

Model ewolucyjny

w oparciu o Geometryczny Model Fischera

Anastazja Tasinkiewicz, Karina Kołodziejczyk

Modelowane rozszerzenie

Do modelu ewolucyjnego wprowadzono mechanizm partenogenezy, umożliwiający osobnikom wybór strategii rozrodu (płciowego lub bezpłciowego) w zależności od ich przystosowania do zmieniających się warunków środowiskowych - stopniowego ocieplania klimatu.

Dodatkowe założenia

W modelu założono, że:

- I) samice i samce mogą rozmnażać się płciowo, gdy ich fenotyp jest daleko od optymalnego albo bezpłciowo, gdy jest blisko,
- II) w przypadku rozmnażania płciowego: fenotyp dziecka jest wynikiem losowego mieszania się cech matki i ojca,
- III) w przypadku rozmnażania bezpłciowego: fenotyp dziecka jest kopią fenotypu rodzica,
- IV) liczba osobników w populacji może być zmienna,
- V) osobniki umierają z powodu słabego przystosowania do środowiska albo ze starości,
- VI) pojemność siedliska jest ograniczona,
- VII) w środowisku zachodzi stopniowy wzrost temperatury, wynikający z ocieplania klimatycznego oraz szansa na niewielkie wahania wokół trajektorii tego wzrostu.

Cele badawcze

Zaproponowany model ewolucyjny, pozwoli zweryfikować następujące hipotezy badawcze:

- W populacjach żyjących w środowisku o umiarkowanej dynamice zmian środowiska średnia liczba urodzeń jest wyższa niż w środowiskach o szybszym tempie zmian.
- W środowiskach o szybkim tempie zmian, wyższa częstość mutacji sprzyja wyższej liczbie urodzeń w populacji.
- Populacje w wolno zmieniającym się środowisku rozmnażają się płciowo częściej przy wysokiej częstości mutacji.
- W warunkach dynamicznie zmieniającego się środowiska, niski poziom częstości mutacji jest rekompensowany zwiększoną częstością rozmnażania płciowego w populacji.

- Proporcja osobników rozmnażających się płciowo i bezpłciowo stabilizuje się po jakimś czasie.

Implementacja

Determinacja rodzaju rozmnażania

Wprowadzono dwie wartości progowe (`threshold_`):

- *survive* – określa maksymalną możliwą odległość fenotypu osobnika, który przeżyje od optymalnego fenotypu
- *asexual* – określa maksymalną możliwą odległość fenotypu osobnika, który może rozmnażać się bezpłciowo

Osobniki, których fitness nie przekroczy wartości *survive* są eliminowane z populacji. Osobniki, które pozostały, ale ich fitness nie przekroczył wartości *asexual* mogą rozmnażać się płciowo, jeśli znajdą parę przeciwnej płci. Natomiast osobniki, których fitness przekroczy próg *asexual* mogą rozmnażać się bezpłciowo.

Fenotyp dziecka

Jeżeli potomstwo powstało w wyniku rozmnażania bezpłciowego, to jego fenotyp jest kopią fenotypu rodzica. Natomiast jeśli dziecko ma matkę i ojca to każda cecha jest losowana spośród wartości danej cechy rodziców:

```
phenotype = [np.random.choice([x,y]) for (x,y) in
zip(parents[0].get_phenotype()[:-1], parents[1].get_phenotype()[:-1])]
sex = [np.random.choice([parents[0].get_sex(), parents[1].get_sex()])]
```

Zmienna liczba osobników - rozmnażanie

Dla każdej pary płciowej lub osobnika bezpłciowego przypisywana jest liczba miejsc w siedlisku możliwa do zapełnienia ich potomstwem. Liczba miejsc jest losowana z rozkładu *Poissona*(λ), gdzie

$$\lambda = p_{ij} \times E[X]$$

$p_{ij} = (\frac{p_i + p_j}{2})$ - fitness pary (lub dwukrotny fitness osobnika)

$E[X]$ - wartość oczekiwana liczby miejsc dla pary lub osobnika

Natomiast, aby nie przekroczyć górnej granicy liczebności populacji w siedlisku, wybierane jest $\min\{\text{random.poisson}(\lambda), \text{free_spots}\}$:

```
ex_value = min(config.avg_children, free_spots/len(all_paired))
[...]
```

```
pair_fitness = 1.0 / len(all_paired)

    lambda_values = pair_fitness * ex_value

spots_children = np.minimum(np.random.poisson(lambda_values), free_spots) #
Ensure we don't exceed free spots

total_children = np.sum(spots_children)
```

Wiek osobnika

Aby spowolnić szybki wzrost liczebności populacji do granicznej wartości – maksymalnej pojemności siedliska – wprowadzono mechanizm starzenia się osobników. Każda jednostka ma przypisany wiek, a osobniki, które przeżyją więcej niż m generacji, są usuwane z populacji, co symuluje ich naturalną śmierć ze starości. Maksymalny dopuszczalny wiek ustalany jest z góry w pliku konfiguracyjnym.

Wyniki i dyskusja

Przykładowa symulacja stabilnej populacji

Parametry dla tej symulacji zostały umieszczone w Załącznikach (S1).

Mutacja a selekcja

W celu zbadania zależności między częstością mutacji a siłą selekcji przeanalizowano wpływ tych parametrów na średnią liczbę urodzeń w populacji. Badania przeprowadzono przy stałym zestawie pozostałych parametrów, które — na podstawie wcześniejszej eksploracji — uznano za optymalne (dokładne wartości zawarte są w Załącznikach; S2, S3). W celu ograniczenia niekontrolowanej losowości i zapewnienia porównywalności wyników zastosowano stałe ziarno. Dane zebrano dla populacji funkcjonującej w wolno zmieniającym się środowisku oraz dla populacji w dynamicznie zmieniającym się środowisku (dokładne wartości parametrów w Załącznikach). Dla każdej pary wartości częstości mutacji i siły selekcji wykonano 5 niezależnych symulacji. W każdej symulacji dla każdej generacji obliczano różnicę między liczebnością aktualnej generacji a liczebnością poprzedniej (w tych analizach dla uproszczenia zrezygnowano z uśmiercania osobników, gdy osiągną określony wiek). Suma tych różnic została następnie podzielona przez liczbę generacji, co pozwoliło na wyznaczenie średniej liczby urodzeń dla danej symulacji.

$$\text{średnia liczba urodzeń} = \frac{\sum_{i=1}^{gen} \text{liczebność populacji } i - \text{liczebność populacji } i-1}{gen}$$

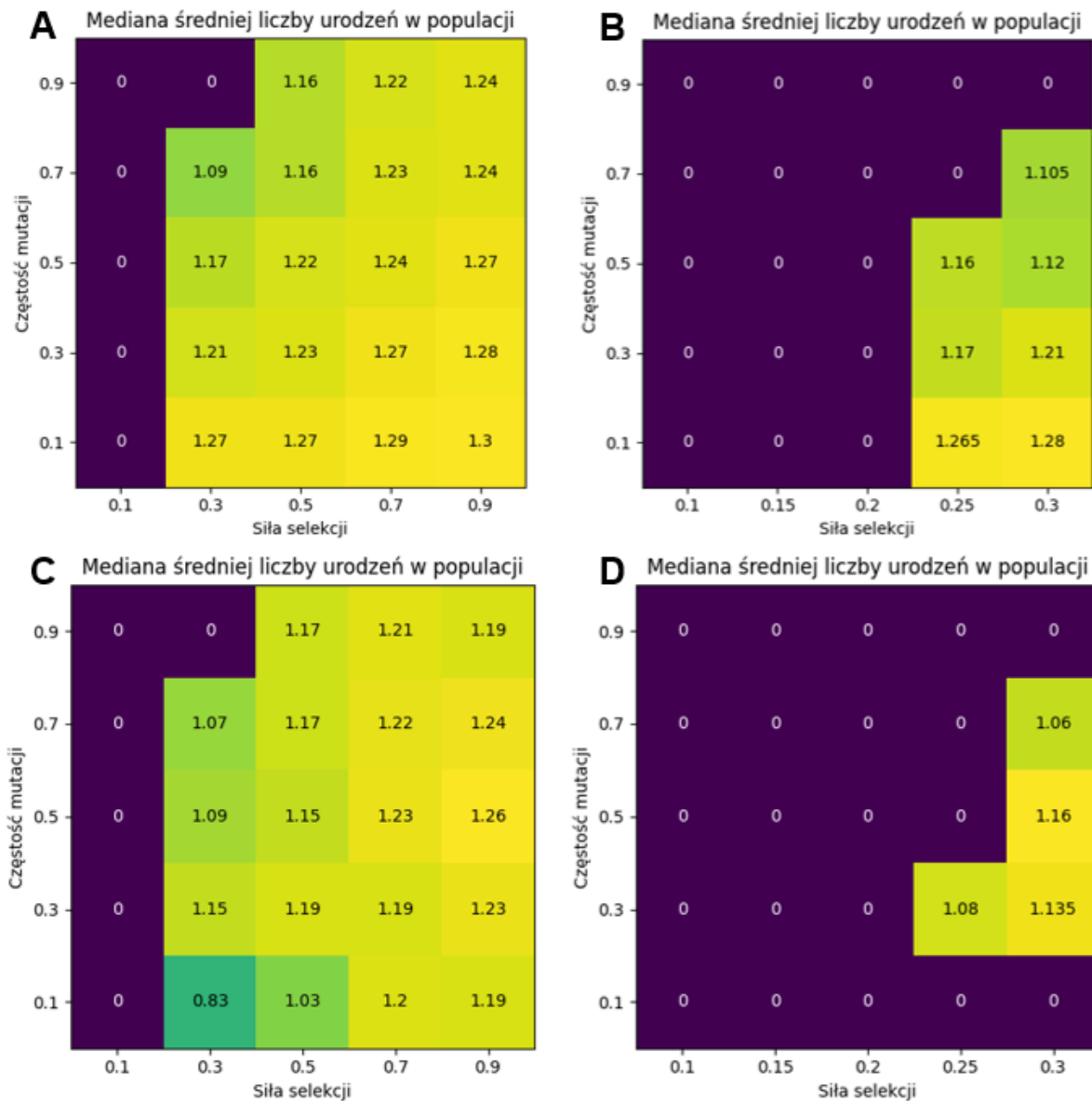
gen – liczba generacji

Mediany średniej liczby urodzeń uzyskanych z pięciu powtórzeń przedstawiono na Ryc. 1. W przypadku mapy cieplnej obejmującej szerszy zakres wartości siły selekcji (Ryc. 1A), uwzględniono wyłącznie populacje, które przetrwały co najmniej 100 generacji, aby wyeliminować wpływ wyników skrajnych i niereprezentatywnych. W celu dokładniejszego zbadania zależności w zakresie siły selekcji 0.1–0.3 przeprowadzono osobną analizę, której wyniki przedstawiono na mapie cieplnej (Ryc. 1A).

Siła selekcji a liczba urodzeń

Otrzymane wyniki wskazują, że **wraz ze spadkiem siły selekcji średnia liczba urodzeń wzrasta**. Jest to zgodne z intuicją, ponieważ słabsza presja selekcyjna pozwala przetrwać również osobnikom gorzej przystosowanym. Tendencja ta jest widoczna zarówno w

populacjach funkcjonujących w środowisku o wolnym, jak i szybkim tempie zmian. Z kolei w skrajnych przypadkach – przy bardzo silnej selekcji (zakres 0.1–0.2 na Ryc. 1B, 1D) – populacje nie są w stanie przetrwać, ponieważ zbyt silna presja eliminuje wszystkie osobniki, uniemożliwiając kontynuację gatunku. Natomiast porównując wyniki uzyskane w różnych warunkach klimatycznych, można zaobserwować, że **dla tych samych wartości siły selekcji**



Ryc. 1. Mapy ciepła przedstawiające mediany średniej liczby urodzeń w populacji w zależności od częstości mutacji i siły selekcji. A) Mapa z szerszym zakresem wartości siły selekcji (0.1-0.9) dla populacji w wolno zmieniającym się środowisku (parametry S2). B) Mapa z mniejszym zakresem siły selekcji (0.1-0.3) dla populacji w wolno zmieniającym się środowisku (parametry S2). C) Mapa z szerszym zakresem wartości siły selekcji (0.1-0.9) dla populacji w dynamicznie zmieniającym się środowisku (parametry S3). D) Mapa z mniejszym zakresem siły selekcji (0.1-0.3) dla populacji w dynamicznie zmieniającym się środowisku (parametry S3)..

liczba urodzeń jest wyższa w populacjach funkcjonujących w środowisku o umiarkowanym tempie zmian. Jest to zgodne z oczekiwaniami, ponieważ wolniejsze przesuwanie się optimum fenotypowego sprawia, że osobnikom łatwiej jest przystosować się do warunków środowiska, zwiększając tym samym ich szanse na przeżycie i reprodukcję.

Mutacje a liczba urodzeń

Zebrane dane wskazują, że w populacjach funkcjonujących w warunkach umiarkowanych zmian klimatycznych średnia liczba urodzeń rośnie wraz ze spadkiem częstości mutacji. W stabilnym środowisku nadmiar losowych mutacji jest niekorzystny, ponieważ zwykle oddalają one fenotypy osobników od wolno zmieniającego się optimum, co obniża ich zdolność adaptacyjną i szanse na reprodukcję. Odmienna tendencja ujawnia się w populacjach poddanych dynamicznym zmianom środowiskowym. Dla średnich wartości siły selekcji (0.3–0.5) obserwuje się wyraźny wzrost liczby urodzeń wraz ze wzrostem częstości mutacji. W warunkach szybkiej zmienności środowiska częstsze mutacje ułatwiają populacji dostosowanie się do przesuwającego się optimum. Natomiast przy słabszej selekcji (0.7–0.9), najwyższe wartości liczby urodzeń osiągane są dla pośrednich częstości mutacji (0.5–0.7), podczas gdy skrajne wartości (zarówno niskie, jak i wysokie) skutkują nieco niższą efektywnością reprodukcyjną. Może to sugerować istnienie optymalnego poziomu zmienności genetycznej, który równoważy tempo adaptacji z kosztami nadmiaru mutacji. Porównując wyniki populacji z dwóch różnych środowisk, widać, że średnia liczba urodzeń jest wyższa w większości przypadków dla populacji w środowisku o umiarkowanej dynamice zmian. Wskazuje to na to, że w warunkach powolnych zmianach klimatycznych osobnikom łatwiej jest nadążać za stopniowo zmieniającym się optimum fenotypowym.

Siła selekcji a mutacje

Analiza wspólnego wpływu siły selekcji i częstości mutacji na średnią liczbę urodzeń ujawnia, że efekty tych dwóch parametrów są wzajemnie zależne oraz powiązane z tempem zmian środowiskowych. W warunkach umiarkowanej dynamiki środowiska najwyższe wartości przyrostu naturalnego odnotowano przy słabej selekcji oraz niskiej częstości mutacji. Taki układ parametrów sprzyja przeżywalności większej liczby osobników, nawet tych nieoptymalnie przystosowanych, przy jednoczesnym ograniczeniu przypadkowych mutacji, które mogłyby oddalić fenotyp od wolno zmieniającego się optimum.

Z kolei w środowiskach charakteryzujących się szybszymi zmianami optimum, korzystniejszy okazuje się wyższy poziom mutacji – szczególnie przy średnich wartościach siły selekcji (0.3–0.5). Umiarkowana presja selekcyjna nie eliminuje zbyt gwałtownie osobników z nieoptymalnym fenotypem, dając populacji szansę na przystosowanie się do dynamicznie zmieniającego się optimum poprzez większą zmienność genetyczną. Co ciekawe, w przypadku bardzo słabej selekcji (np. 0.9) efektywność reprodukcyjna nie rośnie proporcjonalnie. Wskazuje to na istnienie pewnego kompromisu między siłą selekcji a

zmiennością genetyczną, którego równowaga jest warunkiem dla stabilnego wzrostu populacji w zmieniającym się środowisku.

Mutacja a rozmnażanie płciowe

W celu ustalenia związku między częstością mutacji a częstością rozmnażania płciowego, dokonano analizy różnych wartości parametrów, które symulowały określone zjawiska środowiskowe i populacyjne. Zestaw parametrów, dla których zaobserwowano ciekawy zależności został określony w Załącznikach (S4, S5). Wszystkie dane generowano dla populacji o maksymalnej pojemności siedliska wynoszącej 300 osobników, maksymalnej liczbie generacji równej 200, oraz sile selekcji 0.5. Ustalono, że takie wartości parametrów będą optymalne pod względem obliczeniowym i jednocześnie pozwolą zbadać potencjalne różnice wynikające z ze zmian wartości pozostałych parametrów. W celu zebrania danych dla każdego zestawu parametrów wykonano 50 symulacji (po 10 na daną wartość określającą prawdopodobieństwo mutacji konkretnej cechy, jeśli osobnik mutuje - μ_c). Dodatkowo, aby wyeliminować niekontrolowany czynnik losowości, ustalono ziarno, które pozwoliło dla tych samych 10 populacji sprawdzać wpływ różnych częstości mutacji. W każdej symulacji zliczono ile razy doszło do rozmnażania płciowego oraz łącznie ile razy doszło do rozmnażania w populacji (płciowe, bezpłciowe). Na podstawie tych wartości wyliczono częstość rozmnażania płciowego, które zostały zebrane i przedstawione na wykresach pudełkowych:

$$\text{częstość} = \frac{\text{rozmnażania płciowe}}{\text{rozmnażanie płciowe} + \text{rozmnażanie bezpłciowe}}$$

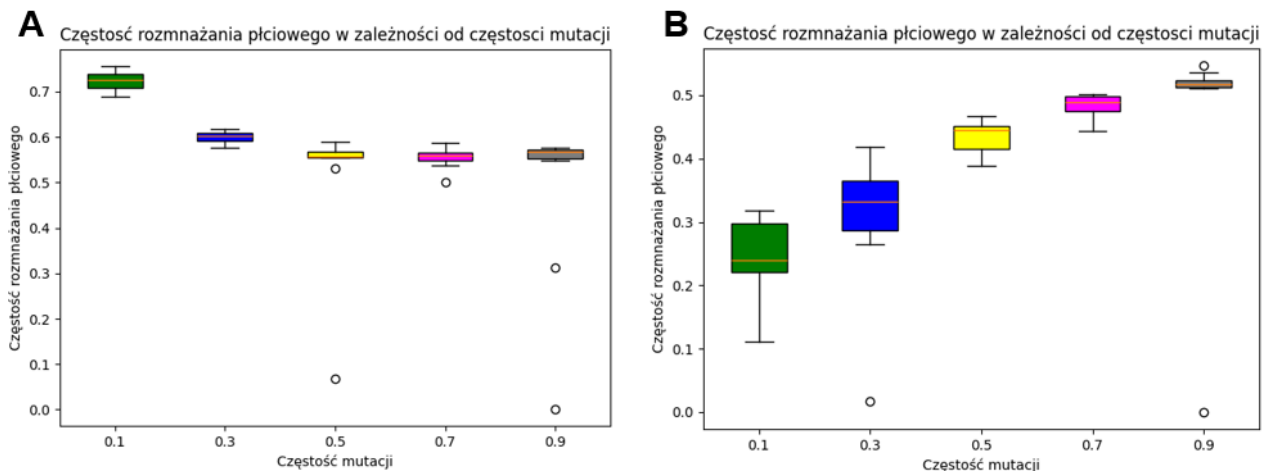
Otrzymane wyniki pozwoliły zaobserwować interesujące zjawisko, opisane dokładnie w poniższej części.

Intensywność zmian klimatycznych

Wykonano dwie symulacje dla populacji, które różniły się jedynie wektorem kierunkowym zmiany środowiska (dokładne wartości parametrów patrz Załączniki). Jedna populacja rozmnażała się w środowisku o szybszych zmianach klimatycznych (S4), natomiast druga w środowisku o wolniejszych zmianach (S5). Otrzymane wyniki (ryc. 2), wskazują, że populacja w środowisku o wolniejszych zmianach klimatycznych: (a) wraz ze wzrostem częstości mutacji coraz częściej rozmnaża się płciowo, (b) przy szczególnie niższych częstościach mutacji, nie przekracza częstości rozmnażeń płciowych obserwowanych w populacji w środowisku o szybszych zmianach klimatycznych. Natomiast przyglądając się jeszcze wynikom dla populacji w środowisku o szybszych zmianach klimatycznych, obserwuje się stopniowy spadek częstości rozmnażania płciowego, jednak zmiany te nie są tak gwałtowne jak dla pierwszej populacji.

Otrzymane dane wskazują zatem na to, że:

(I) Populacja funkcjonująca w środowisku o wolniejszych zmianach klimatycznych (a tym samym — wolniej przesuwającym się optimum fenotypowym) musi częściej korzystać z rozmnażania płciowego przy wyższych częstościach mutacji. Wynika to z faktu, że mutacje mają charakter losowy, a większość z nich nie wpływa korzystnie na fenotyp — wręcz przeciwnie, oddalają osobniki od aktualnego optimum w stabilnych warunkach środowiska (powolne zmiany). Ponieważ optimum fenotypowe zmienia się wolniej niż fenotypy osobników, zmutowane jednostki mają zazwyczaj obniżoną wartość przystosowania. Jeśli mimo to przetrwają do kolejnego pokolenia, nie są w stanie rozmnażać się bezpłciowo — ich wartość fitness znajduje się poniżej ustalonego progu. W takich warunkach jedyną dostępną strategią reprodukcji staje się rozmnażanie płciowe.



Ryc. 2. Wykresy pudełkowe przedstawiające częstość rozmnażania płciowego w zależności od częstości mutacji. A) Populacja rozmnażająca się w środowisku o szybszych zmianach klimatu. B) Populacja rozmnażająca się w środowisku o wolniejszych zmianach klimatu.

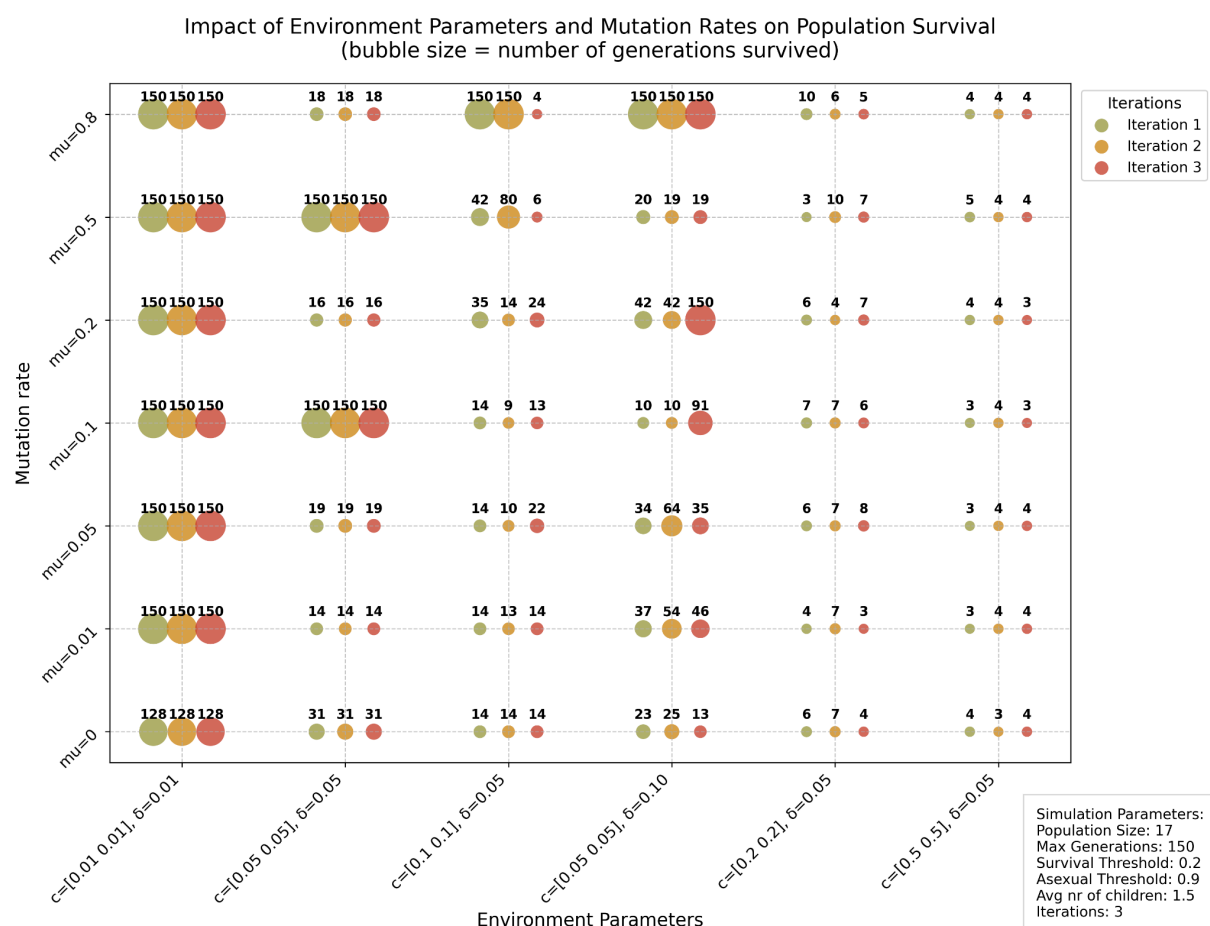
(II) Populacja funkcjonująca w środowisku o szybciej zmieniających się warunkach klimatycznych (a więc i szybciej przesuwającym się optimum fenotypowym) rzadziej korzysta z rozmnażania płciowego przy wyższych częstościach mutacji. W takim dynamicznym środowisku częste mutacje zwiększają szanse na powstanie osobników lepiej przystosowanych do aktualnych warunków — mutacje stają się niejako „szybkim narzędziem” adaptacyjnym. Dzięki temu osobniki częściej utrzymują się w pobliżu optimum fenotypowego, a ich wartość fitness przekracza próg umożliwiający rozmnażanie bezpłciowe. W rezultacie presja selekcyjna na rozmnażanie płciowe maleje.

(III) Szybko zmieniające się warunki środowiskowe mogą silniej promować rozmnażanie płciowe jako strategię umożliwiającą generowanie zmienności genetycznej przy niskich częstościach mutacji, niezbędnej do nadążania za dynamicznie przesuwającym się optimum

fenotypowym. W takim kontekście rozmnażanie płciowe staje się korzystniejsze nawet przy relatywnie niskiej presji mutacyjnej, ponieważ zwiększa szansę na powstanie dobrze przystosowanych kombinacji genotypów.

Mutacja a środowisko

Aby porównać zależność częstości mutacji od środowiska, przeprowadzono dla sześciu zestawów parametrów środowiska (c - wektor kierunkowy jednostajnej zmiany, δ - szansa na nagłą zmianę) oraz siedmiu wartości częstości mutacji (μ - mutation rate) (patrz Ryc. 3). trzykrotne powtórzenie symulacji, zliczającej liczbę pokoleń, które populacja przetrwała. Pozostałe wartości parametrów pozostały stałe i określone w legendzie (Ryc. 3). Wyniki zostały przedstawione w postaci bubble plotu, w którym wielkość bańki (ang. bubble) oznacza liczbę przetrwanych pokoleń, zaś kolor - do którego powtórzenia należy wynik z danej symulacji.



Ryc. 3. Bubble plot przedstawiający liczbę przetrwanych pokoleń w danych warunkach dla populacji o różnych wartościach parametru mutacji (μ), sprawdzone dla trzech iteracji. Parametry symulacji zostały podane w dolnym rogu.

Widać, że w najłagodniejszych warunkach środowiska niemal każde mutation rate dochodzi do górnej granicy symulacji, czyli 150 pokoleń, poza sytuacją, gdy mutation rate = 0. Na podstawie założeń teoretycznych można by oczekiwać, że w dynamicznie zmieniającym się

środowisku populacje o wyższym współczynniku mutacji osiągają lepsze przystosowanie. Wykres jednak pokazuje, że zależność ta nie jest tak jednoznaczna, jak mogłoby się wydawać.

Przykładowo, w warunkach środowiskowych $c=[0.05, 0.05]$, $\delta=0.05$ we wszystkich trzech iteracjach najlepsze wyniki uzyskały tylko populacje z mutation rate = 0.1 oraz 0.5, a mutation rate = 0 dawało dłuższą przeżywalność niż np. = 0.01. Można wykluczyć wpływ losowej zmiany środowiska (δ) na nieintuicyjne przeżywalności populacji z odpowiednimi mutation rates, gdyż uzyskano te same wyniki dla trzech różnych powtórzeń symulacji. Ta nieliniowa zmiana przeżywalności może wynikać z odpowiedniej kombinacji mutation rate oraz warunków środowiska, w którym tylko mutacje o określonym mutation rate są w stanie jednocześnie nie zostać w tyle za oddalającym się optymalnym fenotypem oraz nie mutować na tyle szybko, by wyjść poza granice przeżywalności.

Jedną z ciekawszych obserwacji jest różnica pomiędzy iteracjami dla tych samych mutation rates oraz warunków środowiska. To zjawisko jest szczególnie widoczne dla $c=[0.05, 0.05]$, $\delta=0.10$, gdzie widać znaczną różnicę między iteracjami, której nie ma w kolumnie $c=[0.05, 0.05]$, $\delta=0.05$. To sugeruje, że za różnicę między iteracjami odpowiada wartość delty. Do tego rozkład najlepiej radzących sobie populacji jest zupełnie różny: trzy najlepiej radzące sobie populacje z $\delta=0.5$ w przypadku, gdy $\delta=0.1$ wymierają najszybciej, co można wytłumaczyć tym, że populacje, które wcześniej nie trafiały często w optimum, przy zwiększonej losowej delcie, zaburzającej progresję optimum, mają większą na to szansę.

Aby dodatkowo zaprzeczyć tezie, że wyższe mutation rate sprawdza się lepiej przy wyższej wartości jednostajnej zmiany środowiska, można spojrzeć na kolumnę $c=[0.1, 0.1]$, $\delta=0.05$. Pomimo, że losowa zmiana środowiska (δ) jest na tym samym poziomie, co dla kolumny $c=[0.05, 0.05]$, $\delta=0.05$, dla wyższych wartości mutation rate zaczyna być zauważalna znaczna nieścisłość między iteracjami, a wzór przeżywalności z poprzedniej kolumny zupełnie się nie powtarza. Zamiast tego trzy populacje mające najwyższe mutation rate najczęściej radzą sobie najlepiej, chociaż $\mu=0.5$ i 0.8 mają również szansę na bardzo szybkie wymarcie. Najbardziej stabilnym z wysokich wyników więc posiada populacja z mutation rate 0.2. Fakt, że iteracje różnią się pomimo jednakowej delty oznacza, że nie tylko wartość delty jest parametrem odpowiedzialnym za losowość w iteracjach, ale wektor kierunkowy zmiany oraz wartość mutation rate również odgrywają w tym zdarzeniu rolę.

W przedostatniej kolumnie można zaobserwować niewielkie różnice raczej na korzyść wyższego mutation rate, odrobinę wspierająca hipotezę, że wyższa wartość wektora kierunkowego ciągnie za sobą wyższe mutation rate. W ostatniej natomiast środowisko jest już tak niesprzyjające, że nawet najwyższa wartość mutation rate daje porównywalne z resztą wyniki.

Te wyniki sugerują, że (poza skrajnymi wartościami parametrów środowiska) **istnieje lokalnie optymalna wartość parametru mutation rate zależna od rodzaju środowiska**.

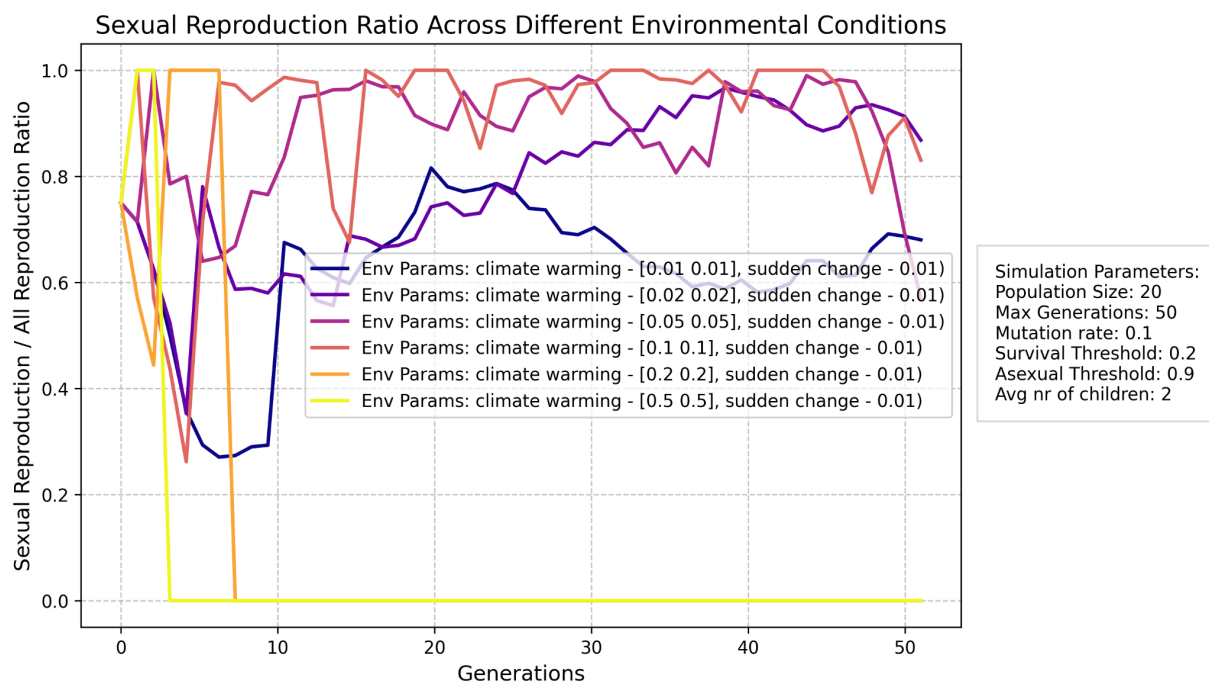
Środowisko a wybór rodzaju rozmnażania (płciowe/bezpłciowe)

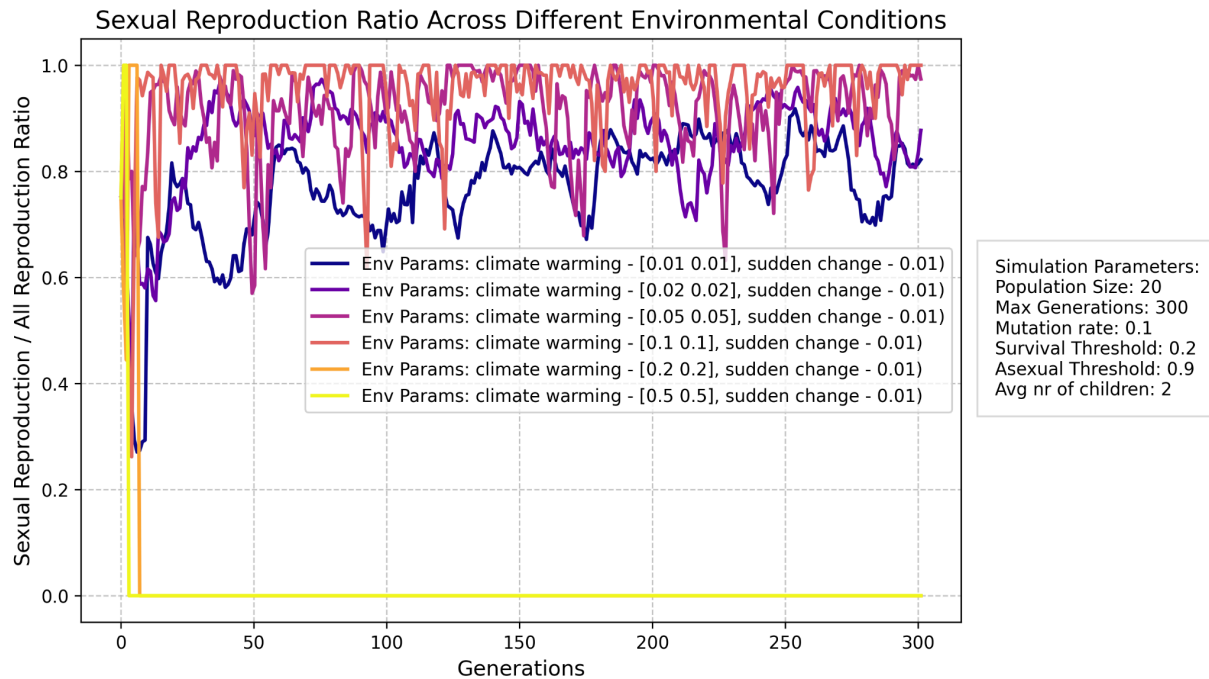
Ostatnim założeniem, które miało zostać sprawdzone przez symulację, był wpływ warunków środowiskowych na wybór rodzaju rozmnażania (przy niskiej częstotliwości mutacji dla ograniczenia losowości). Zostało ono sprawdzone przez porównanie proporcji wyboru rozmnażania płciowego przez osobniki do liczby wszystkich możliwości na rozmnożenie, co było równoważne z ilością par rozmnażających się płciowo oraz osobników rozmnażających się bezpłciowo:

$$\text{częstość} = \frac{\text{rozmnażania płciowe (pary)}}{\text{rozmnażanie płciowe (pary)} + \text{rozmnażanie bezpłciowe (osobniki)}}$$

Wartości tych proporcji z biegiem pokoleń zostały następnie przedstawione na wykresie liniowym, gdzie każda linia oznaczała inne warunki środowiska:

A



B

Ryc. 3. Line ploty przedstawiające proporcję rozmnożeń płciowych do wszystkich rozmnożeń. Parametry symulacji zostały podane po prawej stronie wykresów. A) Wykres dla 50 pokoleń, B) Wykres dla 300 pokoleń.

Na wykresie A) przy najsilniejszej zmianie środowiska (żółta linia) populacja od pierwszego kroku rozmnaża się płciowo (krzywa przybiera wartość 1), po czym natychmiastowo spada do 0, nie podnosząc się, co oznacza, że populacja wymiera nie nadążając za zmianą klimatyczną. Podobna sytuacja następuje dla pomarańczowej linii, drugiej w kolejności pod względem intensywności ocieplenia klimatycznego. W pierwszym kroku liczba osobników rozmnażających się bezpłciowo się zwiększa, lecz już w kolejnych optimum fenotypowe się przemieszcza za daleko i wszystkie rozmnażają się płciowo, aż do wyginięcia populacji.

Dalsze linie pokazują znacznie bardziej zróżnicowane zachowanie, więc możliwe są jedynie ogólne spostrzeżenia. Przykładowo, wraz z ciemniejszym kolorem linii, a więc łagodniejszymi zmianami klimatu, populacja rzadziej znajduje się w sytuacji, w której całość lub większość rozmnażania to rozmnażanie płciowe, za to linia znacznie częściej przyjmuje niskie wartości, co jest równoważne częstszemu rozmnażaniu bezpłciowemu. Szczególnie widoczna jest ta różnica pomiędzy granatową linią (najłżejsze warunki) oraz jasną różową (trzecia najbardziej intensywna zmiana klimatyczna). Świadczy to o tym, że **w mniej zmiennych warunkach środowiska osobniki częściej rozmnażają się bezpłciowo.**

Co zaskakujące, jak widać na wykresie B), żadna z linii nie stabilizuje się na ustalonym poziomie, a zmiany nie podążają za jakimkolwiek zauważalnym wzorem. Można wyjaśnić przez losowość procesu wydawania na świat potomstwa (zarówno jeśli chodzi o liczbę potomstwa, jak i jego fenotyp przy rozmnażaniu płciowym), które rozmnaża się w kolejnych pokoleniach, połączonego z śmiercią wszystkich osobników po 5 pokoleniach oraz, w niewielkim stopniu, jako że ma niską wartość (0.01), losowej zmianie środowiska. tym

niemniej, w tak danej symulacji, fakt ten **zaprzecza hipotezie, że proporcja rodzajów rozmnażania z czasem się stabilizuje.**

Podsumowując, stworzona symulacja populacji pozwoliła na weryfikację założeń badawczych sformułowanych na początku pracy.

Załączniki

S1. Parametry symulacji stabilnej populacji

```
import numpy as np

# -----
# PARAMETRY POPULACJI
# -----

K = 300          # 200 limit pojemności siedliska
N = 40           # liczba osobników w populacji
n = 2            # wymiar przestrzeni fenotypowej
lifespan = 5

# -----
# PARAMETRY MUTACJI
# -----

mu = 0.5         # prawdopodobieństwo mutacji dla osobnika (czy) c
mu_c = 0.6       # prawdopodobieństwo mutacji konkretnej cechy, jeśli osobnik
                 # mutuje (która cecha)
xi = 0.5         # odchylenie standardowe w rozkładzie normalnym mutacji (o ile)

# -----
# PARAMETRY SELEKCJI
# -----

sigma = 0.5      # parametr w funkcji fitness (kontroluje siłę selekcji)
threshold_surv = 0.2 # przykładowy próg do selekcji progowej (do ewentualnego
                    # użycia)
threshold_asex = 0.9 # próg do selekcji progowej osobników mogących się rozmnażać
                    # bezpiecziowo

# -----
# PARAMETRY ŚRODOWISKA
# -----

# Początkowe alpha(t)
alpha0 = np.array([0.0, 0.0])
# Wektor kierunkowej zmiany c
c = np.array([0.01, 0.01]) # [0.01, 0.01]
delta = 0.05    # odchylenie standardowe dla fluktuacji
max_generations = 200 # liczba pokoleń do zasymulowania
seed = 10

# -----
# PARAMETRY REPRODUKCJI
# -----

avg_children = 1.
```

S2. Parametry symulacji dla populacji w wolno zmieniającym się środowisku do analiz liczby urodzeń w populacji - zależność między częstością mutacji a siłą selekcji.

```
# config.py

import numpy as np

# -----
# PARAMETRY POPULACJI
# -----

K = 300          # 200 limit pojemności siedliska
N = 40           # liczba osobników w populacji
n = 2            # wymiar przestrzeni fenotypowej
lifespan = 5

# -----
# PARAMETRY MUTACJI
# -----

mu = 0.5         # prawdopodobieństwo mutacji dla osobnika (czy) c
mu_c = ---      # prawdopodobieństwo mutacji konkretnej cechy, jeśli osobnik
mutuje (która cecha)
xi = 0.5         # odchylenie standardowe w rozkładzie normalnym mutacji (o ile)

# -----
# PARAMETRY SELEKCJI
# -----

sigma = 0.5      # parametr w funkcji fitness (kontroluje siłę selekcji)
threshold_surv = 0.2 # przykładowy próg do selekcji progowej (do ewentualnego
użycia)
threshold_asex = 0.9 # 0,9 próg do selekcji progowej osobników mogących się
rozmnażać bezpłciowo
# threshold_sex = 0.2

# -----
# PARAMETRY ŚRODOWISKA
# -----

# Początkowe alpha(t)
alpha0 = np.array([0.0, 0.0])
# Wektor kierunkowej zmiany c
c = np.array([0.01, 0.01]) # [0.01, 0.01]
delta = 0.05    # odchylenie standardowe dla fluktuacji
max_generations = 200 # liczba pokoleń do zasymulowania
seed = 10

# -----
# PARAMETRY REPRODUKCJI
# -----

avg_children = 1.5

# W wersji bezpłciowej zakładamy klonowanie z uwzględnieniem mutacji.
```

S3. Parametry symulacji dla populacji w dynamicznie zmieniającym się środowisku do analiz liczby urodzeń w populacji - zależność między częstością mutacji a siłą selekcji.

```
# config.py

import numpy as np

# -----
# PARAMETRY POPULACJI
# -----

K = 300          # 200 limit pojemności siedliska
N = 40          # liczba osobników w populacji
n = 2           # wymiar przestrzeni fenotypowej
lifespan = 5

# -----
# PARAMETRY MUTACJI
# -----

mu = 0.5        # prawdopodobieństwo mutacji dla osobnika (czy) c
mu_c = ---      # prawdopodobieństwo mutacji konkretnej cechy, jeśli osobnik
mutuje (która cecha)
xi = 0.5        # odchylenie standardowe w rozkładzie normalnym mutacji (o ile)

# -----
# PARAMETRY SELEKCJI
# -----

sigma = 0.5     # parametr w funkcji fitness (kontroluje siłę selekcji)
threshold_surv = 0.2 # przykładowy próg do selekcji progowej (do ewentualnego
użycia)
threshold_asex = 0.9 # 0,9próg do selekcji progowej osobników mogących się
rozmnażać bezpłciowo
#threshold_sex = 0.2

# -----
# PARAMETRY ŚRODOWISKA
# -----

# Początkowe alpha(t)
alpha0 = np.array([0.0, 0.0])
# Wektor kierunkowej zmiany c
c = np.array([0.05, 0.05]) # [0.01, 0.01]
delta = 0.05    # odchylenie standardowe dla fluktuacji
max_generations = 200 # liczba pokoleń do zasymulowania
seed = 10

# -----
# PARAMETRY REPRODUKCJI
# -----

avg_children = 1.5

# W wersji bezpłciowej zakładamy klonowanie z uwzględnieniem mutacji.
```


S4. Parametry symulacji dla populacji w dynamicznie zmieniającym się środowisku do analiz średniej częstości rozmnażania płciowego w zależności od częstości mutacji.

```
# config.py

import numpy as np

# -----
# PARAMETRY POPULACJI
# -----

K = 300          # 200 limit pojemności siedliska
N = 40           # liczba osobników w populacji
n = 2            # wymiar przestrzeni fenotypowej
lifespan = 5

# -----
# PARAMETRY MUTACJI
# -----

mu = 0.6         # prawdopodobieństwo mutacji dla osobnika (czy) c
mu_c = ---      # prawdopodobieństwo mutacji konkretnej cechy, jeśli osobnik
mutuje (która cecha)
xi = 0.6         # odchylenie standardowe w rozkładzie normalnym mutacji (o ile)

# -----
# PARAMETRY SELEKCJI
# -----

sigma = 0.5      # parametr w funkcji fitness (kontroluje siłę selekcji)
threshold_surv = 0.2 # przykładowy próg do selekcji progowej (do ewentualnego
użycia)
threshold_asex = 0.8 # 0,9próg do selekcji progowej osobników mogących się
rozmnażać bezpłciowo
#threshold_sex = 0.2

# -----
# PARAMETRY ŚRODOWISKA
# -----

# Początkowe alpha(t)
alpha0 = np.array([0.0, 0.0])
# Wektor kierunkowej zmiany c
c = np.array([0.05, 0.05])      # [0.01, 0.01]
delta = 0.05    # odchylenie standardowe dla fluktuacji
max_generations = 200 # liczba pokoleń do zasymulowania
seed = 10

# -----
# PARAMETRY REPRODUKCJI
# -----

avg_children = 1.5
```

S5. Parametry symulacji dla populacji w wolniej zmieniającym się środowisku do analiz średniej częstości rozmnażania płciowego w zależności od częstości mutacji.

```
# config.py

import numpy as np

# -----
# PARAMETRY POPULACJI
# -----

K = 300          # 200 limit pojemności siedliska
N = 40           # liczba osobników w populacji
n = 2           # wymiar przestrzeni fenotypowej
lifespan = 5

# -----
# PARAMETRY MUTACJI
# -----

mu = 0.6         # prawdopodobieństwo mutacji dla osobnika (czy) c
mu_c = ---      # prawdopodobieństwo mutacji konkretnej cechy, jeśli osobnik
mutuje (która cecha)
xi = 0.6         # odchylenie standardowe w rozkładzie normalnym mutacji (o ile)

# -----
# PARAMETRY SELEKCJI
# -----

sigma = 0.5      # parametr w funkcji fitness (kontroluje siłę selekcji)
threshold_surv = 0.2 # przykładowy próg do selekcji progowej (do ewentualnego
użycia)
threshold_asex = 0.8 # 0,9próg do selekcji progowej osobników mogących się
rozmnażać bezpłciowo
#threshold_sex = 0.2

# -----
# PARAMETRY ŚRODOWISKA
# -----

# Początkowe alpha(t)
alpha0 = np.array([0.0, 0.0])
# Wektor kierunkowej zmiany c
c = np.array([0.01, 0.01]) # [0.01, 0.01]
delta = 0.05    # odchylenie standardowe dla fluktuacji
max_generations = 200 # liczba pokoleń do zasymulowania
seed = 10

# -----
# PARAMETRY REPRODUKCJI
# -----

avg_children = 1.5
```