

Analiza podstawowych własności ewolucyjno-adaptacyjnych populacji

Na podstawie modelu ewolucyjnego opartego na Geometrycznym Modelu Fishera

Agnieszka Prudło

Anna Korczyńska

Wstęp

Celem ćwiczenia było wymodelowanie i opisanie zmian zachodzących w populacji w kolejnych pokoleniach. W naszym modelu rozmnażanie jest zaimplementowane modelem progowym, czyli osobniki z fitness poniżej pewnej wartości krytycznej ϕ_{min} nie przekazują swoich cech do następnego pokolenia.

Rozszerzenia

Wymyśliłyśmy i zaimplementowałyśmy dwa rozszerzenia do podstawowego modelu. Pierwsze z nich polega na wprowadzeniu hibernacji. (modyfikacja klasy selection i individual). Zahibernowany osobnik nie może się rozmnażać, mutować ani umierać. Do hibernacji dochodzi gdy osobnik jest słabo przystosowany do obecnie panujących warunków w środowisku (fitness), ale nie na tyle słabo, żeby umrzeć. Zahibernować mogą osobniki, których fitness mieści się w przedziale $threshold < fitness < hibernation_thresh$, gdzie threshold to próg wymierania, a hibernation_thresh to właśnie próg hibernacji. Prawdopodobieństwo hibernacji takich osobników jest wyznaczone parametrem μ_h . Czas hibernacji (liczba pokoleń, na ile osobnik hibernuje) jest losowana z rozkładu geometrycznego z parametrem równym aktualnemu fitness danego osobnika. Sprawia to, że im słabiej osobnik jest przystosowany, tym większa jest szansa, że zahibernuje na dłużej.

Drugą modyfikacją są cykliczne zmiany optymalnego fenotypu. Fenotyp zmienia się w każdym pokoleniu według wzoru $A \times \sin(B \times t)$ (klasa environment), gdzie t to krok czasowy (lub numer aktualnego pokolenia), A to amplituda, a B to parametr okresu funkcji sinus ($T = 2\pi/B$, gdzie T to okres). Takie zmiany optymalnego środowiska mogą symulować np. zmieniające się pory roku lub cykliczne zlodowacenia.

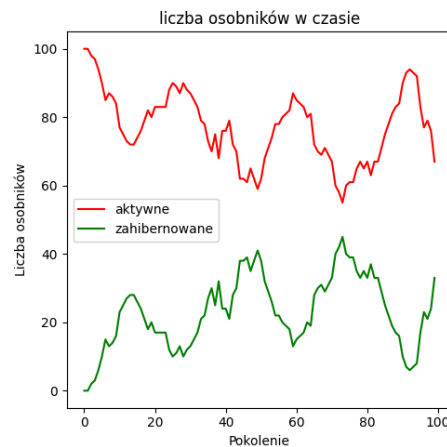
Analiza

Przygotowany model analizowałyśmy na podstawie serii wykresów dla wielu powtórzeń symulacji. W trakcie analizowania modelu większość parametrów nie ulegała zmianie (miały wartości takie, jakie znajdują się w pliku config.py). Jedyne parametry, których wpływ badano na przebieg symulacji to częstość mutacji (μ), częstość hibernowania (μ_h), siła selekcji (σ), amplituda zmiany optymalnego fenotypu (A) oraz współczynnik okresu zmiany optimum fenotypowego (B). Te parametry są najbardziej istotne przy próbie zrozumienia, jak nasze rozszerzenia wpływają na dynamikę populacji. Jeśli zmiana któregoś z tych 5 parametrów nie jest analizowana to przyjmuje on wartości, takie jak w config.py ($\mu = 0.1$, $\mu_h = 0.3$, $\sigma = 0.2$, $A = 0.5$, $B = 0.1$).

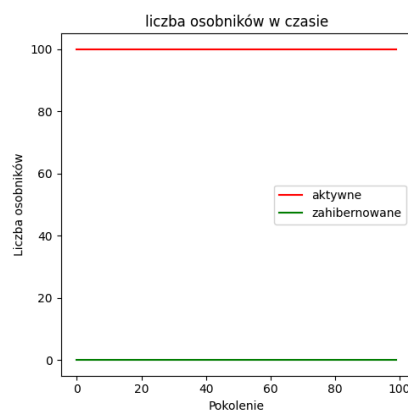
Wyniki

Pierwszy typ wykresu pokazuje jak zmienia się liczba aktywnych i zahibernowanych osobników na przestrzeni pokoleń. Analizując wykresy z wielu symulacji można zauważyć kilka powtarzających się motywów tych zmian. Wykresy te należy interpretować biorąc pod uwagę początkowe parametry symulacji (przede wszystkim siłę selekcji i optimum

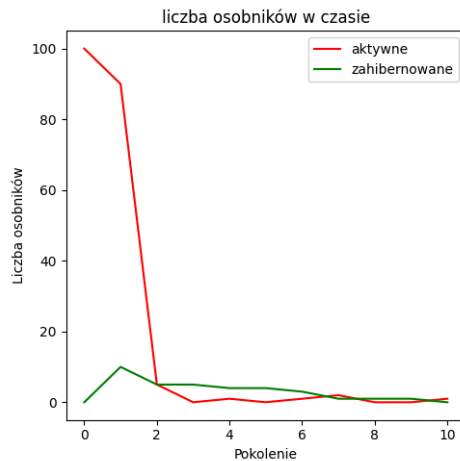
fenotypowe). Motywy są przedstawione w kolejności od najczęściej do najrzadziej pojawiającego się wśród 75 symulacji.



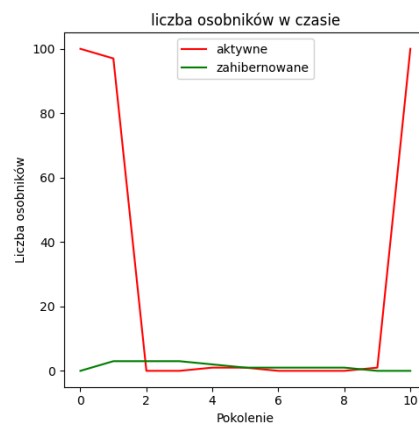
Λ (Wyk 1) Pierwszy motyw obrazuje okresowe zmiany liczby populacji aktywnej i zahibernowanej. Populacja utrzymuje się na stałym poziomie, dzięki czemu wykresy liczby osobników aktywnych i zahibernowanych są symetryczne (przy wzroście liczby osobników zahibernowanych spada liczba osobników aktywnych). Zauważalne okresowe zmiany można wyjaśnić sinusoidalną zmianą optimum fenotypowego. Przedstawiony wykres powstał dla początkowych parametrów: $\mu=0.45$, $\mu_h=0.3$, $\sigma=0.2$, $A=0.5$, $B=0.1$. Są to dosyć umiarkowane parametry. Dodatkowo, jeśli $B=0.1$, to okres jest równy około 60 pokoleń, co pokrywa się z sytuacją na wykresie, ponieważ w czasie jednego okresu dwa razy optimum fenotypowe jest najdalej od swojej początkowej wartości (wtedy liczba osobników zahibernowanych wzrasta) i dwa razy wraca do swojej początkowej wartości (wtedy liczba osobników zahibernowanych maleje).



Λ (Wyk 2) Drugi motyw tego wykresu pokazuje stałą liczbę populacji aktywnej (równą 100) oraz stałą liczbę populacji zahibernowanej (równą 0). Taka sytuacja następuje, gdy siła selekcji jest bardzo mała (σ jest duża; prawie wszystkie symulacje, gdzie $\sigma=2$ wykazują taki przebieg dynamiki populacji), ponieważ wtedy nie ma potrzeby na hibernację, wszystkie osobniki są dobrze przystosowane. Inna sytuacja prowadząca do takiego wykresu to zbyt szybko zmieniające się optimum powodujące, że populacja umiera zanim zdąży zahibernować, np. symulacja o parametrach początkowych: $\mu=0.1$, $\mu_h=0.3$, $\sigma=0.2$, $A=1.0$, $B=0.5$.

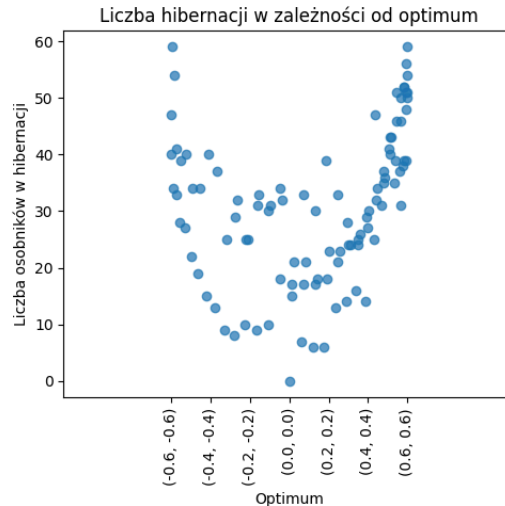


Λ (Wyk 3) Trzeci motyw wykresu obrazuje sytuację, w której populacja nie jest w stanie się utrzymać (jak widać na osi X populacja wymiera zanim osiągnie maksymalne (w tym przypadku zgodnie z plikiem config.py setne) pokolenie. Najczęściej wynika to ze zbyt szybkiej i zbyt agresywnej zmiany optymalnego optimum (np. dla parametrów początkowych: $\mu=0.1$, $\mu_h=0.3$, $\sigma=0.2$, $A=2.0$, $B=0.5$) Z tego powodu liczba aktywnych osobników gwałtownie spada i już nie jest w stanie się odbudować.



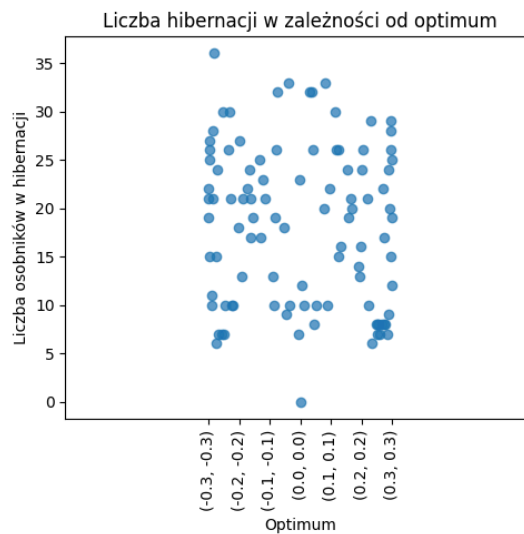
Λ (Wyk 4) Czwarty motyw wykresu również przedstawia sytuację, gdzie populacja nie jest w stanie się utrzymać. Tutaj są momenty, że liczba osobników aktywnych wzrasta, jednak nie wystarcza to do stabilnego utrzymania populacji. Jest to ponownie spowodowane zbyt szybko zmieniającym się optimum (np.: $\mu=0.1$, $\mu_h=0.3$, $\sigma=0.2$, $A=1.0$, $B=1.0$) lub zbyt niską wartością σ (np: $\mu=0.1$, $\mu_h=0.71$, $\sigma=0.1$, $A=0.5$, $B=0.1$).

Druga badana przez nas zależność to liczba osobników zahibernowanych w zależności od aktualnego optimum. Obydwie współrzędne optimum zmieniają się w taki sam sposób, więc są one zawsze równe ($\alpha=(x, x)$). Wykorzystano ten fakt przy tworzeniu poniższych wykresów, gdzie na osi X jest właśnie optimum (a dokładniej jego jedna współrzędna), a na osi Y liczba zahibernowanych osobników. W tej analizie również można zauważyć kilka powtarzających się motywów.



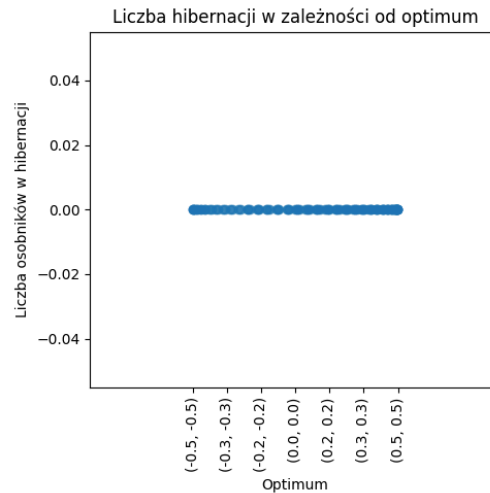
Λ (Rys 1)

Pierwszy motyw to sytuacja, gdzie w momencie, gdy optimum jest daleko od zera (początkowego punktu), liczba hibernacji wzrasta. Z kolei, gdy optimum jest blisko zera, liczba hibernacji maleje. Jest to spójne ze zjawiskiem opisywanym przy Wyk. 1. Zachodzi to dla parametrów początkowych równych np.: $\mu=0.1$, $\mu_h=0.3$, $\sigma=0.2$, $A=0.55$, $B=0.1$.

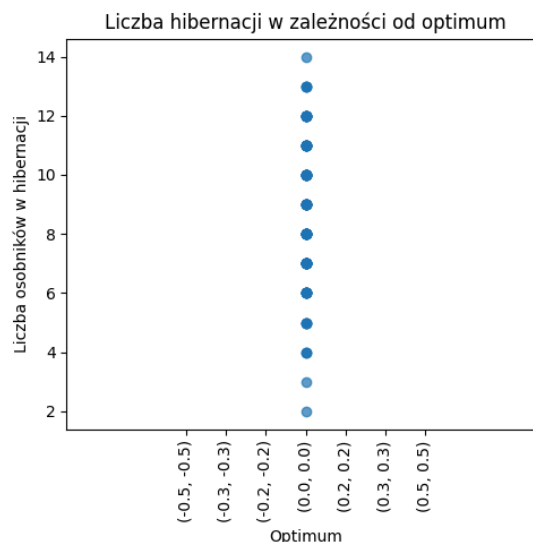


Λ (Rys 2)

Drugi motyw obrazuje mniej więcej stałą liczbę osobników zahibernowanych bez względu na odległość optimum od zera. Przyczyną tego zjawiska jest na tyle niskie tempo zmiany optimum, że populacja jest w stanie za nim stale "podążać" (np. dla $\mu=0.48$, $\mu_h=0.3$, $\sigma=0.1$, $A=0.5$, $B=0.1$) lub na tyle częsty powrót optimum do zera, że osobniki zahibernowane są w stanie przetrwać tyle czasu i potem ponownie zahibernować (np. $\mu=0.1$, $\mu_h=0.3$, $\sigma=0.2$, $A=0.32$, $B=1.0$).



Λ (Rys 3) Trzecia sytuacja to brak hibernacji. Pojawia się, gdy sigma jest wysoka (np. równa 2), lub współczynnik hibernacji $\mu_h=0$ (wtedy z definicji żaden osobnik nie może zahibernować). Przy wysokiej sigmie wszystkie osobniki są dobrze przystosowane, więc nie mają wystarczająco niskiego fitnessu, żeby osiągnąć wartość mniejszą niż `hibernation_thresh`.

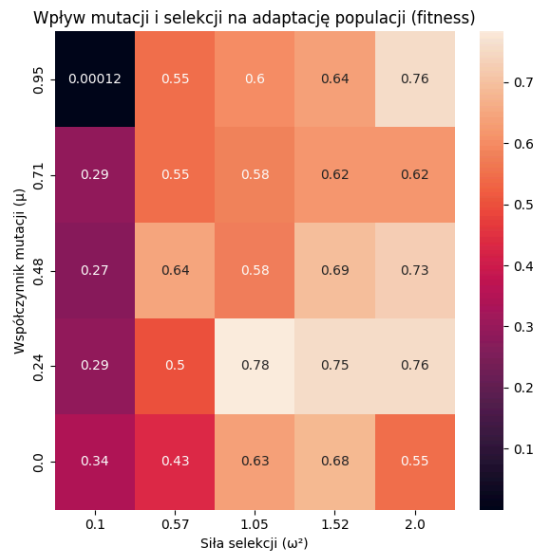


Λ (Rys 4) Czwarty motyw to kumulowanie się hibernacji tylko przy optimum równym zero. Jest to sytuacja, gdy optimum po prostu wcale się nie zmienia (np. $A=0$ lub $B=0$).

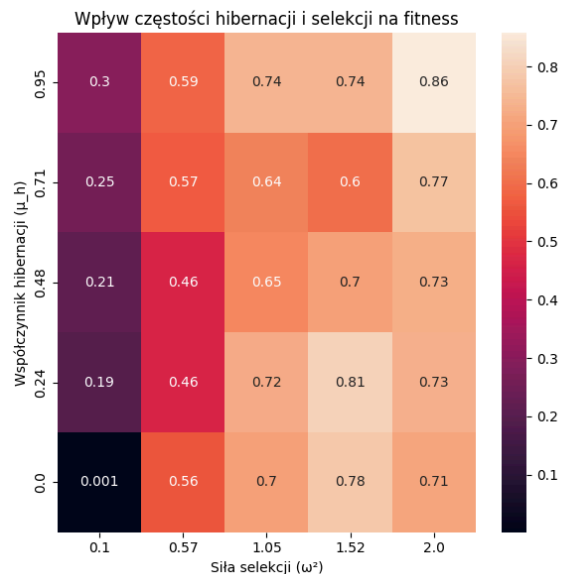
Podsumowując przedstawione zależności, przy odpowiednich parametrach początkowych gdy optimum oddala się od punktu początkowego, wzrasta liczba hibernacji – świadczy to o adaptacyjnej roli hibernacji w trudnych warunkach środowiskowych. W przypadkach, gdy zmiany optimum są powolne lub cykliczne o krótkim okresie, liczba hibernujących osobników pozostaje stabilna. Natomiast przy wysokiej zmienności genetycznej (sigma) lub braku możliwości hibernacji ($\mu_h=0$), hibernacja nie zachodzi w ogóle. Jeśli optimum się nie zmienia, hibernacja występuje tylko w jego stałym położeniu. Wyniki te pokazują, że hibernacja jest elastyczną strategią reagującą na tempo i charakter zmian środowiska.

Heatmapy

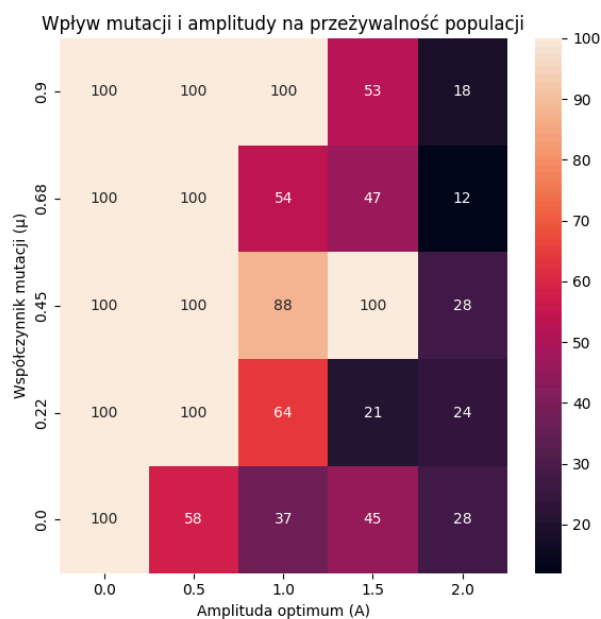
Heatmapy pozwalają zbadać sytuację dla dwóch zmieniających się parametrów. Każda z heatmap została przygotowana na podstawie 25 symulacji o innych parametrach początkowych (zmieniają się tylko te zaznaczone na osiach X i Y heatmapy, reszta według config.py). Heat 3. i Heat 4. zostały przygotowane na podstawie tych samych 25 symulacji, a pozostałe każda na podstawie innych. Jeden kolorowy prostokąt reprezentuje jedną symulację.



Λ (Heat 1.) Heatmapa obrazuje związek siły selekcji i współczynnika mutacji. Wartości w prostokątach to średni fitness w każdej z 25 symulacji. Widać, że największy wpływ na wartość fitness ma zmiana sigmy: im większa sigma, tym średnie fitness jest wyższe, ponieważ przy wysokiej sigmie osobniki daleko od optimum dalej są dobrze przystosowane. Zmiana μ nie wpływa na fitness w sposób aż tak znaczący, ale widać, że najlepsze wyniki osiągane są dla umiarkowanego μ , wynoszącego około 0.25-0.5. Wynika to z faktu, że zbyt małe μ nie pozwala na przystosowanie się do zmieniającego się optimum, a zbyt duże "psuje" osobniki dobrze dopasowane.

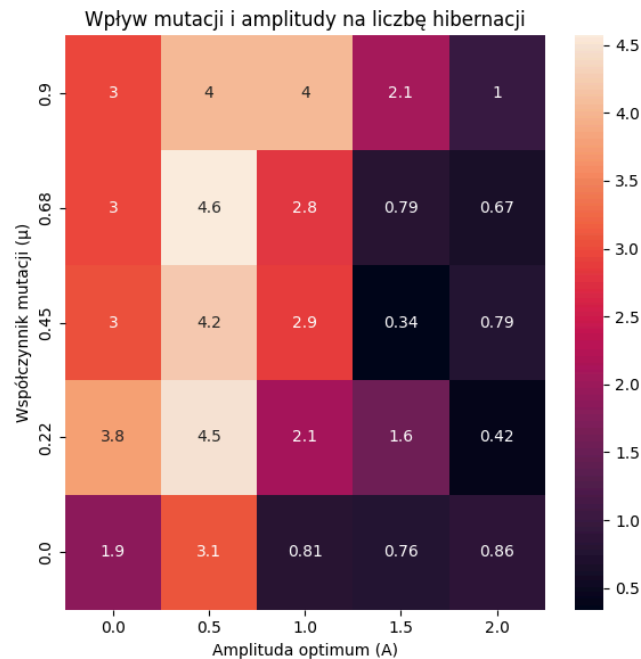


Λ (Heat 2.) Ta heatmapa obrazuje związek siły selekcji i współczynnika hibernacji. Wartości w prostokątach to średni fitness w każdej z 25 symulacji. Tutaj również największy wpływ na wartość fitness ma zmiana sigmy: im większa sigma, tym średnie fitness jest wyższe. Zmiana μ_h nie ma znaczącego wpływu na fitness, aczkolwiek dla niektórych wartości sigmy widać trend, że im większe μ_h , tym większa wartość fitness, ale dla innych najlepsze wyniki uzyskiwane są dla umiarkowanej wartości μ_h .

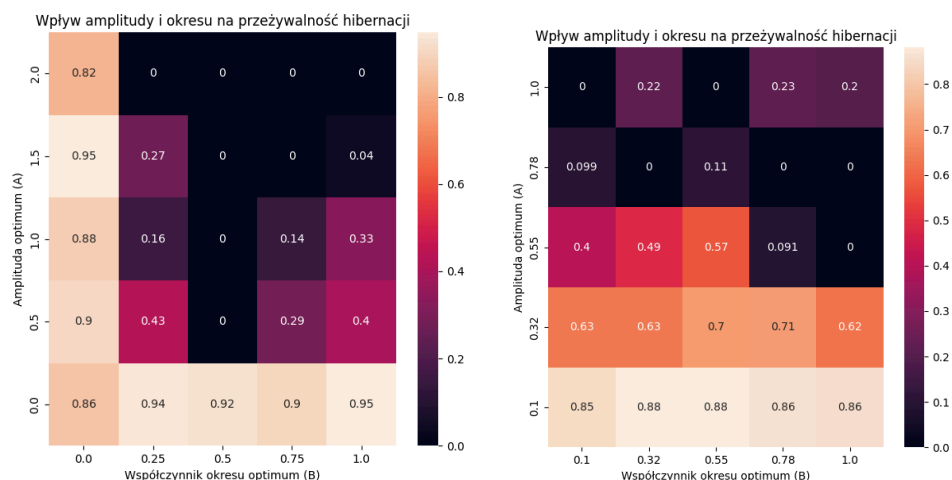


Λ (Heat. 3) Heatmapa obrazuje wpływ zmian współczynnika mutacji (μ) i współczynnika amplitudy zmiany optimum (A) na przeżywalność populacji. Wartości w prostokątach to liczba przeżytych przez populację pokoleń (100 to najwyższa możliwa wartość, zgodnie z config.py). Widać, że wysokie wartości A mają negatywny wpływ na przeżywalność populacji- osobniki nie są w stanie tak drastycznie zmieniać swojego fenotypu. Czasem jednak współczynnik mutacji może być na tyle duży, że jednak populacji uda się wystarczająco sprawnie dostosowywać do optymalnego fenotypu, ale nie na tyle, by zupełnie oddalić się od

optimum. Taka sytuacja jest trudna do osiągnięcia, więc przy wysokim A populacja zwykle wymiera.



Λ (Heat. 4) Heatmapa bada wpływ zmian współczynnika mutacji (μ) i współczynnika amplitudy zmiany optimum (A) na liczbę hibernacji. Wartości w prostokątach to właśnie liczba wszystkich zaistniałych hibernacji podzielona przez liczbę przeżytych przez populację pokoleń (w celu znormalizowania tej wartości). Dla wysokich wartości A i niskich μ liczba hibernacji spada. Najwięcej hibernacji zachodzi przy umiarkowanych wartościach A i μ . Dla A bliskiego 0 nie ma potrzeby, żeby hibernować, a dla A dużego osobniki często wymierają zanim zdążą zahibernować, lub i tak umierają od razu po hibernacji, więc hibernacje się nie opłacają, czyli jest ich mniej. Dla umiarkowanego μ osobniki ani nie mogą zastosować strategii trzymania się blisko istniejącego optimum (niskie μ , strategia dobra przy małym A), ani podążać za szybko zmieniającym się optimum (wysokie μ , strategia dobra przy wysokim A). Muszą więc zastosować strategię “awaryjną” czyli właśnie hibernację.



Λ (Heat. 5) Zależność przeżywalności hibernacji od dwóch parametrów zmiany środowiska (A i B). Liczby w środku poszczególnych pól to liczba przeżytych hibernacji (czyli takich, po

których zakończeniu osobnik nie umarł od razu) podzielone przez liczbę wszystkich hibernacji. Nie pojawiła się tu taka sytuacja, ale gdyby w jakiejś symulacji nie zaszłyby żadna hibernacja, to wartość w prostokącie wynosiłaby -1. Z pierwszej heatmapy widać, że dla $A=0$ i $B=0$ (czyli braku zmiany optimum) sytuacja zachowuje się wyjątkowo. Z tego powodu powtórzono analizę pomijając wartości 0 i zmniejszając zakres A do 1.0 - to przedstawia druga heatmapa. Widać na niej, że im większa amplituda, tym mniejsza przeżywalność hibernacji. Wynika to z faktu, że przy dużym A osobniki zdążą się obudzić, a optimum jeszcze do nich nie "wróci". Zmiana B nie ma tak jednoznacznego wpływu.

Podsumowanie

Przy zadanym scenariuszu zmian środowiskowych optymalne prawdopodobieństwo wystąpienia losowej mutacji występuje przy umiarkowanym μ . Ta sytuacja jest opisana przy Heat 1. Dodatkowo w takich sytuacjach populacja przeżywa całe 100 pokoleń i adaptuje się do zmieniających się warunków.

Jeśli chodzi o siłę selekcji, im jest większa, tym lepszy jest średni fitness, co pokazane jest również na Heat 1. Dzieje się tak dlatego, że wysoka siła selekcji może sprawić, że tylko osobniki o optymalnych cechach przetrwają hibernację, podczas gdy niższa siła selekcji może umożliwić przetrwanie większej liczby osobników, co w dłuższej perspektywie może sprzyjać ewolucyjnej plastyczności populacji. W przypadku braku selekcji, czyli gdy $\sigma^2 \rightarrow \infty$, nie pojawiają się żadne hibernacje ze względu na zupełny brak presji. Dominują wtedy losowe mutacje i działa dryf genetyczny.

Zauważyliśmy też, że przy naszych modyfikacjach symulacji nie ma trendu kierunku mutacji. Dzieje się tak ze względu na oscylująco zmienne w czasie optimum, przez które osobniki muszą być gotowe na zmiany w różnych kierunkach lub hibernację.