

Populáció modellek

Néhány egyszerű modell populációk növekedésére és a lezajló evolúciós változások jellemzésére.

Darwinizmus: szaporodás, öröklődés, ritka változatok, természetes szelekció.

”Az evolúció drámája az ökológia színpadán zajlik.” (Hutchinson)

Mai alapkérdések:

1. Mikor képes egy típus lecserélni egy másikat?
2. Mikor lehetséges két koegzisztáló típus együttes evolúciója?
3. Milyen pontosnak kell lennie az öröklődésnek?

Populációnövekedési modell

Malthus (Thomas) modell: Darwin egyik kiinduló pontja!



Aszexuális populáció, pl. baktérium,

Jelölje x a populáció egyedszámát

Tekintsünk egy kellően kicsi idő intervallumot, jelölje: Δt .

Jelölje r a szaporodási rátát (pl. Δt idő alatt a populáció hány százaléka szaporodik, és átlagban hány utódot produkál egy egyed, figyelembe véve az elpusztuló egyedek százalékosan.)

$$x(t + \Delta t) = x(t) + r\Delta tx(t)$$

Így

$$\frac{dx(t)}{dt} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{x(t + \Delta t) - x(t)}{\Delta t} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{r\Delta tx(t)}{\Delta t} = rx(t)$$

Ha a szaporodási ráta nem függ az állapottól, így az időtől sem.

$$\dot{x} = rx.$$

Ha a kiindulási állapotban a populáció egyedszáma, $x(t_0)$, a megoldása

$$x(t) = x(t_0)e^{rt}.$$

Ha a körülmények optimálisak, akkor a populáció exponenciálisan nő.

Mivel logaritmikus skálán a növekedés lineáris,

$$\ln x(t) = \ln x(t_0) + rt.$$

Ezért szokás logaritmikus növekedésnek is nevezni.

A valóságban a növekedési ráta nem állandó:

1. Szinkron-szaporodás, azaz a növekedési ráta időfüggő.
2. A populáció nem homogén, mivel különböző genotípusok különböző szaporodási rátával sokasodnak.
3. Még ha a populáció aszinkron, és genetikailag homogén még akkor sem exponenciális a populációk gyarapodása (Darwin és Wallace), mivel a források korlátozottak. Ha a forrás korlátozott, akkor sok egyed kimerítheti azt, így a növekedési ráta egyedszám függő.

Logisztikus egyenlet: E forrás korlátozottság egyszerű

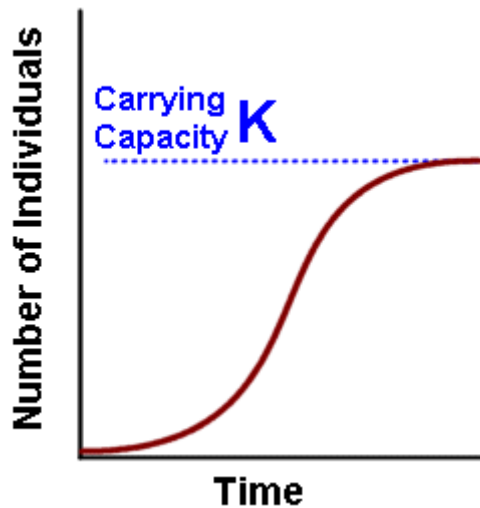
jelenségleíró (fenomologikus) modellje a logisztikus egyenlet:

$$\dot{x} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right),$$

Ahol K jelöli az eltartóképességet.

Ha x kicsiny, akkor a növekedés exponenciális.

Ha $x < K$ akkor a populáció növekszik, ha $x > K$ akkor a populáció fogy, azaz ezen egyszerű dinamika esetén nincs ciklikus viselkedés.



Szelekció egy aszexuális populációban

Mikor képes egy típus lecserélni egy másikat?

Minimum 2 különböző genotípus, X és Y típus kell a versengéshez.

1. Legegyszerűbb eset, ha nem hatnak kölcsön, ekkor egy lehetséges minimális modell

$$\dot{x} = r_1 x \left(1 - \frac{x}{K_1} \right),$$

$$\dot{y} = r_2 y \left(1 - \frac{y}{K_2} \right).$$

Mindkét populáció beáll saját eltartó szintjére. Ok: különböző forrásokat használnak, így a genotípusok nem csökkentik egymás eltartó-képességét.

2. Ha ugyanazon forrásért versengenek, akkor

$$\dot{x} = r_1 x \left(1 - \frac{x+y}{K_1} \right),$$

$$\dot{y} = r_2 y \left(1 - \frac{x+y}{K_2} \right).$$

Nyilván, ha $K_1 \neq K_2$, pl. $K_1 > K_2$ akkor X kiszelektálja Y típust, hiszen X típus egyedszáma növekszik egészen $x+y=K_1$ szintig, de ekkor $(x+y)/K_2 > 1$, azaz ekkor már az Y egyedszáma folyamatosan csökken.

Következmény: két versengő típus közül az egyik csak akkor szorítja ki a másikat, ha azonos a limitáló faktor, pl. táplálékforrás, és az egyik jobban hasznosítja a közös forrást, azaz a forrás olyan alacsony szintjén is képes növekedésre, amikor a versenytárs már „éhen hal”.

Lotka-Volterra modell két versengő típus esetén:

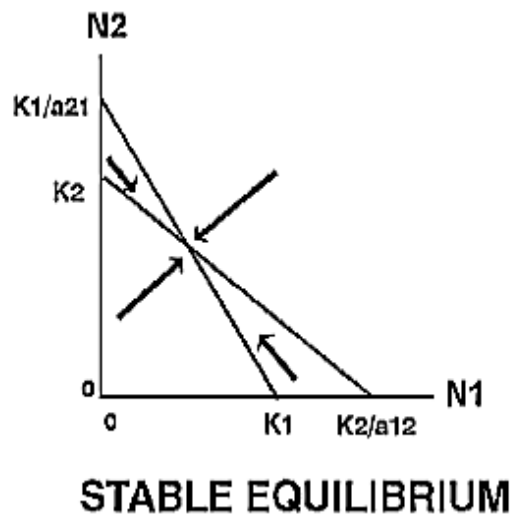
Két limitáló forrásért versengő típusokra vonatkozó alapmodell

$$\dot{x} = r_1 x (1 - bx - cy),$$

$$\dot{y} = r_2 y (1 - fx - gy).$$

Ha $y=0$, akkor $\dot{x} = r_1 x (1 - bx)$, és $1/K_1 = b$ jelöléssel visszakaptuk a logisztikus modellt. Három eset lehetséges:

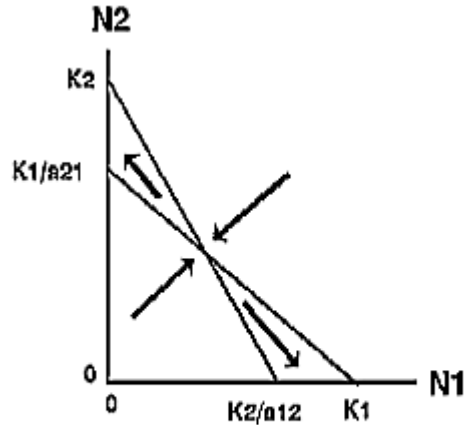
Koegzisztencia: Stabil belső egyensúlyi pont esete. Ha van belső egyensúlyi pont, azaz $x^* = \frac{g-c}{bg-cf}$ és $y^* = \frac{b-f}{bg-cf}$, szigorúan nagyobb, mint nulla, azaz mind két típus saját magával erőbben verseng, mint a másik típusal.



Bistabil állapot: Ha van belső egyensúlyi pont, azaz $x^* = \frac{g-c}{bg-cf}$ és

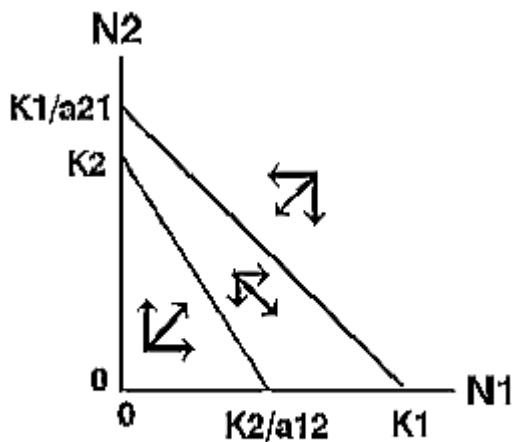
$y^* = \frac{b-f}{bg-cf}$, szigorúan nagyobb, mint nulla, és $\frac{c}{g} > 1 > \frac{b}{f}$ azaz mind két

típus saját magával kevésbé verseng, mint a másik típussal.

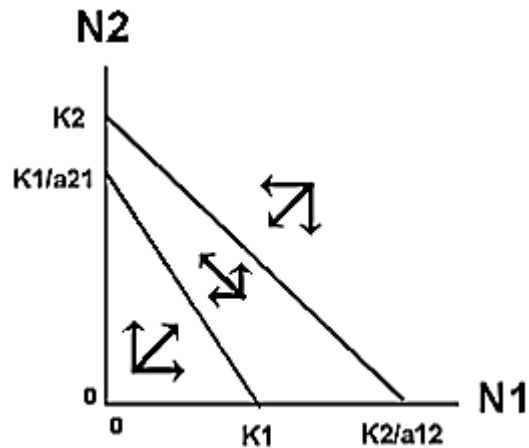


UNSTABLE EQUILIBRIUM

Kiszorítás: Ha nincs belső egyensúlyi pont.



SPECIES 1 WINS



SPECIES 2 WINS

Összefoglalva: Az együttélés feltétele:

- 1. Forrás elkülönülés: Mindkét típusnak van olyan forrása, amelyért sikerebben verseng, mint versenytársa.**
- 2. Ritka típus előnyben van: Ha az egyik típus sokkal ritkább, mint a másik, akkor a ritkábbnak a növekedési üteme nagyobb.**

Megjegyzés: ha a populáció dinamika erősen nem lineáris, akkor több faj is együtt élhet egy forráson!

Nem logisztikus modellje a növekedésnek és a versengésnek:

Jelölje x a populáció egyedszámát

Tekintsünk egy kellően kicsi idő intervallumot, jelölje Δt .

$$x(t + \Delta t) = x(t) + [\text{szaporodás} - \text{halálozás}] \Delta t x(t)$$

Jelölje $r(x)$ az egyedszámtól függő a szaporodási rátát, és d a halálozási rátát, amely legyen most független az egyedszámtól, azaz

$$x(t + \Delta t) = x(t) + [r(x) - d] \Delta t x(t)$$

Legyen

$$r(x) := \frac{r}{1+x}.$$

Ha x kicsi akkor $r(x) \approx r$. Ha x nagy akkor $r(x) \approx 0$.

$$\frac{dx(t)}{dt} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{x(t + \Delta t) - x(t)}{\Delta t} = x(t) \left[\frac{r}{1+x(t)} - d \right]$$

E differenciálegyenlet kiintegrálható, és megoldása nagyon hasonlít a logisztikus (r és $K=(r-d)/d$ paraméterekkel adódó) megoldásához.

Tekintsünk most, X és Y típust, azonos limitáló forrással.

$$\dot{x} = x \left(\frac{r_1}{1+x+y} - d_1 \right),$$

$$\dot{y} = y \left(\frac{r_2}{1+x+y} - d_2 \right).$$

Most, X típus növekedése, akkor áll le, ha $1 + x + y = \frac{r_1}{d_1}$, míg az Y típus

növekedése akkor áll le, ha $1 + x + y = \frac{r_2}{d_2}$, azaz az a típus nyer, amelynek

nagyobb az $\frac{r_i}{d_i}$ értéke.

Tanulság: az evolúciós versenyben több tulajdonság együttesen határozza meg a szelekció végállapotát.

További példa, amikor az egymással forrásért versengő préda fajoknak közös ragadozója van.

A replikáció pontossága

A fenti modellekben feltettük, hogy a replikáció tökéletesen pontos, azaz minden utód tökéletesen azonos a szülőjével (aszexuális populációk).

Darwini evolúció két feltétele:

1. Öröklődés: utódok nagy része továbbviszi a szülői típus
2. Változékonyság: kellenek új (nem szülői) típusok.

Túl nagy változatosság meggátolja az adaptációt!

Mekkora másolási pontosság mellett tartható fenn az adaptáció?
(Mekkora változékonyság akadályozza meg az evolúciót?)

Egy egyszerű elméleti szituáció:

Tekintsünk 2 replikálódó RNA molekulát!

A szülői molekula koncentrációját jelölje x_0 , R a replikációs rátája, és Q arányban pontosan replikálódik, és $1-Q$ arányban a másik RNA molekula képződik. A vissza mutációt elhanyagoljuk!

A második RNS molekula koncentrációját jelölje x_1 , r a replikációs rátája.

$$\dot{x}_0 = RQx_0,$$

$$\dot{x}_1 = rx_1 + R(1-Q)x_0.$$

Ha nincs bomlás, akkor $RQ > 0$ garantálja, hogy x_0 folyamatosan nőjön.

Telítődés közelében a különböző változatok csak egymás költségére tudnak szaporodni. Tegyük fel, hogy a bomlási ráta (D) azonos a két RNS-re. Ekkor a közös bomlás dinamikája

$$\frac{d(x_0 + x_1)}{dt} = Rx_0 + rx_1 - D(x_0 + x_1).$$

Bomlási rátát D jelöli. Így telítődési egyensúlyban, azaz $\frac{d(x_0 + x_1)}{dt} = 0$, a

közös bomlási ráta

$$0 = Rx_0 + rx_1 - D(x_0 + x_1),$$

Ebből kifejezve a D -t, kapjuk

$$D = \frac{Rx_0 + rx_1}{x_0 + x_1}.$$

Most vizsgáljuk meg mikor nem hal ki a szülői molekula? Ezért tekintsük a szülői molekula koncentrációjára vonatkozó

Vegyük észre, hogy ez az egyenlet a közös bomlási egyensúlyra vonatkozik.

Algebrai módszer: tekintsük

$$\dot{x}_0 = \left(RQ - \frac{Rx_0 + rx_1}{x_0 + x_1} \right) x_0.$$

Azaz

$$\dot{x}_0 = \frac{RQ(x_0 + x_1) - Rx_0 - rx_1}{x_0 + x_1} x_0.$$

$$\dot{x}_0 = \frac{R(Q-1)x_0 + (RQ-r)x_1}{x_0 + x_1} x_0.$$

Egyensúly (azaz $\dot{x}_0 = 0$)

$$R(Q-1)x_0 + (RQ-r)x_1 = 0$$

$$x_1 = \frac{R(1-Q)}{RQ-r} x_0$$

Mivel, $1-Q > 0$, csak akkor van pozitív egyensúly, ha $RQ - r > 0$, azaz

$$Q > \frac{r}{R}.$$

Ráadásul, a szülő RNS molekula differenciálegylet az $x_0 = \varepsilon$ -ban, igen picike pozitív érték:

$$\dot{x}_0 \approx (RQ - r)x_0.$$

Ami azt jelenti, hogy $Q > \frac{r}{R}$ esetén, ha ritka a szülői molekula, akkor terjed.

Megjegyzés 1: $s := \frac{R}{r}$ érték a szülői típus szelekciós előnyét méri, azaz

$$Q \geq \frac{r}{R} = \frac{1}{s}.$$

Összefoglalva: Ha a két RNS szál bomlási esélye azonos, akkor a szülői molekula akkor marad fenn e modellben, ha $RQ \geq r$, szavakkal: ha a szülők „nettó replikációs rátája” (szaporodási rátájának és másolódási pontosságának szorzata), nagyobb, mint a mutáns replikációs rátája.

Megjegyzés 2: Nyilván csak akkor maradhat fenn a szülői RNS, ha $1 > \frac{1}{s}$,

hiszen a másolás pontossága $1 > Q$ és a fennmaradás feltétele:

$$1 > Q \geq \frac{r}{R} = \frac{1}{s}.$$

Másolási hiba:

Jelölje N egy genomban a nukleotidok számát és u a másolási hibát nukleotidonként. Feltéve, hogy a másolási hibák egymástól függetlenek, a pontos másolás valószínűsége:

$$Q = (1 - u)^N \cong \exp(-Nu).$$

Így, a fenti $Q \geq \frac{r}{R} = \frac{1}{s}$ feltételből, a genomra kapjuk, hogy a pontos másolás valószínűségénke ki kell elégítenie a

$$Q \cong \exp(-Nu) > \frac{1}{s}$$

feltételt, ahhoz hogy a szülői RNS fennmaradhasson.

Nyerjük

$$uN < \ln s.$$

Mivel $s < 1$, hiszen ellenkező esetben kihalna a jó szál (lásd Megjegyzés 2),

$$uN < 1.$$

Ami azt jelenti, hogy a fenntartható információmennyiséget az egységnyi másolási hiba korlátozza.

Három különböző másolási hiba létezik, durván

	Hiba
Enzimmentes replikáció	1/10 – 1/100
RNS replikáció	10^{-3} -- 10^{-4}
DNS replikáció	10^{-9} -- 10^{-10}

Ekkor jelen másolási hibák miatt az RNS vírusok genomja durván 10^4 bázisból, míg a DNS tartalmazó organizmusok genomja durván 10^9 bázisból áll.

Élet keletkezésének egyik alapproblémája: pontos másoláshoz nagy enzim kell, de nagy enzim nem lehet pontos másolás nélkül.

Genetikai sodródás véges populációkban

Induljunk ki egy N egyedből álló aszexuális populációból, N legyen fix. Tekintsünk két típus (A és B) létezik. Jelölje p az A és $q=1-p$ a B típusok arányát a szülői generációban.

Tekintsük most azt az esetet, amikor nincs szelekciós előnye egyik típusnak sem, azaz az utód generáció összetétele véletlenszerű (neutrális evolúció).

Az átkerülés valószínűsége:

Binomiális eloszlás: Az utód generációba A típus p , míg B típus $1-p$ valószínűséggel kerül.

$$P(p(t+1)=n | p(t), N) = \binom{N}{n} [p(t)]^n [1-p(t)]^{(N-n)}.$$

1. A különböző típusok frekvenciája véletlenszerűen ingadozik. Így ha ki akarjuk mutatni, hogy van szelekció, akkor azt kell megmutatnunk, hogy a típusok következő generációba történő átkerülése nem egyenlő.
2. Kisebb populációban a fluktuáció, így a véletlen szerepe is nagyobb.
3. Kellő idő elteltével csak egy típus fog túlélni. Hogy melyik, az teljesen a véletlenen múlik. Pl. esetünkben a megállási idő várhatóértéke $2N$ generáció.

Kis populációkban zajló random evolúció esetén a típus sikerét a fixáció valószínűségével mérik.

Ajánlott irodalom: Maynard Smith & Szathmáry (1997) Az evolúció nagy lépései. Scientia, Budapest