Evolutionary Dynamics

Exploring the Equations of life

进化动力学

第六章 有限种群

李昕

目 录/contents

6.1

中 性 漂 变

中性漂变 neutral drift

中性变异 neutral variants

大小为N的种群中有两类个体A和B，它们有相同的繁殖率和死亡率. 对于选择而言，A和B是中性变异或选择中性的.

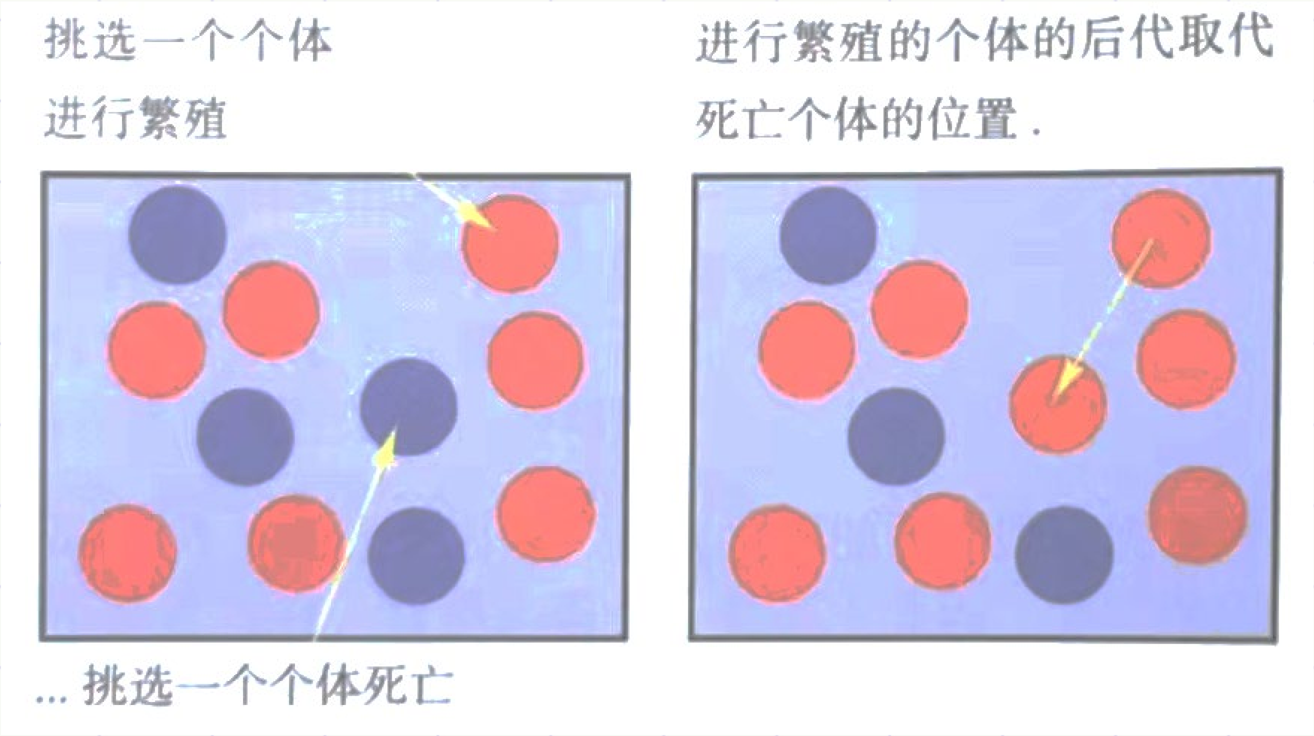
替代取样法 sampling with replacement

同一个体有机会同时被挑选进行繁殖和死亡；繁殖时不考虑突变.

Moran 过程

在任意时间步内，随机挑选一个个体进行繁殖，再随机挑选一个个体令其死亡.

Moran 过程



在任一时间步，总是有一个个体出生，一个个体死亡，进而保证种群的大小严格不变

中性漂变 neutral drift

大小为N的种群，在Moran过程中唯一的一个随机变量为A类个体数量，记为i，则B类个体的数量为$N-i$.

Moran过程的状态空间为 $i=0,1,\cdots,N$. 在任一时间步，可能出现下列四种情况：

1. A类中的个体进行繁殖和死亡. 概率为$(i/N)^2$
2. B类中的个体进行繁殖和死亡. 概率为$[(N-i)/N]^2$
3. A类中一个个体进行繁殖，B类中一个个体死亡. 概率为$i(N-i)/N^2$
4. A类中一个个体死亡，B类中一个个体进行繁殖. 概率为$i(N-i)/N^2$

中性漂变 neutral drift

转移概率矩阵$\boldsymbol{P} = [\boldsymbol{p}_{ij}]$

$$p_{i,i-1} = i(N-i)/N^2$$

$$p_{i,i} = 1 - p_{i,i-1} - p_{i,i+1}$$

$$p_{i,i+1} = i(N-i)/N^2$$

矩阵中其他位置的元素均为零.

该转移概率矩阵为三对角矩阵，也满足"生灭（brith-death）过程"的定义.

中性漂变 neutral drift

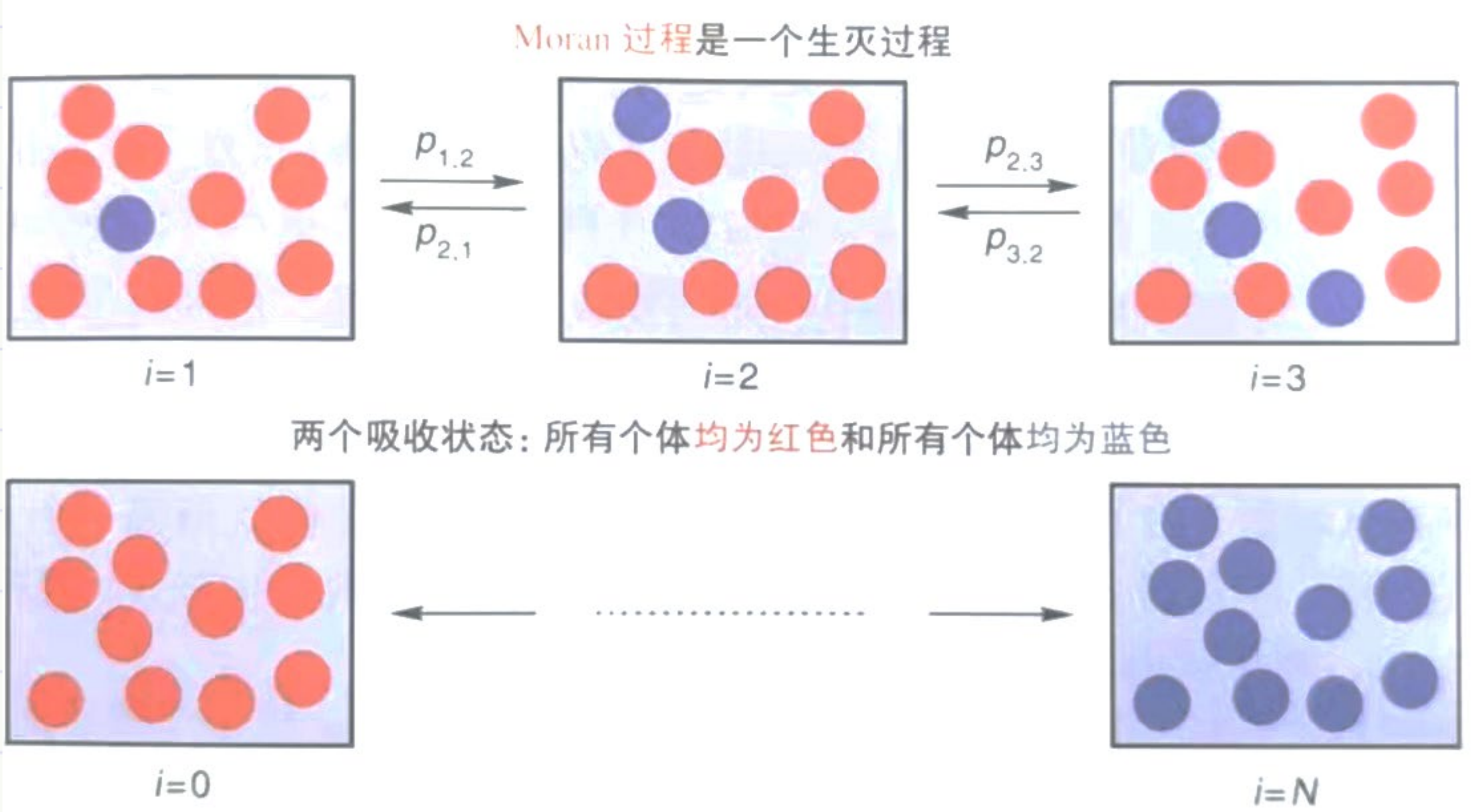
$$p_{0,0} = 1 \quad p_{0,i} = 0 \quad \forall i > 0$$

$$p_{N,N} = 1 \quad p_{N,i} = 0 \quad \forall i < N$$

状态$i = 0$和$i = N$是“吸收状态”（absorbing states）；

状态$i = 1,2,\cdots,N-1$被称为瞬态.

随机过程在瞬态只能停留有限时间，最终种群会变为全A种群或全B种群.



中性漂变 neutral drift

定义x_i为从状态i出发到达N的概率，则从状态i出发到达0的概率为$1-x_i$

$$x_0 = 0$$

$$x_i = p_{i,i-1}x_{i-1} + p_{i,i}x_i + p_{i,i+1}x_{i+1} \quad \forall i = 1, \cdots, N-1$$

$$x_N = 1$$

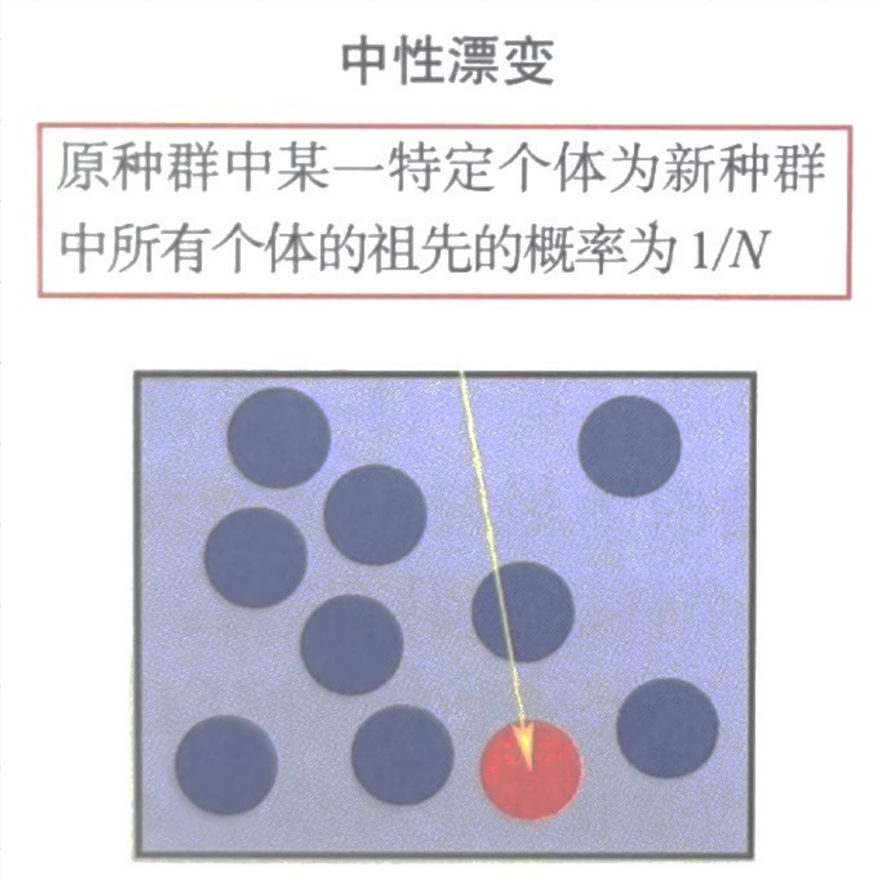
由$p_{i,i-1} = p_{i,i+1}$，$p_{i,i} = 1 - 2p_{i,i+1}$，

$$p_{i,i+1} \cdot 2x_i = p_{i,i+1}(x_{i-1}+x_{i+1})$$

解得：$x_i = i/N \quad \forall i = 0, \cdots, N.$

中性漂变 neutral drift

在一个有限种群中，如果时间足够长，种群中某一特定个体的后代们将占据整个种群．如果所有个体都具有相同的适合度，那么当前在种群中出现的所有个体机会均等．在中性漂变下，任意特定个体（的后代）的固定概率是$1/N$．



6.2

生灭过程

生灭过程 brith-death process

生灭过程

定义于离散状态空间$\{i=0,2,\cdots,N\}$上的一维随机过程．当每一个随机事件发生时，状态变量i可能保持不变、转移到状态$i-1$或转移到状态$i+1$.

令∂_i为从状态i转移到状态$i+1$的概率，β_i为从状态i转移到状态$i-1$的概率，且$\partial_i+\beta_i\le 1$. 停留在状态i的概率为$1-\partial_i-\beta_i$.

转移概率矩阵 $$P=\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 \\ \beta_1 & 1-\partial_1-\beta_1 & \partial_1 & \cdots & 0 & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & \beta_{N-1} & 1-\partial_{N-1}-\beta_{N-1} & \partial_{N-1} \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}$$

生灭过程 brith-death process

定义x_i为从状态i出发到达吸收状态N的概率，则从状态i出发到达0的概率为$1-x_i$.

$$x_0 = 0$$
$$x_i = \beta_i x_{i-1} + (1-\partial_i-\beta_i)x_i + \partial_i x_{i+1} \quad \forall i = 1,\cdots,N-1 \qquad (6.7)$$
$$x_N = 1$$

上式也可以写成向量形式

$$\vec{x} = P\vec{x}$$

吸收概率由对应于最大特征根的右特征向量给出, P为随机矩阵, 其最大特征根为1.

生灭过程 brith-death process

引入变量

$$y_i = x_i - x_{i-1} \quad i = 1,2,\cdots,N$$

$\sum_{i=1}^{N} y_i = x_1 - x_0 + x_2 - x_1 + \cdots + x_N - x_{N-1} = x_N - x_0$， 令 $\gamma_i = \beta_i/\partial_i$． 由 (6.7) 可 知 $y_{i+1} = \gamma_i y_i$． 故, 有$y_1 = x_1, y_2 = \gamma_1 x_1, \cdots, y_n = \prod_{t=1}^{n-1} \gamma_t x_1$.

$$x_1 = \frac{1}{1 + \sum_{j=1}^{N-1} \prod_{k=1}^{j} \gamma_k}$$

$$x_i = x_1 (1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^{j} \gamma_k)$$

$$x_i = \frac{1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^{j} \gamma_k}{1 + \sum_{j=1}^{N-1} \prod_{k=1}^{j} \gamma_k}$$

生灭过程 brith-death process

考虑由一个A类个体和$N-1$个B类个体构成的种群. A类个体的固定概率定义为由A类个体最终占领整个种群的概率, 记为ρ_A, 同理定义ρ_B.

$$\rho_A = x_1, \qquad \rho_B = 1 - x_{N-1}$$

$$\rho_A = \frac{1}{1+\sum_{j=1}^{N-1}\prod_{k=1}^{j}\gamma_k}, \qquad \rho_B = \frac{\prod_{k=1}^{N-1}\gamma_k}{1+\sum_{j=1}^{N-1}\prod_{k=1}^{j}\gamma_k}$$

概率之比可以表示为γ_i的乘积, $\frac{\rho_B}{\rho_A} = \prod_{k=1}^{N-1}\gamma_k$.

若 $\frac{\rho_B}{\rho_A} > 1$,则单独的B突变个体更容易在A种群中得以固定.

第三章

常数选择下的随机漂变

常数选择下的随机漂变

假设A的适合度为r ,B的适合度为1.

此时引入的适合度差异可以通过改变挑选A或B进行繁殖的概率来实现.

在种群中挑选一个A类个体进行繁殖的概率为$ri/(ri+N-i)$，挑选一个B类个体进行繁殖的概率为$(N-i)/(ri+N-i)$

转移概率矩阵

$$p_{i,i-1}=\frac{N-i}{ri+N-i}\cdot\frac{i}{N}$$

$$p_{i,i}=1-p_{i,i-1}-p_{i,i+1}$$

$$p_{i,i+1}=\frac{ri}{ri+N-i}\cdot\frac{N-i}{N}$$

常数选择下的随机漂变

计算从状态i出发到达吸收状态N的概率x_i，

$$\gamma_i = \frac{\beta_i}{\partial_i} = \frac{p_{i,i-1}}{p_{i,i+1}} = \frac{1}{r}$$

$$x_i = \frac{1+\sum_{j=1}^{i-1}\prod_{k=1}^{j}\gamma_k}{1+\sum_{j=1}^{N-1}\prod_{k=1}^{j}\gamma_k} = \frac{1-1/r^i}{1-1/r^N}$$

一个A类个体在有$N-1$个B类个体构成的种群的固定概率ρ_A，

$$\rho_A = x_1 = \frac{1-1/r}{1-1/r^N}$$

同理，

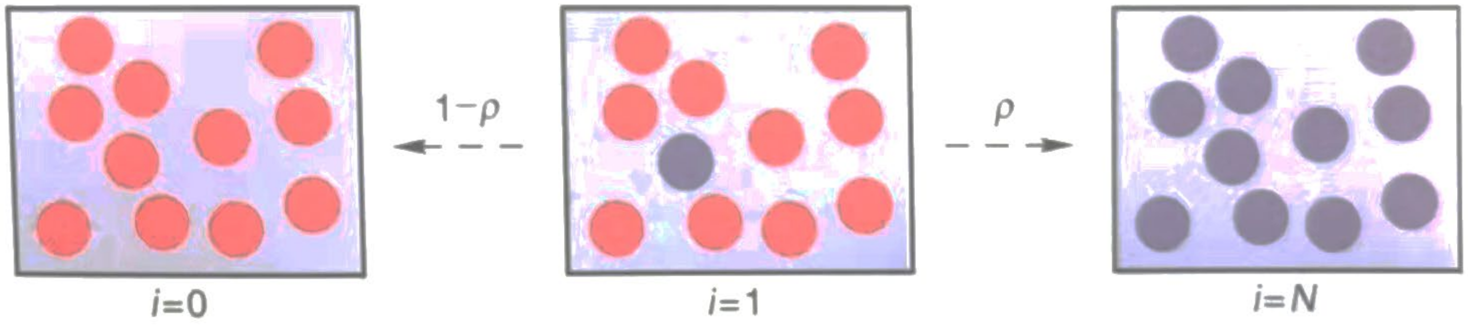
$$\rho_B = 1 - x_{N-1} = \frac{1-r}{1-r^N}$$

常数选择下的随机漂变

固定概率（fixation probability）：突变个体占据整个种群的概率

相对适合度为 r 的一个突变在种群中的固定概率为

$$\boxed{\rho=\frac{1-1/r}{1-1/r^N}}$$



常数选择下的随机漂变

固定概率之比

$$\frac{\rho_B}{\rho_A} = r^{1-N}$$

对于一个有利的A突变, $r > 1$, 且在大种群条件下, $N \gg 1$, 近似得

$$\rho_A = 1 - 1/r$$

故，即使在一个无限大的种群中$(N \to \infty)$，也不能保证一个有利突变最终将占据整个种群. 在随机背景下, 突变灭绝的风险始终存在.

常数选择下的随机漂变

适合度为r 的突变的固定概率

$$\rho = \frac{1 - 1/r}{1 - 1/r^N}$$

适合度为r 的突变 在以1/2的概率占据整个种群前，会出现m次

第四章

进 化 速 率

进化速率

考虑大小为N的可繁殖种群, 种群由A类个体构成. 假设在繁殖过程中发生突变, 从A突变为B的概率为μ. 一个B突变出现的概率为$N\mu$, B突变发生需要等待的时间服从期望为$1/(N\mu)$指数分布.

假设B类型个体的适合度为r ,A类型个体的适合度为1.

一个新的B突变占据种群的概率为

$$\rho = \frac{1-r}{1-r^N}$$

种群由全A演变成为全B的进化速率为

$$R = N\mu\rho$$

进化速率

若B突变是中性的，则$\rho = 1/N$，中性进化速率为

$$R = \mu$$

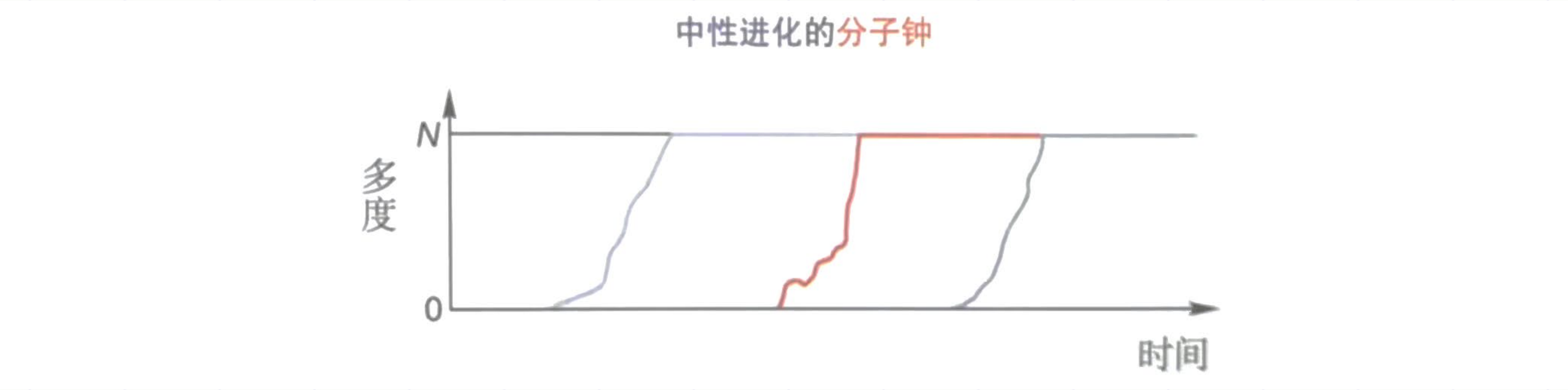
中性进化速率独立于种群大小，并且简单的等于突变率.
此观点是中性进化理论(neutral theory of evolution)的核心.

由这一理论，大多数能被观察到的突变都是中性的.

中性突变的累计率可以简单的由突变率表示，不依赖于种群大小，也不受种群大小波动的影响. 若突变率主要依赖于DNA复制的精确性，则进化速率应为常数.

进化速率

中性理论提供了一个"分子钟(molecular clock)"



中性突变的发生速率是$N\mu$，一个中性突变的固定概率为$1/N$.

故中性进化速率为$R = N\mu/N = \mu$

若突变率为常数，那中性突变将以一个常速率进行累计，产生''分子钟''.

进化速率

中性理论的极端拥护者认为所有可以观察到的突变，都是中性的．因此，仅用中性变异 (variation) 就可以完全解释这两个物种的进化分支问题，而适应 (adaptation)是不重要的. 极端的适应论者则认为中性进化是不重要的, 甚至中性进化不能被认为是进化, 因为它仅仅代表没有适应的随机变异; 进化的本质是适应.

大多数分子变异是中性的．因此，中性理论在研究遗传变异问题时是一个极好的模型．在构建数学模型来计算物种间系统发生关系时，中性变异常常提供了一个很好的假设．自从生命起源开始，在种群中固定下来的绝大多数突变确实是中性的．仅在极少数情况下，有利突变发挥作用．中性突变对于确定进化轨迹起到了极其重要的作用.