mathcal{P}_s^* \left(\frac{1}{2} \sum_{i=0}^{K} v_i \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i) \right) \mathcal{P}_s \right) \boldsymbol{y} \right\rangle \\
&\quad = \left\langle (\boldsymbol{y}_s + r\boldsymbol{u}), \left(\boldsymbol{\Theta} \mathcal{J} F_{\boldsymbol{x}} - \mathcal{P}_s^* \left(\frac{1}{2} \sum_{i=0}^{K} v_i \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i) \right) \mathcal{P}_s \right) (\boldsymbol{y}_s + r\boldsymbol{u}) \right\rangle \\
&\quad = \left\langle \boldsymbol{y}_s, \left(\boldsymbol{\Theta} \mathcal{J} F_{\boldsymbol{x}} - \mathcal{P}_s^* \left(\frac{1}{2} \sum_{i=0}^{K} v_i \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i) \right) \mathcal{P}_s \right) \boldsymbol{y}_s \right\rangle \\
&\qquad + r \left\langle \boldsymbol{y}_s, \left(\boldsymbol{\Theta} \mathcal{J} F_{\boldsymbol{x}} - \mathcal{P}_s^* \left(\frac{1}{2} \sum_{i=0}^{K} v_i \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i) \right) \mathcal{P}_s \right) \boldsymbol{u} \right\rangle \\
&\qquad + r \left\langle \boldsymbol{u}, \left(\boldsymbol{\Theta} \mathcal{J} F_{\boldsymbol{x}} - \mathcal{P}_s^* \left(\frac{1}{2} \sum_{i=0}^{K} v_i \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i) \right) \mathcal{P}_s \right) \boldsymbol{y}_s \right\rangle \\
&\qquad + r^2 \left\langle \boldsymbol{u}, \left(\boldsymbol{\Theta} \mathcal{J} F_{\boldsymbol{x}} - \mathcal{P}_s^* \left(\frac{1}{2} \sum_{i=0}^{K} v_i \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i) \right) \mathcal{P}_s \right) \boldsymbol{u} \right\rangle .
\end{aligned}
$$

应用 (6.18) 以及 $\boldsymbol{u} \in \ker(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}) \cap \ker(\mathcal{P}_s)$ 这一事实，我们得到

$$
\begin{aligned}
&\left\langle \boldsymbol{y}, \left(\boldsymbol{\Theta} \mathcal{J} F_{\boldsymbol{x}} - \mathcal{P}_s^* \left(\frac{1}{2} \sum_{i=0}^{K} v_i \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i) \right) \mathcal{P}_s \right) \boldsymbol{y} \right\rangle \\
&\quad = r \left\langle \boldsymbol{u}, \left(\boldsymbol{\Theta} \mathcal{J} F_{\boldsymbol{x}} - \mathcal{P}_s^* \left(\frac{1}{2} \sum_{i=0}^{K} v_i \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i) \right) \mathcal{P}_s \right) \boldsymbol{x}_s \right\rangle \\
&\quad = r \left\langle \boldsymbol{u}, \mathcal{P}_s^* \left(\boldsymbol{\Theta} \mathcal{J} F_{\boldsymbol{x}} - \left(\frac{1}{2} \sum_{i=0}^{K} v_i \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i) \right) \mathcal{P}_s \right) \boldsymbol{x}_s \right\rangle \\
&\quad = r \left\langle \mathcal{P}_s \boldsymbol{u}, \left(\boldsymbol{\Theta} \mathcal{J} F_{\boldsymbol{x}} - \left(\frac{1}{2} \sum_{i=0}^{K} v_i \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i) \right) \mathcal{P}_s \right) \boldsymbol{x}_s \right\rangle \\
&\quad = 0,
\end{aligned}
\tag{6.19}
$$

其中，我们应用恒等式 $\boldsymbol{\Theta} = \mathcal{P}_s^* \boldsymbol{\Theta}$ 推导出了第二个等式。由于 (6.19) 对所有 $\boldsymbol{y} \in \mathbb{R}^{K+1}$ 均成立，我们得到 $\boldsymbol{\Theta} \mathcal{J} F_{\boldsymbol{x}} - \mathcal{P}_s^* \left(\frac{1}{2} \sum_{i=0}^{K} v_i \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i) \right) \mathcal{P}_s$ 是反对称的。因此，

$$
\boldsymbol{\Theta} \mathcal{J} F_{\boldsymbol{x}} - \mathcal{P}_s^* \left(\frac{1}{2} \sum_{i=0}^{K} v_i \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i) \right) \mathcal{P}_s = - \left(\boldsymbol{\Theta} \mathcal{J} F_{\boldsymbol{x}} - \mathcal{P}_s^* \left(\frac{1}{2} \sum_{i=0}^{K} v_i \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i) \right) \mathcal{P}_s \right)^* . \tag{6.20}
$$

回顾 $\boldsymbol{\Theta}$ 和 $\operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i)$ 对所有 $i \in [\![K]\!]_0$ 都是对称的，并重新排列 (6.20) 中的各项，即可得证。□

根据引理 6.2，只需求解方程 (3.11) 即可计算 $\boldsymbol{\Theta}$。一般而言，解的存在性和唯一性取决于雅可比矩阵 $\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}$ [11, 的特征值（定理 VII.2.1]）。如果 $\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}$ 的所有特征值都具有负实部，那么我们将方程 (3.11) 归类为稳定李雅普诺夫方程，解的存在性和唯一性将是显然的。由于 $\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}$ 有一个特征值为 0，且其余所有特征值都具有负实部，我们称这是一个半稳定的奇异李雅普诺夫方程（参见 [9] 中的第 4 节，其中对这一主题进行了介绍）。在这种情况下，解的存在性和唯一性并非先验明确。这将是我们的下一个结果。

引理 6.3。 存在唯一的 $K+1$ 阶方阵 $\boldsymbol{\Theta}$，同时满足方程 (3.11) 和 (6.14)。

证明。 注意到，方阵 $\boldsymbol{\Theta}$ 满足 (6.14) 当且仅当它是实向量空间中的一个元素

$$\mathscr{V} := \left\{ \varphi \in \mathscr{L}\left(\mathbb{R}^{K+1}, \mathbb{R}^{K+1}\right) : \ E_c \subset \ker(\varphi) \quad \text{and} \quad \mathcal{P}_s^* \varphi = \varphi \right\},$$

其中，对于任意向量空间$\mathcal{X}$和$\mathcal{Y}$， $\mathscr{L}(\mathcal{X}, \mathcal{Y})$ 是定义在$\mathcal{X}$上、取值于$\mathcal{Y}$的线性映射集合。~现在定义线性算子 $\Lambda, \Lambda : \mathscr{V} \to \mathscr{V}$，使得对所有 $\varphi \in \mathscr{V}$，

$$\Lambda(\varphi) = \mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^* \varphi \quad \text{and} \quad \widetilde{\Lambda}(\varphi) = \varphi \mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}.$$

~由于 $E_c = \ker(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}})$，我们有 $\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}\mathcal{P}_s = \mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}$，因此算子 Λ 和 Λ 是良定义的。令 $L = \Lambda + \Lambda$。要证明我们的断言，只需证明 L 是可逆的，即 $0 \notin \operatorname{spec}(L)$。

~注意到 Λ 和 Λ 可交换，即对于任意 $\varphi \in \mathscr{V}$，我们有

$$\Lambda\widetilde{\Lambda}\varphi = \Lambda(\varphi \mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}) = \mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^* \varphi \mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}} = \widetilde{\Lambda}(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^* \varphi) = \widetilde{\Lambda}\Lambda\varphi,$$

~由此我们得出 $\operatorname{spec}(L) \subseteq \operatorname{spec}(\Lambda) + \operatorname{spec}(\Lambda)$（例如，参见 [33, 定理 2.4.9] 关于这一事实的~证明）。因此，只需证明 $0 \notin \operatorname{spec}(\Lambda) + \operatorname{spec}(\Lambda)$。为验证这一点，注意到我们可以通过取以下对象将 $\mathscr{V}$ 扩展为复向量空间

$$\widehat{\mathscr{V}} := \left\{ \varphi \in \mathscr{L}\left(\mathbb{C}^{K+1}, \mathbb{C}^{K+1}\right) : \ E_c \subset \ker(\varphi) \quad \text{and} \quad \mathcal{P}_s^* \varphi = \varphi \right\}.$$

~ ^ ^则 $\Lambda, \Lambda \in \mathscr{L}(\mathscr{V}, \mathscr{V})$。设 λ 为 Λ的一个特征值，并设 $\varsigma \neq 0$ 为相应的特征向量。则对所有 $\boldsymbol{y} \in \mathbb{C}^{K+1}$，我们有

$$\Lambda\varsigma\boldsymbol{y} = \mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^*(\varsigma\boldsymbol{y}) = \lambda(\varsigma\boldsymbol{y}).$$

因此， λ 是 $\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^*$的一个特征值，根据假设 3，这意味着要么 $\lambda = 0$ ，要么 $R(\lambda) < 0$。我们现在断言，只有后一种情形是可能的。事实上，若 $\lambda = 0$，则对所有 $\boldsymbol{y} \in \mathbb{C}^{K+1}$ 都应存在 $r \in \mathbb{C}$ 使得 $\varsigma\boldsymbol{y} = r\boldsymbol{v}$。由于 $\mathcal{P}_s^*\varsigma = \varsigma$，这将意味着对所有 $\boldsymbol{y} \in \mathbb{C}^{K+1}$，

$$\varsigma\boldsymbol{y} = \mathcal{P}_s^*\varsigma\boldsymbol{y} = r\mathcal{P}_s^*\boldsymbol{v} = 0,$$

~ ~这构成矛盾，因为 $\varsigma \neq 0$。现在，设 λ 为 Λ的一个特征值，并设 $\tilde{\varsigma}$ 为相应的特征向量。则对所有 $\boldsymbol{y} \in \mathbb{C}^{K+1}$ ，我们有

$$\widetilde{\Lambda}\tilde{\varsigma}\boldsymbol{y} = \tilde{\lambda}\tilde{\varsigma}\boldsymbol{y} = \tilde{\varsigma}\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}\boldsymbol{y}.$$

~假设 $\lambda \notin \operatorname{spec}(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}) \setminus \{0\}$。那么，根据前面的恒等式，我们可以得出，对于任何与具有负实部的特征值 λ 相关联的$\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}$ 的特征向量 $\boldsymbol{y}_s$ ，必有

$$(\tilde{\lambda} - \lambda)\tilde{\varsigma}\boldsymbol{y}_s = 0,$$

这意味着 $\tilde{\varsigma}\boldsymbol{y}_s = 0$。由于按构造有 $\tilde{\varsigma}\boldsymbol{u} = 0$，我们得出 $\tilde{\varsigma} = 0$，这~与假设矛盾。因此，$\operatorname{spec}(\Lambda) \subseteq \operatorname{spec}(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}) \setminus \{0\}$。最后，根据假设 3 以及~前面的论证，这意味着 $\lambda \in \operatorname{spec}(\Lambda) \cup \operatorname{spec}(\Lambda) \Rightarrow R(\lambda) < 0$。特别地，~ ~$0 \notin \operatorname{spec}(L) = \operatorname{spec}(\Lambda + \Lambda) \subset \operatorname{spec}(\Lambda) + \operatorname{spec}(\Lambda)$，因此算子 L 是可逆的，证毕。 □

引理 6.3 表明，我们可以通过求解一个线性方程组来得到矩阵 $\boldsymbol{\Theta}$。因此，定理 3.2 可以理解为引理 6.3 的推论。

定理 *3.2* 的证明。 定理 3.2 可由引理 6.3 以及以下观察得出：一个 $K+1$ 阶的对称矩阵 $\boldsymbol{\Theta}$ 满足方程 (6.14) 和 (3.11)，当且仅当它同时满足 $\boldsymbol{\Theta}\boldsymbol{u}=0$ 和 (3.11)。事实上，若 $\boldsymbol{\Theta}$ 满足 (6.14)，则 $\boldsymbol{\Theta}\boldsymbol{u}=\boldsymbol{\Theta}\mathcal{P}_s\boldsymbol{u}=0$。另一方面，若 $\boldsymbol{\Theta}\boldsymbol{u}=0$，则对于所有 $\boldsymbol{y}=\boldsymbol{y}_s+r\boldsymbol{u}\in\mathbf{R}^{K+1}$，我们有

$$\boldsymbol{\Theta}\mathcal{P}_s\boldsymbol{y}=\boldsymbol{\Theta}\mathcal{P}_s(\boldsymbol{y}_s+r\boldsymbol{u})=\boldsymbol{\Theta}\boldsymbol{y}_s=\boldsymbol{\Theta}(\boldsymbol{y}_s+r\boldsymbol{u})=\boldsymbol{\Theta}\boldsymbol{y}.$$

因此，$\boldsymbol{\Theta}\boldsymbol{u}=0$ 意味着 $\boldsymbol{\Theta}=\boldsymbol{\Theta}\mathcal{P}_s$。由于 $\boldsymbol{\Theta}$ 是对称的，这意味着 $\boldsymbol{\Theta}=\mathcal{P}_s^*\boldsymbol{\Theta}$，即恒等式 (6.14) 成立，正如所期望的那样。 □

现在我们可以证明定理 3.3。

定理 *3.3* 的证明。 为证明所需结论，我们首先证明$\boldsymbol{\Theta}$ 的积分表达式定义良好。为此，只需证明存在 $C_1,C_2>0$ ，使得对所有 $t\geq 0$,

$$\max\left\{\left|\left|\exp(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^*t)\mathcal{P}_s^*\right|\right|,\left|\left|\mathcal{P}_s\exp(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}t)\right|\right|\right\}\leq C_1e^{-C_2t},\tag{6.21}$$

其中 $||\cdot||$ 表示算子范数。为证明 (6.21)，注意到对于任意$\boldsymbol{y}=\boldsymbol{y}_s+\langle\boldsymbol{v},\boldsymbol{y}\rangle\boldsymbol{u}$，其中 $\boldsymbol{y}_s\in E_s$，我们有

$$\begin{aligned}\left|\left|\mathcal{P}_s\exp(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}t)(\boldsymbol{y}_s+\langle\boldsymbol{v},\boldsymbol{y}\rangle\boldsymbol{u})\right|\right|&\leq\left|\left|\mathcal{P}_s\exp(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}t)\boldsymbol{y}_s\right|\right|+|\langle\boldsymbol{v},\boldsymbol{y}\rangle|\cdot\left|\left|\mathcal{P}_s\exp(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}t)\boldsymbol{u}\right|\right|\\&\leq||\mathcal{P}_s||\cdot\left|\left|\exp(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}t)\boldsymbol{y}_s\right|\right|+|\langle\boldsymbol{v},\boldsymbol{y}\rangle|\cdot||\mathcal{P}_s\boldsymbol{u}||\\&\leq e^{-Ct}||\mathcal{P}_s||\cdot||\boldsymbol{y}_s||,\end{aligned}$$

其中，在第二个不等式中，我们利用了如下事实：由于 $\boldsymbol{u}\in\ker(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}})$，对所有 $t\geq 0$，$\exp(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}t)\boldsymbol{u}\equiv\boldsymbol{u}$；在最后一个不等式中，我们利用了如下事实：在 E_s上，$\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}$ 的所有特征值均具有负实部（见 [47]）。注意到，由于$\mathcal{P}_s^*\boldsymbol{v}=0$，$\mathcal{P}_s^*$ 是投影矩阵，其投影到由$\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^*$ 的、对应于具有负实部的特征值的特征向量所张成的空间上，因此我们还可以对 $\left|\left|\exp(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^*t)\mathcal{P}_s^*\right|\right|$进行估计。由此证明了 (6.21)，因此$\boldsymbol{\Theta}$ 的表达式定义良好。海森矩阵的对称性意味着 $\boldsymbol{\Theta}$ 是一个对称矩阵。此外，$\boldsymbol{\Theta}\boldsymbol{u}=0$，因为

$$\mathcal{P}_s\exp(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}t)\boldsymbol{u}=\mathcal{P}_s\boldsymbol{u}=0.$$

B由定理 6.3 可知，接下来只需验证 $\boldsymbol{\Theta}$也满足方程 (3.11)。注意到 t

$$\begin{aligned}\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^*\boldsymbol{\Theta}+\boldsymbol{\Theta}\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}&=-\int_0^{+\infty}\frac{d}{dt}\left(\exp(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^*t)\mathcal{P}_s^*\left(\sum_{i=0}^K v_i\operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i)\right)\mathcal{P}_s\exp(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}t)\right)dt\\&=\mathcal{P}_s^*\left(\sum_{i=0}^K v_i\operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i)\right)\mathcal{P}_s,\end{aligned}$$

因为根据 (6.21),

$$\lim_{t\to+\infty}\exp(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^*t)\mathcal{P}_s^*\left(\sum_{i=0}^K v_i\operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i)\right)\mathcal{P}_s\exp(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}t)=0.$$

因此，该公式成立。

Sup现设 $\mathcal{P}_s^*\left(\sum_{i=0}^K v_i\operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i)\right)\mathcal{P}_s\succeq 0$。固定 $\boldsymbol{y}\in\mathbb{R}^{K+1}$，并考虑常微 E

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt}\boldsymbol{y}(t)&=\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}\boldsymbol{y}(t),\\\boldsymbol{y}(0)&=\boldsymbol{y},\end{aligned}$$

具有解　分方程 $\boldsymbol{y}(t) = \exp(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}t)\boldsymbol{y}$，对所有 $t \geq 0$。由 $\boldsymbol{\Theta}$ 的积分表示，我们有

$$\begin{aligned}\langle \boldsymbol{y}, \boldsymbol{\Theta}\boldsymbol{y}\rangle &= -\int_0^{+\infty} \boldsymbol{y}^* \exp\left(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}}^* t\right)\mathcal{P}_s^* \left(\sum_{i=0}^{K} v_i \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i)\right)\mathcal{P}_s \exp\left(\mathcal{J}\mathbf{F}_{\boldsymbol{x}} t\right)\boldsymbol{y}\, dt \\ &= -\int_0^{+\infty} \left\langle \boldsymbol{y}(t),\, \mathcal{P}_s^* \left(\sum_{i=0}^{K} v_i \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i)\right)\mathcal{P}_s \boldsymbol{y}(t)\right\rangle\, dt \\ &\leq 0,\end{aligned} \tag{6.22}$$

因为我们假设$\mathcal{P}_s^* \left(\sum_{i=0}^{K} v_i \operatorname{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_i)\right)\mathcal{P}_s$ 是半正定的。由于 (6.22) 对任意$\boldsymbol{y} \in \mathbb{R}^{K+1}$都成立，我们得出 $\boldsymbol{\Theta}$ 是负半定的，由此完成证明。

□

6.3 引理5.1的证明

我们需要以下适用于右连续且有左极限的鞅的 Burkholder-Davis-Gundy（BDG）不等式版本；该形式的不等式见 [43], 第527页以及 [25], 中的式 (53)，并且可由 [19, 定理 21.1]推出。对于平方可积的右连续且有左极限鞅 $(M(t))_{t\geq 0}$，满足 $M(0) = 0$，对 $T \geq 0$ 和 $p \geq 2$,

$$\mathbb{E}\left[\sup_{t\leq T} |M(t)|^p\right] \lesssim_p \mathbb{E}\left[(\langle M\rangle(T))^{p/2} + \sup_{t\leq T} |M(t) - M(t-)|^p\right], \tag{6.23}$$

其中，$(\langle M\rangle(t))_{t\geq 0}$表示唯一的可预测的右连续且有左极限过程，使得 $(M^2(t) - \langle M\rangle(t))_{t\geq 0}$是一个鞅。

现在可以证明引理 5.1。

引理 *5.1* 的证明。 随机变量序列 $\left((M^N(T))^2\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 一致可积，这一点可直接由引理的条件以及在 $p = 4$ 中应用 (6.23) 的 BDG 不等式得到。根据标准 BDG 不等式和 (6.23)，我们得到

$$\mathbb{E}\left[\left[M^N\right]^{p/2}(T)\right] \lesssim_p \mathbb{E}\left[(\langle M\rangle(T))^{p/2} + \sup_{t\leq T} |M(t) - M(t-)|^p\right],$$

因此，根据本引理的条件 (i) 和 (ii)，随机变量序列$\left(\left[M^N\right](T)\right)_{N\in\mathbb{N}}$ 也一致可积，从而证明完毕。

□

6.4 引理 5.6 的证明

引理 *5.6* 的证明。 注意到，对变量进行代数变换可得

$$\frac{f_1 + \bar{v}f_2}{f_3 + \bar{v}f_4} = \frac{f_1}{f_3} - \frac{\bar{v}(f_1f_4 - f_2f_3)}{f_3^2} + \frac{\bar{v}^2 f_4(f_1f_4 - f_2f_3)}{(f_3 + \bar{v}f_4)f_3^2}. \tag{6.24}$$

对等式 (6.24) 两边关于 $\bar{v}$ 取期望，然后利用 (5.68) 以及如下事实

$$\frac{1}{(f_3 + s_N f_4)} + \frac{1}{(f_3 - s_N f_4)} = \frac{2f_3}{(f_3^2 - s_N^2 f_4^2)},$$

我们得出结论，(5.69)成立。

为了证明(5.70)和(5.71)，我们注意到，将(6.24)与(5.69)结合可得，对每个 $q \in \mathbb{N}$,

$$\begin{aligned}
&\left(\frac{f_1+\bar{\upsilon}f_2}{f_3+\bar{\upsilon}f_4}-\mathbb{E}_{\pi^N}\left[\frac{f_1+\bar{\upsilon}f_2}{f_3+\bar{\upsilon}f_4}\right]\right)^q \\
&\quad=\left(-\frac{\bar{\upsilon}(f_1f_4-f_2f_3)}{f_3^2}+\frac{\bar{\upsilon}^2f_4(f_1f_4-f_2f_3)}{f_3^2(f_3+\bar{\upsilon}f_4)}-\frac{2ps_N^2f_4(f_1f_4-f_2f_3)}{(f_3^2-s_N^2f_4^2)f_3}\right)^q \\
&\quad=(-1)^q\frac{\bar{\upsilon}^q(f_1f_4-f_2f_3)^q}{f_3^{2q}} \\
&\qquad+(f_1f_4-f_2f_3)^q\sum_{\substack{l_1+l_2+l_3=q:\\ l_2+l_3>0}}\bar{\upsilon}^{l_1+2l_2}s_N^{2l_3}\left(\frac{(-1)^{l_1+l_3}(2p)^{l_3}q!f_4^{l_2+l_3}}{l_1!l_2!l_3!f_3^{q+l_1+l_2}(f_3+\bar{\upsilon})^{l_2}(f_3^2-s_N^2f_4^2)^{l_3}}\right).
\end{aligned} \tag{6.25}$$

对（6.25）两边取期望并使用（5.68），即可得到恒等式（5.70）和（5.71）。

接下来只需证明（5.72）。利用（5.68），再由（6.24），可得

$$\begin{aligned}
\mathbb{E}_{\pi^N}\left[\bar{\upsilon}\left(\frac{f_1+\bar{\upsilon}f_2}{f_3+\bar{\upsilon}f_4}-\mathbb{E}_{\pi^N}\left[\frac{f_1+\bar{\upsilon}f_2}{f_3+\bar{\upsilon}f_4}\right]\right)\right]&=\mathbb{E}_{\pi^N}\left[\frac{\bar{\upsilon}f_1}{f_3}-\frac{\bar{\upsilon}^2(f_1f_4-f_2f_3)}{f_3^2}+\frac{\bar{\upsilon}^3f_4(f_1f_4-f_2f_3)}{(f_3+\bar{\upsilon}f_4)f_3^2}\right] \\
&=-2ps_N^2\frac{(f_1f_4-f_2f_3)}{f_3^2}+\mathcal{O}(s_N^3),
\end{aligned}$$

最后一个等号也由（5.68）成立，由此证明完成。 □

6.5 引理 2.11 和引理5.10的证明

我们先证明引理5.10。回顾（2.53）中流 $\boldsymbol{F}_{\text{快速}}$：$[0,1]^{K+1}\times(-1,1)^K\to\mathbb{R}^{2K+1}$ 及其在（2.54）之后引入的相应投影映射 $\boldsymbol{\Phi}^{\text{fast}}$ 的定义。回顾（2.54）中 Γ^{fast} 的定义、（2.12）中 $\boldsymbol{F}:[0,1]^{K+1}\to\mathbb{R}^{K+1}$ 的定义及其在（2.16）中的相应投影映射 $\boldsymbol{\Phi}$。此外，回顾假设 3 之前引入的 $D(1)$ 的定义。

我们的策略是利用 (3.7) 和 (3.8) 来计算 Φ_0^{fast}在 $\Gamma_{\text{快速}}$中的导数。在本节余下部分，令 $(\boldsymbol{x},\boldsymbol{0})=(x,\cdots x,0,\cdots,0)\in\Gamma^{\text{fast}}$。注意，在 $(\boldsymbol{x},\boldsymbol{0})\in\Gamma^{\text{fast}}$ 处计算的$\boldsymbol{F}_{\text{快速}}$的雅可比矩阵为

$$\begin{aligned}
&J\,\mathbf{F}^{\text{fast}}_{(\boldsymbol{x},\boldsymbol{0})} \\
&=\begin{pmatrix}
-(1-b_0)(1-x) & b_1(1-x)\cdots & b_K(1-x) & b_1x(1-x) & b_2x(1-x)\cdots & b_Kx(1-x)\\
1 & -1 \quad\cdots & 0 & 0 & 0 \quad\cdots & 0\\
\vdots & \vdots \quad\ddots & \vdots & \vdots & \vdots \quad\ddots & \vdots\\
0 & 0 \quad\cdots & -1 & 0 & 0 \quad\cdots & 0\\
0 & 0 \quad\cdots & 0 & -1 & 0 \quad\cdots & 0\\
0 & 0 \quad\cdots & 0 & 1 & -1 \quad\cdots & 0\\
\vdots & \vdots \quad\ddots & \vdots & \vdots & \vdots \quad\ddots & \vdots\\
0 & 0 \quad\cdots & 0 & 0 & 0 \quad\cdots & -1
\end{pmatrix}.
\end{aligned} \tag{6.26}$$

接下来，我们刻画$\mathcal{J}\mathbf{F}^{\text{fast}}$在 $\Gamma_{\text{快速}}$环境中的特征值，并证明在快速变化环境的情况下，假设 3 得到满足。

引理 6.4. 对于每个$(\boldsymbol{x},\boldsymbol{0})\in\Gamma^{fast}$，流$\mathbf{F}^{fast}$的雅可比矩阵在$(\boldsymbol{x},\boldsymbol{0})$处取值时，恰有一个特征值等于$0$，且有 $2K$ 个特征值位于开圆盘 $D(1)=\{\lambda\in\mathbb{C}:|\lambda+1|<1\}$内。

证明。我们将紧密沿用引理 3.4 的证明。注意，当且仅当 $\lambda \in \mathbb{C}$ 是 J F fast($\boldsymbol{x}$,0) 的一个特征值时，$\lambda+1$ 是 $\mathrm{J}\,\mathrm{F}^{\mathrm{fast}}_{(\boldsymbol{x},\mathbf{0})}+\mathrm{I}_{2K+1}$的一个特征值，其中 I_{2K+1} 是 $2K+1$ 阶单位矩阵。利用 (6.26)，并注意到 $\mathrm{J}\,\mathrm{F}^{\mathrm{fast}}_{(\boldsymbol{x},\mathbf{0})}$ 的右下角 $K\times K$ 主子矩阵是下三角矩阵，再直接计算 J F fast($\boldsymbol{x}$,0) $+\mathrm{I}_{2K+1}$ 的特征多项式 $\tilde{p}^*$，可得 J F fast($\boldsymbol{x}$,0) 的特征值是以下多项式方程的解

$$\tilde{p}^*(\lambda+1)=(-1)^K(\lambda+1)^K\tilde{p}(\lambda+1), \tag{6.27}$$

其中 $\tilde{p}$ 是式 (3.15) 中定义的多项式。我们在引理 3.4 中证明了，$\lambda=0$ 是 $\tilde{p}(\lambda+1)=0$ 的代数重数为 1 的根部，而 $\tilde{p}(\lambda+1)=0$ 的其他所有根部的实部均为负，且属于圆盘 $D(1)$。因此，(6.27) 表明，$\mathcal{J}\mathbf{F}^{\mathrm{fast}}_{(\boldsymbol{x},\mathbf{0})}$ 恰有一个特征值 0，且有 $2K$ 个特征值位于 $D(1)$ 中，由此证明完成。

□

引理 6.4 表明，Γ^{fast} 是式 (2.53) 中流的吸引子流形，因此，式 (2.54) 后引入的投影映射 $\boldsymbol{\Phi}^{\mathrm{fast}}\colon\ [0,1]^{K+1}\times[-1,1]^K$ 是良定义的。令$\boldsymbol{u}_{\text{快速}}\equiv\boldsymbol{u}_{\text{快速}}(\boldsymbol{x},\ \mathbf{0})\in\mathbb{R}^{2K+1}$ 为与特征值 0 对应的 $\mathcal{J}\mathbf{F}^{\mathrm{fast}}_{(\boldsymbol{x},\mathbf{0})}$ 的右特征向量。为简化计算，我们设

$$\boldsymbol{u}^{\mathrm{fast}}=\begin{pmatrix}1\\1\\\vdots\\1\\0\\0\\\vdots\\0\end{pmatrix}. \tag{6.28}$$

令 $\boldsymbol{v}_{\mathrm{fast}}\equiv\boldsymbol{v}_{\mathrm{fast}}(\boldsymbol{x},\mathbf{0})\in\mathbb{R}^{2K+1}$ 表示与特征值 0 对应的 $\mathcal{J}\mathbf{F}^{\mathrm{fast}}_{(\boldsymbol{x},\mathbf{0})}$ 的左特征向量，且满足 $\langle\boldsymbol{v}_{\mathrm{fast}}\ \boldsymbol{u}^{\mathrm{fast}}\rangle=1$。由此得到

$$\boldsymbol{v}^{\mathrm{fast}}=\frac{1}{(B(1-x)+1)}\begin{pmatrix}1\\(1-b_0)(1-x)\\\vdots\\b_K(1-x)\\(1-b_0)x(1-x)\\(\sum_{i=2}^K b_i)x(1-x)\\\vdots\\b_Kx(1-x)\end{pmatrix}, \tag{6.29}$$

其中 B 在 (2.3) 中定义。注意，$\boldsymbol{u}^{\mathrm{fast}}$ 和 $\boldsymbol{v}_{\mathrm{fast}}$ 的前 K 个分量分别与 Wright-Fisher 动力学在恒定环境下产生的流 $\boldsymbol{F}$ 的雅可比矩阵中，与特征值 0 对应的右特征向量 (3.16) 和左特征向量 (3.17) 的前几个分量相同。我们还使用映射 $\boldsymbol{\gamma}_{\mathrm{fast}}\colon[0,1]\to\Gamma_{\mathrm{fast}}$ 对流形 Γ^{fast} 进行参数化，其定义为

$$\boldsymbol{\gamma}^{\mathrm{fast}}(x):=(x,x,\cdots,x,0,0,\cdots,0)^*. \tag{6.30}$$

注意，映射 $\boldsymbol{\gamma}^{\mathrm{fast}}$ 满足

$$\frac{d}{dx}\boldsymbol{\gamma}^{\mathrm{fast}}(x)=(1,1,\cdots,1,0,0,\cdots,0)^*\quad\text{and}\quad\frac{d^2}{dx^2}\boldsymbol{\gamma}^{\mathrm{fast}}(x)=0. \tag{6.31}$$

接下来，我们计算映射 Φ_0^{fast}关于 Γ_{fast} 的一阶导数。

引理 6.5. 对于任意满足假设 *2.1* 的 $K\in\mathbb{N}$, $\boldsymbol{b}=(b_i)_{i=0}^K$，以及任意 $(\boldsymbol{x},\mathbf{0})\in\Gamma^{fast}$，方程 (5.101) 成立。

证明。 该结果由将 (3.7) 与 (6.29)、(6.30) 和 (6.31) 结合使用而得出。 □

现在我们可以证明引理5.10。

引理*5.10*的证明。 由引理 6.4 和引理 6.5 可知，只需验证 (5.102) 成立。为此，我们应用定理 3.2。

步骤（*i*）：投影到线性稳定流形上。

利用 (6.28) 和 (6.29)，根据定义 (3.10)，我们计算投影矩阵

$$\mathcal{P}_s^{\mathrm{fast}} = \begin{pmatrix} \mathcal{P}_s & \boldsymbol{R} \\ \mathbf{0}_{K\times(K+1)} & \boldsymbol{I}_K \end{pmatrix}, \qquad (\mathcal{P}_s^{\mathrm{fast}})^* = \begin{pmatrix} \mathcal{P}_s^* & \mathbf{0}_{(K+1)\times K} \\ \boldsymbol{R}^* & \boldsymbol{I}_K \end{pmatrix}, \tag{6.32}$$

其中 $\mathcal{P}_s$ 在 (3.20) 中定义。矩阵 $\boldsymbol{R}$ 具有如下形式

$$\boldsymbol{R} = x(1-x)\begin{pmatrix} -(1-b_0) & -\sum_{i=2}^K b_i & \cdots & -b_K \\ -(1-b_0) & -\sum_{i=2}^K b_i & \cdots & -b_K \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -(1-b_0) & -\sum_{i=2}^K b_i & \cdots & -b_K \end{pmatrix}.$$

步骤（*ii*）：快速环境流的海森矩阵。

由 (2.53) 可知，对于所有 $i \in [\![K]\!]$，$F_{\text{快速}i}$ 的海森矩阵沿 Γ^{fast} 消失；类似地，当 $i \in [\![K-1]\!]$ 时，$\mathrm{Hess}(F_{\text{快速包络}\,i}) \equiv 0$。因此，在 $(\boldsymbol{x},\ \mathbf{0}) \in \Gamma^{\mathrm{fast}}$ 处，唯一非零的海森矩阵块为

$$\mathrm{Hess}_{(\boldsymbol{x},\mathbf{0})}\left(F_0^{\mathrm{fast}}\right) = \begin{pmatrix} \mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_0) & \boldsymbol{H}_{\boldsymbol{x},\boldsymbol{v}} \\ \boldsymbol{H}_{\boldsymbol{x},\boldsymbol{v}}^* & \boldsymbol{H}_{\boldsymbol{v},\boldsymbol{v}} \end{pmatrix}, \tag{6.33}$$

其中，$\mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_0)$ 的各项由 (3.26) 给出，而 $\boldsymbol{H}_{\boldsymbol{x},\ \boldsymbol{v}}$ 和 $\boldsymbol{H}_{\boldsymbol{v},\ \boldsymbol{v}}$ 由下式给出

$$\boldsymbol{H}_{\boldsymbol{x},\boldsymbol{v}} = \begin{pmatrix} 2b_1(1-b_0)x(1-x) - b_1x & 2b_2(1-b_0)x(1-x) - b_2x & \cdots & 2b_K(1-b_0)x(1-x) - b_Kx \\ b_1(1-x) - 2b_1^2x(1-x) & -2b_1b_2x(1-x) & \cdots & -2b_1b_Kx(1-x) \\ -2b_1b_2x(1-x) & b_2(1-x) - 2b_2^2x(1-x) & \cdots & -2b_2b_Kx(1-x) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -2b_1b_Kx(1-x) & -2b_2b_Kx(1-x) & \cdots & b_K(1-x) - 2b_K^2x(1-x) \end{pmatrix},$$

and

$$\boldsymbol{H}_{\boldsymbol{v},\boldsymbol{v}} = -2x^2(1-x)\begin{pmatrix} b_1^2 & b_1b_2 & \cdots & b_1b_K \\ b_1b_2 & b_2^2 & \cdots & b_2b_K \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ b_1b_K & b_2b_K & \cdots & b_K^2 \end{pmatrix}.$$

步骤 *(iii)*：非线性稳定流形的二次项。

Let

$$\boldsymbol{\Theta}^{\mathrm{fast}} = \begin{pmatrix} \boldsymbol{\Theta}_{\boldsymbol{x},\boldsymbol{x}}^{\mathrm{fast}} & \boldsymbol{\Theta}_{\boldsymbol{x},\boldsymbol{v}}^{\mathrm{fast}} \\ (\boldsymbol{\Theta}_{\boldsymbol{x},\boldsymbol{v}}^{\mathrm{fast}})^* & \boldsymbol{\Theta}_{\boldsymbol{v},\boldsymbol{v}}^{\mathrm{fast}} \end{pmatrix}$$

表示流 $\boldsymbol{F}^{\mathrm{fast}}$ 的稳定流形的二次近似。将 (6.26) 和上文计算出的矩阵代入李雅普诺夫方程组 (3.11)，并结合约束条件 (3.12)，可得块 $\boldsymbol{\Theta}_{\boldsymbol{x}}^{\mathrm{fast}}{}_{,\boldsymbol{x}}$ 满足

$$\mathcal{J}\boldsymbol{F}_{\boldsymbol{x}}\,\boldsymbol{\Theta}_{\boldsymbol{x},\boldsymbol{x}}^{\mathrm{fast}} + \boldsymbol{\Theta}_{\boldsymbol{x},\boldsymbol{x}}^{\mathrm{fast}}\,\mathcal{J}\boldsymbol{F}_{\boldsymbol{x}} = v_0\,\mathcal{P}_s^*\,\mathrm{Hess}_{\boldsymbol{x}}(F_0)\mathcal{P}_s, \qquad \boldsymbol{\Theta}_{\boldsymbol{x},\boldsymbol{x}}^{\mathrm{fast}}\,\boldsymbol{u} = 0,$$

其中 $\boldsymbol{F}$、 $\boldsymbol{u}$、 v_0 和 $\mathcal{P}_s$ 指的是恒定环境系统（参见 (2.12)、(3.16)、(3.17) 和 (3.20)）。根据定理 3.2， $\boldsymbol{\Theta}^{\mathrm{fast}}_{\boldsymbol{x},\boldsymbol{x}}$ 因此恰好是恒定环境下 Wright–Fisher 流的曲率矩阵。

步骤 *(iv)*：确定二阶导数。

最后，引理 3.5 和 6.5 表明，沿着 Γ，

$$\frac{\partial \Phi^{\mathrm{fast}}}{\partial x_0}(\boldsymbol{x},\mathbf{0}) = \frac{\partial \Phi}{\partial x_0}(\boldsymbol{x}).$$

结合 将这一恒等式与 (3.8) 及步骤 (iii) 结合可得 (5.102)。证明完毕。 □

现在我们可以计算 $K=1$ 情形下的二阶导数。

引理 *2.11* 的证明。 对于 $K=1$，将 (6.32) 和 (6.33) 中定义的矩阵 $\mathcal{P}_s^{\mathrm{fast}}$和 $\mathrm{Hess}_{(\boldsymbol{x},\mathbf{0})}\Big(F^{\mathrm{fast}}_{0}\Big)$ 代入李雅普诺夫方程组 (3.11)，并结合约束条件 (3.12)，可得曲率矩阵 $\boldsymbol{\Theta}^{\mathrm{fast}}$ 满足

$$\theta^{\mathrm{fast}}_{0,\upsilon_0} = \frac{(1-b_0)^2(1-x)^2\Big[(1-b_0)^2x^2-(1-b_0)(4-b_0)x+(2-b_0)\Big]}{((1-b_0)(1-x)+1)^3((1-b_0)(1-x)+2)}, \tag{6.34}$$

and

$$\theta^{\mathrm{fast}}_{\upsilon_0,\upsilon_0} = -\frac{(1-b_0)^2x(1-x)^2\Big[(1-b_0)^2x^2-(1-b_0)(5-b_0)x+(4-b_0)\Big]}{((1-b_0)(1-x)+1)^3((1-b_0)(1-x)+2)}. \tag{6.35}$$

将（5.101）、（6.29）、（6.34）和（6.35）代入（3.8）即可得到该引理。由于证明过程遵循标准的代数运算步骤，细节从略。 □

致谢

作者感谢 Diala Abu Awad 和 Amandine Véber 提出促成本论文的问题，并感谢她们进行的多次有益讨论。他们也感谢 Fernando Antoneli、Sofia Backlund、Nick Barton、Matthias Birkner 和 Matt Roberts 提供的宝贵意见与建议。本研究开展期间，JLdOM 获得了巴斯大学 EPSRC 统计应用数学博士培训中心（SAMBa）提供的奖学金，项目编号为 EP/S022945/1。

参考文献

[1] K. Abley、R. Goswami 和 J. C. Locke。下注对冲与植物发育的变异性：种子萌发及其他方面。《英国皇家学会哲学汇刊*B*辑》，379(1900):20230048，2024年。[2] K. B. Athreya 和 S. Karlin。随机环境中的分枝过程：I：灭绝概率。《数学统计年刊》，42(5):1499–1520，1971年。[3] K. B. Athreya、P. E. Ney 和 P. Ney。《分枝过程》。Courier Corporation，2004年。[4] L. G. Barrett、T. He、B. B. Lamont 和 S. L. Krauss。灌木钩叶山龙眼（山龙眼科）九年生地上种子库中遗传变异的时间模式。《分子生态学》，14(13):4169–4179，2005年。[5]N. H. Barton。搭便车效应对中性谱系的影响。《遗传学研究》，72(2):123–133，1998年。[6] C. C. Baskin 和 J. M. Baskin。《种子：休眠与萌发的生态学、生物地理学和进化》。爱思唯尔，1998年。[7] J. M. Baskin 和 C. C. Baskin。种子休眠分类系统。《种子科学研究》，14(1):1–16，2004年。[8] J. D. Bewley。种子萌发与休眠。《植物细胞》，9(7):1055，1997年。[9] S. P. Bhat 和 D. S. Bernstein。半稳定性的李雅普诺夫分析。载于《*1999*年美国控制会议论文集（目录号 *99CH36251*）》，第3卷，第1608–1612页。电气电子工程师学会，1999年。[10] R. Bhatia。《正定矩阵》。普林斯顿大学出版社，2009年。[11] R. Bhatia。《矩阵分析》，第169卷。施普林格科学与商业媒体，2013年。[12] N. Biswas、A. Etheridge 和 A. Klimek。具有波动选择的空间Lambda-Fleming-Viot过程。《电子概率期刊》，26:1–51，2021年。[13] J. Blath、A. G. Casanova、N. Kurt 和 D. Spano。长程种子库模型的祖先过程。《应用概率学杂志》，50(3):741–759，2013年。[14] J. Blath、A. G. Casanova、N. Kurt 和 M. Wilke-Berenguer。一种新的种子库模型合并过程。《应用概率年刊》，26(2):857–891，2016年。[15] J. Blath、F. Hermann 和 M. Slowik。随机波动环境中休眠与种子库的分枝过程模型。《数学生物学杂志》，83(2):17，2021年。[16] J. Blath 和 A. Tóbiás。竞争压力下微生物休眠性状的入侵与固定。《随机过程及其应用》，130(12):7363–7395，2020年。[17] R. A. Brualdi 和 D. Cvetkovic。《矩阵理论及其应用的组合方法》。Chapman and Hall/CRC，2008年。[18] M. Bulmer。种子延迟萌发：重新审视 Cohen模型。《理论种群生物学》，26(3):367–377，1984年。[19] D. L. Burkholder。鞅的分布函数不等式。《概率年刊》，1(1):19–42，1973年。

[20] J. Carr。《中心流形理论的应用》，第35卷。施普林格科学与商业媒体，2012年。[21] D. Cohen。在随机变化环境中优化繁殖。《理论生物学杂志》，12(1):119–129，1966年。[22] C. Cuthbertson、A. Etheridge和F. Yu。竞争性选择扫荡的固定概率。《电子概率期刊》，17:1–16，2012年。[23] M. B. Davis、R. G. Shaw和J. R. Etterson。对气候变化的进化响应。《生态学》，86(7):1704–1714，2005年。[24] R. L. Dayrell、Q. S. Garcia、D. Negreiros、C. C. Baskin、J. M. Baskin和F. A. Silveira。系统发育强烈影响植物特有性气候缓冲热点中的种子休眠与质量。《植物学年鉴》，119(2):267–277，2017。[25] R. Durrett和W.-T. L. Fan。扩张种群中的谱系。《应用概率年刊》，26(6):3456–3490，2016年。[26] S. Ellner。竞争与休眠：重新分析与综述。《美国博物学家》，130(5):798–803，1987年。[27] S. N. Ethier和T. G. Kurtz。《马尔可夫过程：特征与收敛》，第282卷。John Wiley & Sons，2009年。[28] W. J. Ewens。《数学群体遗传学：理论导论》，第27卷。Springer，2004年。[29] M. Golubitsky和D. G. Schaeffer。《分岔理论中的奇点与群：第一卷》，第51卷。施普林格科学与商业媒体，1985年。[30] M. Golubitsky、I. Stewart和D. G. Schaeffer。《分岔理论中的奇点与群：第二卷》，第69卷。施普林格科学与商业媒体，2012年。[31] J. Guckenheimer和P. Holmes。《非线性振荡、动力系统与向量场分岔》。Springer-Verlag，2002年。[32] J. B. Haldane和S. D. Jayakar。由方向变化的选择导致的多态性。《遗传学杂志》，58:237–242，1963。[33] R. A. Horn和C. R. Johnson。《矩阵分析》。剑桥大学出版社，2012年。[34] J. Jacod和A. Shiryaev。《随机过程的极限定理》，第288卷。施普林格科学与商业媒体，2013年。[35] I. Kaj、S. M. Krone和M. Lascoux。种子库模型的合并理论。《应用概率学杂志》，38(2):285–300，2001年。[36] G. S. Katzenberger。大漂移将随机微分方程的解约束到流形上。《概率年刊》，页1587–1628，1991年。[37] M. Kimura。论种群中突变基因的固定概率。《遗传学》，47(6):713，1962年。[38] M. Kimura。《分子进化中性理论》。剑桥大学出版社，1985年。[39] T. G. Kurtz。鞅问题的平均化与随机逼近。《应用随机分析》，177:186–209，1991年。

[40] Y. A. Kuznetsov。《应用分岔理论要素》，第112卷。Springer，1998年。[41] J. T. Lennon、F. den Hollander、M. Wilke-Berenguer和J. Blath。种子库原理及休眠如何孕育复杂性。《自然通讯》，12(1):4807，2021年。[42] A. Linkies、K. Graeber、C. Knight和G. Leubner-Metzger。种子的进化。《新植物学家》，186(4):817–831，2010。[43] C. Mueller和R. Tribe。由长程接触过程和长程投票者过程产生的随机偏微分方程。《概率论及相关领域》，102(4):519–545，1995。[44] T. W. Mullikin。离散时间临界多类型分枝过程的极限分布。《美国数学会汇刊》，106(3):469–494，1963。[45] M. Nei、Y. Suzuki和M. Nozawa。基因组时代的分子进化中性理论。《基因组学与人类遗传学年度评论》，11(1):265–289，2010。[46] T. L. Parsons和T. Rogers。受大漂移约束于流形上的随机动力系统降维：一种结合理论生物学实例的构造性方法。《物理学杂志A：数学与理论》，50(41):415601，2017。[47] L. Perko。《微分方程与动力系统》，第7卷。施普林格科学与商业媒体，2013年。[48] M. D. Pra、A. Etheridge、J. Koskela和M. Wilke-Berenguer。具有瓶颈效应的结构化种群模型所产生的多类型 Ξ-合并过程。《arXiv预印本 arXiv:2504.11875》，2025。[49] A. M. Simons。对环境变化的响应模式，以及风险分散的难以捉摸的经验证据。《英国皇家学会学报B辑》，278(1712):1601–1609，2011。[50] E. D. Sontag。《数学控制理论：确定性有限维系统》，第6卷。施普林格科学与商业媒体，2013年。[51] A. Tellier。持久性种子库作为植物核苷酸多样性的生态进化决定因素：群体遗传学的新见解。《新植物学家》，221(2):725–730，2019。[52] M. Verin和A. Tellier。宿主—寄生物协同进化可促进种子库作为风险分摊策略的进化。《进化》，72(7):1362–1372，2018。[53] C. G. Willis、C. C. Baskin、J. M. Baskin、J. R. Auld、D. L. Venable、J. Cavender-Bares、K. Donohue、R. Rubio de Casas和N. G. W. Group。种子休眠的进化：环境线索、进化枢纽与种子植物的多样化。《新植物学家》，203(1):300–309，2014。