

# Czy kojarzenie selektywne może prowadzić do powstawania nowych gatunków?

**Ryszard Rudnicki**

IM PAN

Konferencja z okazji XXX-lecia  
Instytutu Matematyki Stosowanej i Mechaniki  
Warszawa 20.04.2017

## Plan wykładu:

1. ogólny model fenotypowy,
2. asymptotyka modelu z losowym łączeniem w pary,
3. model z kojarzeniem selektywnym - efekt rozgałęzienia ewolucyjnego

R. Rudnicki, R. Wieczorek, Does assortative mating lead to a polymorphic population? A toy model justification.

R. Rudnicki, P. Zwoleński, Model of phenotypic evolution in hermaphroditic populations, J. Math. Biol. **70** (2015), 1295–1321.

## Wprowadzenie – uzgodnienie słownika

Model fenotypowy:

## Wprowadzenie – uzgodnienie słownika

Model fenotypowy:

1. model strukturalny, w którym parametrem jest cecha lub zespół cech fenotypowych,

## Wprowadzenie – uzgodnienie słownika

Model fenotypowy:

1. model strukturalny, w którym parametrem jest cecha lub zespół cech fenotypowych,
2. cechy fenotypowe nie zmieniają się w czasie życia osobnika i nie zależą od miejsca jego występowania.

## Wprowadzenie – uzgodnienie słownika

Model fenotypowy:

1. model strukturalny, w którym parametrem jest cecha lub zespół cech fenotypowych,
2. cechy fenotypowe nie zmieniają się w czasie życia osobnika i nie zależą od miejsca jego występowania.
3. łączenie w pary oraz konkurencja wewnątrz gatunkowa jest na poziomie fenotypu.

## Wprowadzenie – uzgodnienie słownika

**Modele płciowe** – uwzględniamy łączenie osobników w pary i dziedziczenie cech po obu rodzicach.

**populacje monomorficzna** – złożona z osobników o tych samych (podobnych) cechach fenotypowych.

**populacja dymorficzna (polimorficzna)** – gdy populacja podzielona jest na dwie (lub więcej) podpopulacje o innych cechach fenotypowych.

**specjacja** - powstawanie nowych gatunków (głównie z populacji dymorficznych)

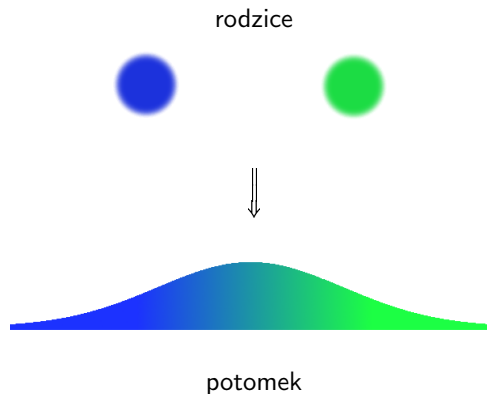
## Dobór losowy

- ▶ każde dwa osobniki łączą się z tym samym prawdopodobieństwem w pary,
- ▶ po każdym połączeniu w pary rodzi się potomek,
- ▶ współczynnik urodzeń = współczynnik śmiertelności,
- ▶ potomek zaraz po narodzinach może brać udział w interakcjach,
- ▶ rozkład cech potomka  $K(x, y, \cdot)$ ,
- ▶  $K(x, y, \cdot) = K(y, x, \cdot)$ ,

$$\int_x z K(x, y, dz) = \frac{x + y}{2}.$$



## Dziedziczenie fenotypowe



$K(x, y, dz)$  ma gęstość postaci  $h\left(z - \frac{x + y}{2}\right)$

$\mu_t$  jest miarą probabilistyczną dla  $t > 0$  opisującą rozkład profilu fenotypowego

$$\frac{d}{dt}\mu_t(dz) + \mu_t(dz) = \underbrace{\int_F \int_F K(x, y, dz)\mu_t(dx)\mu_t(dy)}_{\mathcal{P}\mu_t} \quad (1)$$

w losowym przypadku (+ operacja łączenia w pary w przypadku kojarzenia selektywnego).

## Własności asymptotyczne - założenia

Przyjmujemy, że  $F$  jest przedziałem, np.  $F = [0, \infty)$  oraz

$$\int_F zK(x, y, dz) = \frac{x + y}{2}. \quad (2)$$

## Własności asymptotyczne - założenia

Przyjmujemy, że  $F$  jest przedziałem, np.  $F = [0, \infty)$  oraz

$$\int_F zK(x, y, dz) = \frac{x + y}{2}. \quad (2)$$

Jeżeli  $\mathcal{K}(x, y, z) = K(x, y, F \cap (-\infty, z])$ , wtedy

(i) dla każdego  $a, b, y \in F$  mamy

$$\int_F \left| \frac{\partial}{\partial x} \mathcal{K}(a, y, z) - \frac{\partial}{\partial x} \mathcal{K}(b, y, z) \right| dz < 1, \quad (3)$$

## Własności asymptotyczne - założenia

Przyjmujemy, że  $F$  jest przedziałem, np.  $F = [0, \infty)$  oraz

$$\int_F zK(x, y, dz) = \frac{x + y}{2}. \quad (2)$$

Jeżeli  $\mathcal{K}(x, y, z) = K(x, y, F \cap (-\infty, z])$ , wtedy

(i) dla każdego  $a, b, y \in F$  mamy

$$\int_F \left| \frac{\partial}{\partial x} \mathcal{K}(a, y, z) - \frac{\partial}{\partial x} \mathcal{K}(b, y, z) \right| dz < 1, \quad (3)$$

(ii) istnieją stałe  $\alpha > 1$ ,  $L < 1$  i  $C \geq 0$  takie, że  $\mu \in \mathcal{M}_{\alpha, q}$  mamy

$$\int_F |x|^\alpha \mathcal{P}\mu(dx) \leq C + L \int_F |x|^\alpha \mu(dx). \quad (4)$$

## Własności asymptotyczne - twierdzenie

Przez  $\mathcal{M}_q$  dla  $q \in \mathbb{R}$  oznaczamy zbiór miar borelowskich  $\mu$  na  $F$  takich, że

$$\int_F z \mu(dz) = q$$

### Twierdzenie

*Ustalmy  $q \in F$ . Wtedy istnieje jedyna miara  $\mu^* \in \mathcal{M}_{1,q}$  taka, że  $\mathcal{P}\mu^* = \mu^*$  dla dowolnej miary początkowej  $\mu_0 \in \mathcal{M}_{1,q}$  rozwiązanie  $\mu_t$ ,  $t \geq 0$ , równania (1) zmierza do  $\mu^*$  w  $\mathcal{M}_{1,q}$ .*

## Własności asymptotyczne - twierdzenie

Przez  $\mathcal{M}_q$  dla  $q \in \mathbb{R}$  oznaczamy zbiór miar borelowskich  $\mu$  na  $F$  takich, że

$$\int_F z \mu(dz) = q$$

### Twierdzenie

*Ustalmy  $q \in F$ . Wtedy istnieje jedyna miara  $\mu^* \in \mathcal{M}_{1,q}$  taka, że  $\mathcal{P}\mu^* = \mu^*$  dla dowolnej miary początkowej  $\mu_0 \in \mathcal{M}_{1,q}$  rozwiązanie  $\mu_t$ ,  $t \geq 0$ , równania (1) zmierza do  $\mu^*$  w  $\mathcal{M}_{1,q}$ .*

Idea dowodu:

(i)  $\Rightarrow d(\mu_t, \bar{\mu}_t) < d(\mu_r, \bar{\mu}_r)$  dla  $t > r$ ,

## Własności asymptotyczne - twierdzenie

Przez  $\mathcal{M}_q$  dla  $q \in \mathbb{R}$  oznaczamy zbiór miar borelowskich  $\mu$  na  $F$  takich, że

$$\int_F z \mu(dz) = q$$

### Twierdzenie

*Ustalmy  $q \in F$ . Wtedy istnieje jedyna miara  $\mu^* \in \mathcal{M}_{1,q}$  taka, że  $\mathcal{P}\mu^* = \mu^*$  dla dowolnej miary początkowej  $\mu_0 \in \mathcal{M}_{1,q}$  rozwiązanie  $\mu_t$ ,  $t \geq 0$ , równania (1) zmierza do  $\mu^*$  w  $\mathcal{M}_{1,q}$ .*

Idea dowodu:

(i)  $\Rightarrow d(\mu_t, \bar{\mu}_t) < d(\mu_r, \bar{\mu}_r)$  dla  $t > r$ ,

(ii)  $\Rightarrow$  relatywną zwartość orbit rozwiązań z  $\mu_0 \in \mathcal{M}_{\alpha,q}$ .



## Przykład:

### 1. Zaburzenie multiplikatywne:

$$(x + y)Z,$$

gdzie  $Z$  jest zmienną losową o wartościach w przedziale  $[0, 1]$  i średniej  $1/2$ .

Uwaga: Tego typu jest równanie Tjon-Wu na rozkładu energii w modelu Boltzmannna.

## Kojarzenie selektywne (dobór asortatywny)

Osobniki z podobnymi cechami łączą się częściej niż gdyby wybierały partnera losowo.

Dobór asortatywny może być modelowany

1. przy użyciu teorii dopasowania, która bazuje na listach preferencji,
2. przy użyciu funkcji preferencji  $a(x, y)$ .

Np.:  $a(x, y) = \varphi(\|x - y\|)$ , dla pewnej funkcji malejącej  $\varphi$ .

Interesujące jest zagadnienie asymptotycznego zachowania ewolucji profilu fenotypowego populacji z łączeniem preferencyjnym, t.j. opisanym równaniem

$$\frac{d}{dt}\mu_t(dz) + \mu_t(dz) = \int_X \int_X m(x, y, \mu_t) K(x, y, dz) \mu_t(dx) \mu_t(dy),$$

gdzie  $m(x, y, \mu) = \frac{a(x, y)}{2 \int_X a(x, r) \mu(dr)} + \frac{a(x, y)}{2 \int_X a(y, r) \mu(dr)}$ .

## Model z dyskretnym czasem (pokoleniowy)

$n$  osobników z cechami  $x_1, \dots, x_n$

▶ łączenie w pary:

▶ osobniki o cechach  $x_i$  i  $x_j$  łączą się z prawdopodobieństwem

$$m(x_i, x_j) = \frac{a(x_i, x_j) + a(x_j, x_i)}{2n}$$

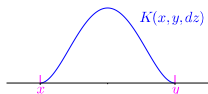
▶ prawdopodobieństwo wegetatywnej reprodukcji

$$m(x_i, x_i) = 1 - \sum_{j \neq i} m(x_i, x_j)$$

● dziedziczenie fenotypu

$\zeta_{x,y} = \frac{x+y}{2} + \frac{|x-y|}{2} \zeta_{x,y}$ , gdzie  $\mathbb{E}\zeta_{x,y} = 0$ ,  $\mathbb{E}\zeta_{x,y}^2 \leq c < 1$ .

$K(x, y, dz)$  — rozkład  $\zeta_{x,y}$ .



## Model - operator na miarach

$\mu$  — rozkład cech

$$\begin{aligned} P\mu(dz) &= \\ &= \int_F \int_F a(x, y) K(x, y, dz) \mu(dx) \mu(dy) \\ &\quad + \int_F \int_F \left( \frac{1}{2} \delta_x(dz) + \frac{1}{2} \delta_y(dz) \right) (1 - a(x, y)) \mu(dx) \mu(dy) \end{aligned}$$

$a(x, y)$  — funkcja preferencji

$K(x, y, dz)$  — rozkład cechy dziecka z cechami rodziców  $x$  i  $y$

## Twierdzenie o zbieżności

$$\begin{aligned} P\mu(dz) &= \\ &= \int_F \int_F a(x, y) K(x, y, dz) \mu(dx) \mu(dy) \\ &\quad + \int_F \int_F \left( \frac{1}{2} \delta_x(dz) + \frac{1}{2} \delta_y(dz) \right) (1 - a(x, y)) \mu(dx) \mu(dy) \end{aligned}$$

$$\mathcal{M}_{\delta, d} = \{ \nu \in \mathcal{M} : \nu = c_1 \delta_{x_1} + \dots + c_n \delta_{x_n}, \quad |x_i - x_j| \geq d \text{ if } i \neq j, \quad n \in \mathbb{N} \}.$$

### Twierdzenie

Zakładamy, że  $a(x, y) > 0$  if  $|x - y| < d$ .

Wtedy dla dowolnej miary  $\mu_0 \in \mathcal{M}$  ciąg  $(P^n \mu_0)$  zbiega słabo do pewnej miary  $\nu \in \mathcal{M}_{\delta, d}$  ( $\nu$  zależy od  $\mu_0$ ).

## Dowód-kroki

1.  $\int_F z^k P\mu(dz) \leq \int_F z^k \mu(dz)$  for all  $k \geq 0$  and  $\mu \in \mathcal{M}$ .

2.  $0 \leq m_2(P^{m+1}\mu) \leq m_2(\mu) - \frac{1}{4}(1-c) \sum_{n=0}^m a_n$ ,

gdzie  $a_n = \int_F \int_F (x-y)^2 a(x,y) \mu_n(dx) \mu_n(dy)$ .

3. Zatem  $\int_F \int_F (x-y)^2 a(x,y) \nu(dx) \nu(dy) = 0$ .

4. Stąd  $\nu \in \mathcal{M}_{\delta,d}$ .

## Zbieżność do kombinacji delt Diraca

Rozważamy przypadek  $K(x, y, dz) = \delta_{\frac{x+y}{2}}(dz)$  i  
 $a(x, y) = \varphi(|x - y|)$ .

! Dla pewnej rodziny  $\varphi$  i rozkładów początkowych **udowodniliśmy**, że rozkład graniczny jest kombinacją dwóch delt .

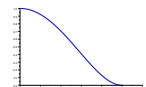
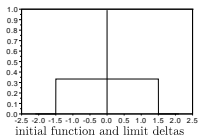
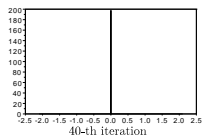
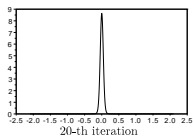
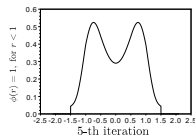
**Wniosek.** Samo kojarzenie selektywne może prowadzić do populacja dymorficznej, a w konsekwencji do specjacji.

Uwagi o teoriach powstawania gatunków.

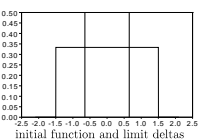
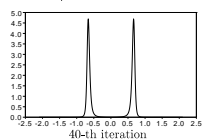
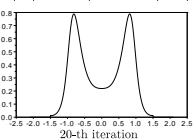
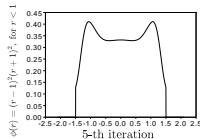
## Asymptotyka w zależności od $\varphi$

$F = [-1.5, 1.5]$ ,  $\mu$  – jednostajny rozkład na  $F$ .

$\varphi(r) = 1$ , dla  $r < 1$

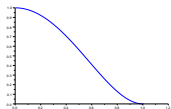


$\varphi(r) = (r - 1)^2(r + 1)^2$ , dla  $r < 1$



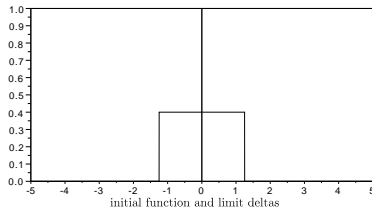
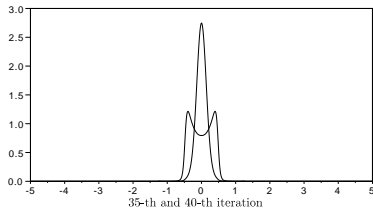
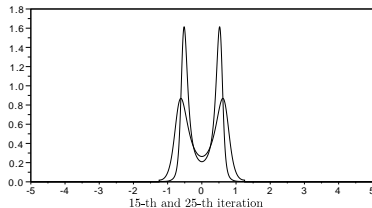
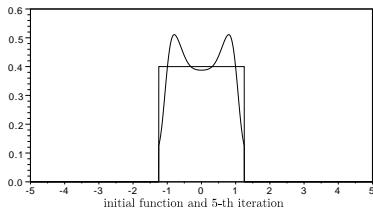


## Efekt zmiany modalności rozkładu

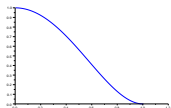


$$\varphi(r) = (r-1)^2(r+1)^2, \text{ for } r \leq 1$$

$$f_0(x) = \frac{1}{2.5} \mathbf{1}_{[-1.25, 1.25]}$$

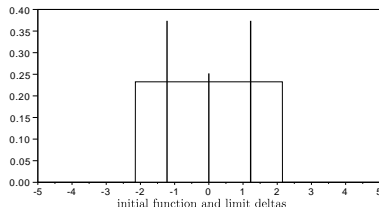
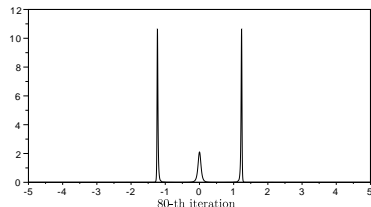
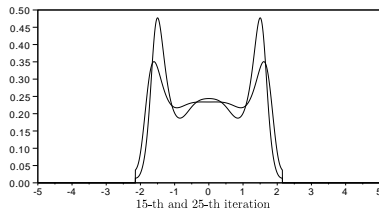
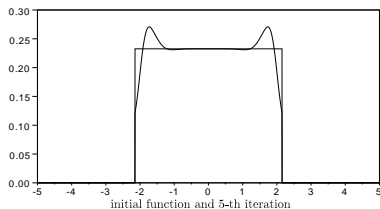


## Efekt zmiany modalności rozkładu



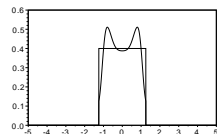
$$\varphi(r) = (r-1)^2(r+1)^2, \text{ for } r \leq 1$$

$$f_0(x) = \frac{1}{4.3} \mathbf{1}_{[-2.15, 2.15]}$$

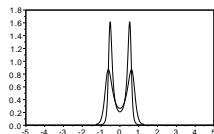


# Wpływ szerokości fenotypów na asymptotykę

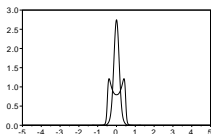
$$\varphi(r) = (r - 1)^2(r + 1)^2, \text{ for } r \leq 1$$



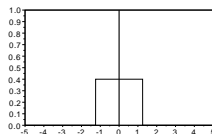
initial function and 5-th iteration



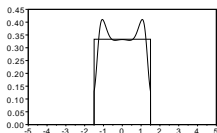
15-th and 25-th iteration



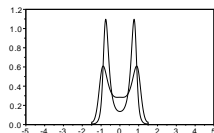
35-th and 40-th iteration



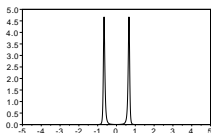
initial function and limit deltas



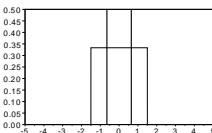
initial function and 5-th iteration



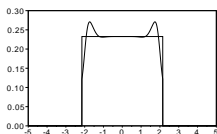
15-th and 25-th iteration



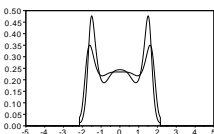
40-th iteration



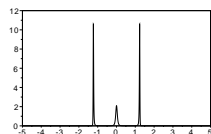
initial function and limit deltas



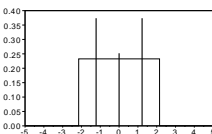
initial function and 5-th iteration



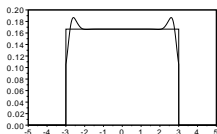
15-th and 25-th iteration



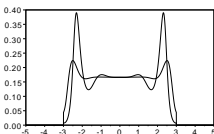
80-th iteration



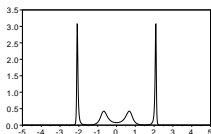
initial function and limit deltas



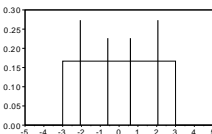
initial function and 5-th iteration



15-th and 40-th iteration

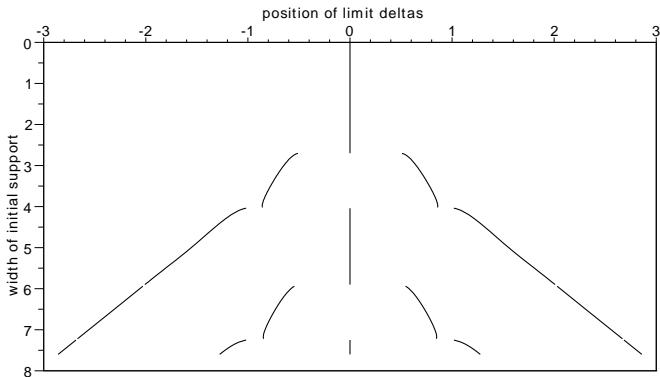


95-th iteration



initial function and limit deltas

## “Diagram bifurkacyjny”

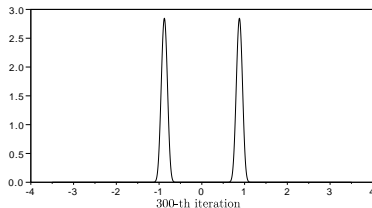
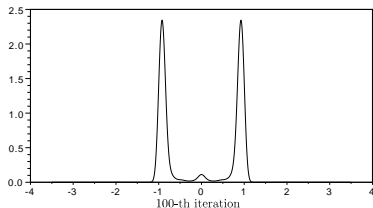
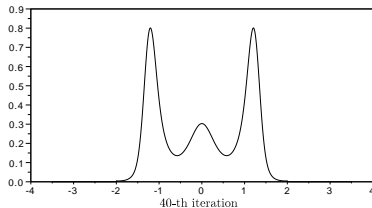
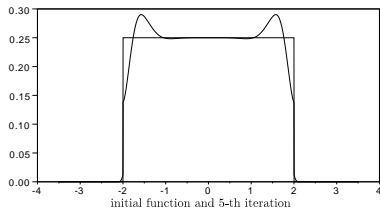


Jak położenia graniczne delt  
zależą od szerokości fenotypu.

## Cecha fenotypu potomka rozłożona wokół średniej fenotypu rodziców Rozkład nie zależy od odległości fenotypów rodziców

$$\varphi(r) = (r - 1)^2(r + 1)^2, \text{ for } r \leq 1$$

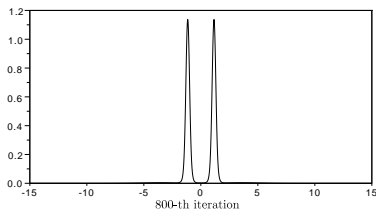
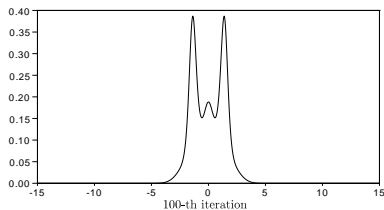
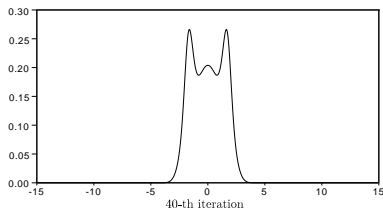
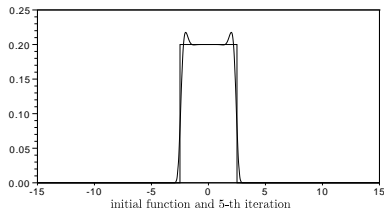
$$\kappa(r) = C_{0.125}(r - 0.125)^2(r + 0.125)^2, \text{ for } r \leq 0.125$$



## Mutacje: Cecha jest rozłożona wokół średniej fenotypu rodziców (rodzica) dla obu typów rozmnażania:

$$\varphi(r) = (r - 1)^2(r + 1)^2, \text{ for } r \leq 1$$

$$\kappa(r) = C_{0.1}(r - 0.1)^2(r + 0.1)^2, \text{ for } r \leq 0.1$$



Dziękuję i do zobaczenia za XXX lat!

