Matematyczne modele ewolucji fenotypowej w populacjach płciowych i ich własności asymptotyczne

Paweł Zwoleński

Instytut Matematyczny

Polska Akademia Nauk

Ewolucja fenotypowa to proces polegający na powolnych zmianach cech osobników w populacji dzięki doborowi naturalnemu, dziedziczeniu wraz z występowaniem mutacji i wpływowi środowiska. Ponieważ zakłada się, że fenotyp jest niezmienny w życiu osobnika, pojawianie się nowych cech w populacji jest związane tylko z narodzinami osobników, a znikanie cech ze śmiertelnością i konkurencją. Utrwalanie się istniejących już w populacji cech wynika z dziedziczenia po osobnikach dobrze przystosowanych do środowiska – im bardziej przystosowany jest osobnik, tym większa jest szansa na jego sukces ewolucyjny i przekazanie swoich genów potomkom, a w konsekwencji także i cech fenotypowych. Cechy fenotypowe to zewnętrzna realizacja działania genów i wpływu środowiska. Przystosowanie osobnika jest zatem zależne od jego fenotypu (np. ubarwienie) i rozumiane jako ogół czynników wpływających zarówno na długość jego życia jak i na liczbę i częstotliwość pojawiania się jego potomstwa. Lepsze przystosowanie owocuje zatem w utrwaleniu cechy w populacji i ilościowej dominacji nad gorzej przystosowanymi cechami.

W niniejszej rozprawie rozważamy ewolucję cech fenotypowych w populacjach płciowych. Pierwszym typem populacji płciowej są tak zwane populacje hermafrodytyczne, w których każdy z osobników posiada męski i żeński system rozrodczy. W tym przypadku dowolne dwa osobniki mogą łączyć się w pary w celu wydania potomstwa. Możliwe jest także samozapłodnienie (w przypadku roślin samozapylenie). Taki typ populacji jest wszędobylski i obejmuje organizmy zarówno wodne jak i lądowe. Typowe przykłady hermafrodytów to rośliny kwitnące (np. tulipan), niektóre gatunki ślimaków, gąbka, tasiemiec. Drugim rozważanym przez nas typem populacji są populacje dwupłciowe, które dzieli się na podpopulacje samic i samców (np. populacja ludzi). Tylko osobniki o przeciwnych płciach mogą się krzyżować. W wyniku krzyżowania cechy rodziców zostają dziedziczone i w pewnym stopniu modyfikowane. Działa tu wiele mechanizmów, m.in. dziedziczenie genetyczne, losowe mutacje podczas mejozy, dziedziczenie epigenetyczne i działanie czynników zewnętrznych ze środowiska, w którym żyją osobniki. Cecha nowego osobnika często jest zbliżona do cechy jednego z rodziców lub pewnej kombinacji cech obu rodzicach. Może ona być lepiej lub gorzej przystosowana do obecnego środowiska.

Celem niniejszej rozprawy jest wieloskalowe modelowanie zmian cech osobników wraz z upływem czasu. Pierwszy z opisów, tak zwany indywidualny lub mikroskopowy, skupia się na modelowaniu każdego z żyjących osobników z osobna wraz z interakcjami i zdarzeniami, które mogą wystąpić. Ponieważ większość procesów biologicznych jest bardzo skomplikowana, przyjmuje się, że interakcje i zdarzenia są losowe i do opisu populacji używa się układów równań stochastycznych. Drugi opis, tak zwany makroskopowy, to opis zmian rozkładów występowania cech w całej populacji. Często wykorzystywanymi do tego opisu narzędziami matematycznymi są równania ewolucyjne lub transportu. Modelowanie wieloskalowe łączy w sobie powyższe dwa przypadki: w niektórych przypadkach możliwe jest uzyskanie przejścia granicznego z modelu mikroskopowego do równań makroskopowych wraz z liczbą osobników dążącą do nieskończoności. W praktyce często powyższe przejście graniczne jest prawem wielkich liczb dla procesów skokowych Markowa. Modelowanie wieloskalowe ma dwie zalety. Poprzez przejście graniczne otrzymuje się równania transportu, które z reguły są prostsze w badaniu niż układy wielu równań stochastycznych z opisu mikroskopowego. Drugą zaletą jest nadanie probabilistycznego sensu wyprowadzonym równaniom na rozkłady – rozwiązania tych równań zachowują się podobnie do dużych, ale skończonych układów równań stochastycznych. Jest to również podstawa do budowania probabilistycznych metod symulacyjnych dla równań transportu.

W naszym przypadku do opisu zdarzeń i interakcji w skończonych populacjach używamy procesów skokowych na zbiorze miar całkowitoliczbowych, tak zwanych miar empirycznych. Śmiertelność, krzyżowanie, dziedziczenie cech i konkurencja wewnątrzgatunkowa są zdarzeniami losowymi, a ich parametry zależą od indywidualnych cech osobników. Matematycznie, zadanie takiego procesu to wprowadzenie odpowiedniego równania stochastycznego względem losowych miar Poissona lub wykorzystanie tak zwanego problemu martyngałowego. W przypadku hermafrodytycznym, przejście graniczne na zasadzie prawa wielkich liczb prowadzi do równania transportu o wartościach w przestrzeni skończonych miar borelowskich następującej postaci

$$\frac{d}{dt}u_t = Mu_t - Du_t - Cu_t,$$

gdzie M jest nieliniowym operatorem łączenia w pary i dziedziczenia cech, D liniowym operatorem związanym ze śmiertelnością naturalną, a C nieliniowym operatorem konkurencji wewnątrzgatunkowej. W przypadku dwupłciowym otrzymujemy układ równań transportu

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}\mu_t = M(\mu_t, \nu_t) - D_1\mu_t - C_1(\mu_t, \nu_t), \\ \frac{d}{dt}\nu_t = M(\mu_t, \nu_t) - D_2\nu_t - C_2(\mu_t, \nu_t), \end{cases}$$

gdzie M jest nieliniowym operatorem krzyżowania płciowego, D_1, D_2 są operatorami śmiertelności naturalnej u samic i samców odpowiednio, C_1 i C_2 są operatorami opisującymi śmiertelność w wyniku konkurencji w populacji samic i samców odpowiednio. Celem niniejszej rozprawy jest wyprowadzenie i zbadanie procesu skokowego oraz przejście graniczne na zasadzie praw wielkich liczb do równań transportu. Ponadto, badając odchylenia między wartościami procesów a rozwiązaniami równań transportu, dowodzimy mocniejszego wyniku, mianowicie centralnego twierdzenia granicznego. Zajmujemy się również zbadaniem asymptotycznego zachowania rozwiązań wyprowadzonych równań transportu oraz podajemy biologiczne przykłady dziedziczenia cech.

Rozprawa składa się z trzech części. W części „Wyniki" podajemy wypowiedzi twierdzeń dotyczących istnienia procesów skokowych, twierdzeń granicznych, twierdzeń o istnieniu i jednoznaczności rozwiązań równań i układów równań transportu oraz twierdzeń o asymptotyce ich rozwiązań. Ponadto podajemy wnioski i przykłady zastosowań tych twierdzeń. Na końcu pierwszej części komentujemy założenia i interpretujemy wyniki oraz odnosimy się do podobnych badań naukowych i dokonujemy przeglądu literatury. W drugiej części „Preliminaria i dowody wyników” wprowadzamy niezbędną teorię, cytujemy potrzebne nam twierdzenia i dowodzimy rygorystycznie wszystkich wyników rozprawy zawartych w pierwszej części. Większe części teoretyczne, dotyczące między innymi ogólnej teorii procesów stochastycznych i ich zbieżności oraz równań różniczkowych w przestrzeniach unormowanych, pewnych nierówności oraz całki Bochnera, znajdują się w trzeciej części rozprawy „Dodatek”.