

# Symulacja procesów powstawania gatunków w ekosystemie w efekcie ograniczenia zasięgu krzyżowania

Dominik Ciołczyk<sup>12</sup>

Ewa Siedlarczyk<sup>13</sup>

<sup>1</sup>Akademia Górniczo-Hutnicza im. Stanisława Staszica w Krakowie, Wydział Informatyki

<sup>2</sup>dciolczyk@student.agh.edu.pl

<sup>3</sup>esiedlarczyk@student.agh.edu.pl

2024

## Streszczenie

W pracy przedstawiamy symulację specjacji gatunków w środowisku komputerowym, z wykorzystaniem programu NetLogo oraz rozbudowy modelu Echo. Celem naszej symulacji jest zbadanie procesów ewolucyjnych zachodzących w populacjach organizmów, przy ograniczeniu zasięgu krzyżowania się osobników. Zakładamy, że ograniczenia te mają kluczowe znaczenie dla procesu specjacji, czyli wyodrębniania się nowych gatunków. Nasza praca koncentruje się na analizie mechanizmów i warunków, które sprzyjają specjacji, oraz na obserwacji zmian genetycznych i behawioralnych w populacji, które prowadzą do powstania nowych gatunków.

**Słowa kluczowe:** NetLogo, SympatricEcho, symulacja, specjacja

## 1 Wstęp i przegląd aktualnego stanu badań

Pojęcie gatunku jest jednym z podstawowych terminów w naukach biologicznych, jednak jego definicja wciąż sprawia trudności. Tradycyjna klasyfikacja gatunków, zaproponowana przez Linneusza, opiera się na morfologicznych cechach organizmów. Jednakże, postępy w genetyce wykazały, że to podejście jest niewystarczające.

### 1.1 Wstęp teoretyczny

W podejściu biologicznym, opartym na genetyce populacyjnej, gatunek definiuje się jako jedną lub więcej populacji, które kojarzą się ze sobą w naturze, dają płodne potomstwo i są izolowane rozrodczo od innych gatunków. Ta definicja nie obejmuje jednak organizmów rozmnażających się wegetatywnie, co stanowi istotne ograniczenie.

Istnieje również pojęcie gatunku ewolucyjnego (filogenetycznego). Bazuje ono na statystycznie istotnych różnicach w cechach diagnostycznych, powstałych w wyniku odpowiednio długiej ewolucji. Wadą tego podejścia jest jednak konieczność dokładnej znajomości historii ewolucyjnej danej grupy taksonomicznej, co częstokroć nie jest możliwe [17].

W historii biologii istnieją ponadto dwa różne podejścia, dotyczące charakteru gatunku jako jednostki ewolucji organizmów, które można określić jako dyskretne i ciągłe. W pierwszym

z nich gatunki są postrzegane jako odrębne, obiektywne kategorie organizmów. Jego zwolennikami byli np. Ernst Mayr i Theodosius Dobzhansky. W drugim ujęciu zmienność genetyczna postrzegana jest jako pewne kontinuum, na którym poniekąd subiektywnie, wyznaczyć można kolejne jednostki taksonomiczne, takie jak forma, odmiana, podgatunek i gatunek. Podejście to było wprowadzone przez Karola Darwina, jednak z uwagi na późniejszą krytykę przez długi czas było odrzucane. Wyniki współczesnych badań genetycznych spowodowały powrót do koncepcji ciągłości zmienności genetycznej [12].

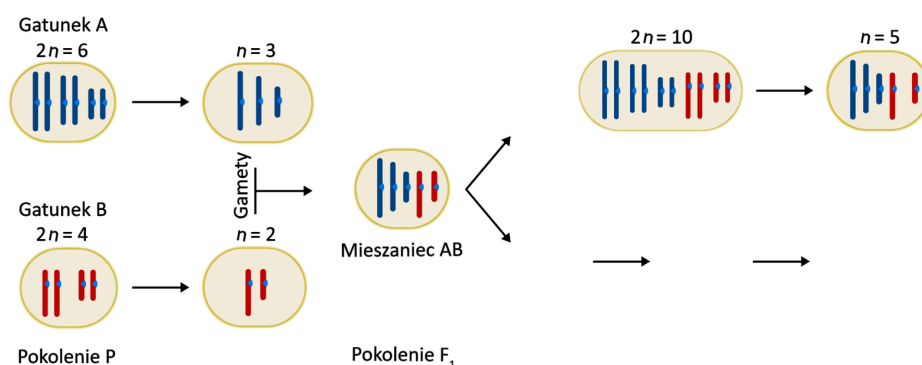
Proces ewolucyjny powstawania nowego gatunku nazywany jest specjacją. W procesie specjacji skład genetyczny puli genowej danej populacji staje się odmienny od reszty gatunku, w stopniu, który uniemożliwia wymianę genetyczną między tą populacją a gatunkiem wyjściowym [17].

Specjacja często zachodzi w wyniku izolacji geograficznej, gdzie populacja odcięta od innych ewoluuje w nowy gatunek poprzez dobór naturalny i/lub dryf genetyczny. Dobór naturalny polega na lepszym przetrwaniu i sukcesie rozrodczym osobników, które są lepiej przystosowane do środowiska, prowadząc do przystosowań. Dryf genetyczny, z kolei, jest procesem losowym, polegającym na przypadkowych zmianach częstości alleli, szczególnie w małych populacjach, gdzie jego skutki są bardziej widoczne.

Ten proces, znany jako specjacja allopatryczna, jest często obserwowany u ryb, które mają ograniczoną zdolność do przekraczania barier geograficznych. Na przykład, różnorodność gatunków karpieńców (*Cyprinodon*) w Ameryce Północnej jest często przypisywana specjacji allopatrycznej. Te ryby mogły pochodzić od jednego lub kilku gatunków zamieszkujących wielkie jeziora, które, po wyschnięciu, stały się izolowanymi zbiornikami wodnymi.

Izolacja geograficzna nie jest jednak warunkiem niezbędnym do wystąpienia specjacji. W obrębie populacji o wspólnym zasięgu wystąpić mogą bowiem mechanizmy izolacji rozrodczej, skutkujące dywergencją genetyczną. Mówimy wtedy o specjacji sympatrycznej. Najczęściej występuje ona u roślin, poprzez zmianę ploidalności, tj. liczby zestawów chromosomów w genomie organizmu.

Rysunek 1: Allopoloidyzacja (rodzaj poliploidalności)



Źródło: Englishsquare.pl Sp. z o.o., na podstawie: Biologia Villego, Solomon, Berg, Martin (2014).  
Licencja: CC BY-SA 3.0.

U zwierząt do wystąpienia tego rodzaju specjacji przyczyniają się zmiany ekologii gatunku [17]. Jest to rodzaj doboru zwany rozrywającym, powodujący np. preferowanie osobników o skrajnych wartościach danej cechy, a eliminujący osobniki o wartościach pośrednich. Może on działać również w wyniku zróżnicowania zajmowanych nisz ekologicznych w obrębie populacji, np. preferowania przez jej część odmiennego pokarmu lub innej pory aktywności [10]. Jako przykład specjacji sympatrycznej w królestwie zwierząt można podać pielęgnice

w Jeziorze Wiktorii, które zróżnicowały się w obrębie jednej populacji poprzez różne sposoby pobierania pokarmu oraz różne ubarwienie [17].

Jednakże dwa rodzaje specjacji przedstawione powyżej nie wyczerpują wszystkich scenariuszy, które występują w przyrodzie. Bariery geograficzne, rozdzielające populacje, nie zawsze definitywnie uniemożliwiają kontakt między nimi – często jedynie go ograniczają, zmniejszając wymianę genów, ale nie zapobiegając jej całkowicie. Innym istotnym czynnikiem kształtującym przebieg specjacji jest relacja między zasięgiem występowania gatunku a zasięgiem przemieszczania się osobników. Gatunek przemieszczający się na duże odległości, ma szansę utrzymywać wymianę genów w obrębie całej populacji, nawet jeśli ma ona znaczny zasięg. Jednak u gatunku, zdolnego na poziomie osobniczym przemieszczać się jedynie w ograniczonym zakresie, nawet przy stosunkowo małym zasięgu populacji wystąpić może zjawisko ograniczonego krzyżowania się pomiędzy osobnikami ze skrajnych fragmentów zasięgu. Gdy dodatkowo nałoży się na to gradient warunków środowiska, wpływający na odmienne zmiany przystosowawcze u poszczególnych populacji, doprowadzić może to do powstania izolacji rozrodczej między populacjami i wyodrębnienia się nowych gatunków. Jest to zjawisko zbliżone do specjacji allopatrycznej, uważane w zależności od źródła za jej podrodzaj, bądź za odrębny rodzaj specjacji – specjację parapatryczną [11, 3].

Szczególnym przypadkiem tego rodzaju specjacji są tzw. gatunki pierścieniowe (ang. *ring species*). Do ich powstania dochodzi wówczas, gdy populacja rozprzestrzenia się wokół obszaru niezdatnego dla niej do życia, okrążając go z dwóch różnych stron, by po wielu generacjach zetknąć się z przeciwnej strony przeszkody i stworzyć zasięg w postaci pierścienia. Jeżeli między sąsiednimi populacjami utrzymuje się bliskie pokrewieństwo genetyczne, mogą się one swobodnie ze sobą krzyżować. Jednak dwie populacje, które zetknęły się i zamknęły pierścień, mogą różnić się od siebie w stopniu tworzącym między nimi izolację reprodukcyjną. Generuje to pytanie o właściwy sposób klasyfikacji taksonomicznej populacji o takim charakterze. Jednym z przykładów gatunków pierścieniowych jest wójcik (łac. *Phylloscopus trochiloides*), który rozprzestrzenił się wokół Himalajów, by na północ od wyżyny tybetańskiej wykształcić dwie odmienne formy, niekrzyżujące się ze sobą [7].

Problemów przysparza często stwierdzenie, czy proces specjacji już się zakończył. W niektórych sytuacjach, na styku zasięgów dwóch odrębnych populacji dochodzi do ich krzyżowania się. W rezultacie powstaje strefa mieszańcowa, w której osobniki wykazują cechy obu populacji „rodzicielskich”. Fakt krzyżowania się tych dwóch populacji zdaje się świadczyć o przynależności do jednego gatunku. Z drugiej strony, jeżeli strefa mieszańcowa jest stabilna, a dwie populacje „rodzicielskie” nie łączą się w jedną populację, dowodzi to ich odrębności. W rezultacie często nie ma możliwości jednoznacznego stwierdzenia, czy mamy do czynienia już z dwoma odrębnymi gatunkami, czy jeszcze z niższą jednostką taksonomiczną, np. podgatunkiem [17].

Należy również wspomnieć, że przytoczone definicje specjacji bywają krytykowane, podobnie jak ma to miejsce w przypadku koncepcji gatunku, za zbyt uproszczony podział pewnego kontinuum na dyskretne kategorie, a także za pomijanie wielu istotnych niuansów tego procesu [3].

## 1.2 Aktualny stan badań

W niniejszym opracowaniu chcemy przyjrzeć się specjacji zachodzącej w wyniku ograniczenia zasięgów krzyżowania i zasymulować przebieg tego procesu w ekosystemie.

Jak zwraca uwagę Bard [1], modelowanie procesu specjacji jest trudne, z uwagi na jego złożoność. Obejmuje on bowiem czynniki występujące na bardzo różnych poziomach, od ge-

nomu organizmu, po klimat środowiska. Wpływa na to również losowy charakter wielu zjawisk, które biorą udział w procesie formowania się nowego gatunku. Niemniej, od lat podejmowane są liczne próby badania specjacji na poziomie teoretycznym. Poniżej przedstawiamy wybrane koncepcje w zakresie modelowania specjacji.

W klasycznym modelu, nazwanym od jego autorów modelem Dobzhansky'ego-Mullera, osobniki różniące się tylko w jednym locusie mogą swobodnie się krzyżować. Pozwala to na akumulację oddzielnych mutacji w różnych populacjach, która jest neutralna z punktu widzenia specjacji. Dopiero różnica w obu loci między osobnikami powoduje, że nie mogą one wydać płodnego potomstwa, co prowadzi to do izolacji reprodukcyjnej między populacjami. Takie ujęcie specjacji podkreśla rolę epistazy, czyli wpływu genów na jednym locusie na ekspresję genów na innym locusie. Model ten bazuje na następujących parametrach: częstotliwość mutacji, stopień izolacji i dobór naturalny [19].

Higgs i Derrida [9] porównali trzy modele: One-Parent Model (OPM), reprezentujący populację rozmnażającą się bezpłciowo, Homogeneous-Population Model (HPM), będącym prostym modelem populacji o losowym rozmnażaniu płciowym, oraz Species-Formation Model (SFM), w którym rozmnażanie jest możliwe wyłącznie między osobnikami podobnymi do siebie genetycznie. Odrzucili oni jednak wpływ izolacji geograficznej, skupiając się tym sposobem na specjacji sympatycznej.

Gavrilets et al. [6] badali specjację w metapopulacjach w wyniku akumulacji różnic genetycznych. Przyjęli oni model z haploidalnym gatunkiem rozmnażającym się płciowo, oraz następującymi czynnikami ewolucyjnymi: mutacja, rekombinacja, migracja, dryf genetyczny i selekcja. W modelu tym, populacje występują w śrówisku podzielonym na odrębne płyty. Migracja jest ograniczona wyłącznie do sąsiednich populacji, przy czym peryferyjne podpopulacje mają mniej sąsiadów, niż podpopulacje centralne. Założenie braku izolacji rozrodczej między dwoma osobnikami tylko wtedy, gdy różnią się one nie więcej niż w  $K$  loci, odzwierciedla ideę pojawiania się izolacji reprodukcyjnej jednocześnie z dywergencją genetyczną. Autorzy analizowali dwa zagadnienia: czas do pierwszej specjacji oraz lokalizację pierwszej specjacji.

Navarro i Barton [14] modelowali wpływ ograniczonego przepływu genów spowodowanego rearanżacją chromosomalną na szybkość akumulacji genów izolacji postzygotycznej występującej w arapatryi. Zaproponowali oni model, w którym bariera genetyczna między populacjami, wywołana rearanżacjami chromosomalnymi, powoduje akumulację mutacji, co z kolei wzmacnia samą barierę. Skutkuje to lawinowo postępującymi zmianami w genotypie populacji, które mogą prowadzić do całkowitej izolacji reprodukcyjnej. W modelu tym populacja jest podzielona na dwie równoliczne grupy, z występującą między nimi symetryczną migracją. W najprostszym modelu bariera genetyczna jest spowodowana dwoma alternatywnymi układami chromosomów. Każdy układ chromosomowy jest faworyzowany w jednej grupie i eliminowany w drugiej. W bardziej złożonym modelu zestaw wybranych loci w obrębie przebudowanych segmentów chromosomów również przyczynia się do bariery. Każdy locus bariery jest dialleliczny, przy czym jeden allel jest faworyzowany w jednej grupie i eliminowany w drugiej. Selekcja wynika albo z lokalnie różnych presji selekcyjnych, albo z interakcji epistatycznych z lokalnie ustalonymi allelami. Autorzy wybrali rearanżacje chromosomalne typu inwersji, z uwagi na ich dobrze poznane efekty rekombinacyjne.

Yamaguchi i Iwasa [19] przyjęli model, w którym haploidalny gatunek rozmnaża się płciowo, tworząc dyskretne i nienakładające się pokolenia. Dwie populacje zamieszkują oddzielone geograficznie siedliska o charakterze wysp, między którymi jednak okazjonalnie następuje migracja dorosłych osobników. Model skupia się na zmianie odległości genetycznej kontrolowanej przez akumulację szeregu mutacji i bardzo rzadkie migracje. Obliczenia te są oparte na procesie stochastycznym, opisującym dynamikę odległości genetycznej na skali czasu znacznie dłuższej

niż w standardowych modelach.

Blanckaert et al. [2] przedstawili model migracji i selekcji w kontekście kontynent-wyspa, analizując dynamikę genetyczną populacji na wyspie, o wielkości pozwalającej na zignorowanie dryfu genetycznego, zasilanej migracjami z populacji kontynentalnej. Badane są populacje zarówno haploidalne, jak i diploidalne. W odniesieniu do epistazy rozważane są dwa scenariusze: kodominancji i recesywności interakcji epistatycznej. Celem pracy jest ocena scenariuszy, w których pomimo ograniczonego potencjału dla lokalnej adaptacji, między populacjami powstaje silna bariera dla przepływu genów. W tym celu zdefiniowano wskaźniki siły bariery i intensywności lokalnej adaptacji. Siła bariery określona jest jako maksymalny wskaźnik migracji, przy którym polimorfizm w loci bariery może być utrzymany. Z kolei lokalna adaptacja jest mierzona jako różnica w sprawności (ang. *fitness*) pomiędzy genotypami na wyspie a imigrantami z kontynentu.

### 1.3 Symulacje NetLogo

Pewna część badań opiera symulacje o środowisko NetLogo [4]. Jest to platforma modelowania opartego na agentach, która umożliwia badanie złożonych systemów i procesów w różnorodnych dziedzinach nauki, od biologii po nauki społeczne. Dzięki swojej elastyczności i dostępności NetLogo stało się narzędziem wyboru dla wielu badaczy zainteresowanych symulacjami zjawisk ekologicznych i ewolucyjnych. Jako przykład, artykuł Mo i Polly [13] wykorzystuje NetLogo do modelowania ewolucyjnych odpowiedzi biotycznych na zmiany klimatyczne w heterogenicznym środowisku, gdzie skupiają się na roli rozprzestrzeniania, intensywności selekcji i ryzyka wyginięcia w odporności na zmiany klimatyczne. Wyniki ich badań wskazują na złożoność interakcji między dyspersją, prawdopodobieństwem lokalnego wyginięcia i intensywnością selekcji, co jest kluczowe dla zrozumienia przetrwania gatunków i ich geograficznego zasięgu.

Podobnie, Dreżewski [5] prezentuje model oparty na agentach badający mechanizmy selekcji seksualnej i tworzenia par, również wykorzystując NetLogo. Wyniki tych badań sugerują, że selekcja seksualna może inicjować procesy specjacji i utrzymywać różnorodność populacyjną, co podkreśla znaczenie mechanizmu tworzenia par w procesach specjacji.

Nicolaus i Edelaar [15] korzystają z NetLogo do symulacji indywidualnych reakcji na zmienność środowiska, porównując efekty doboru środowiskowego, plastyczności fenotypowej i dywergentnej selekcji naturalnej. Ich praca ukazuje, jak różne mechanizmy adaptacyjne wpływają na dopasowanie fenotypu do środowiska, strukturę genetyczną populacji i izolację reprodukcyjną.

Na koniec, Schuldiner-Harpaz, Merrill i Jiggins [16], wykorzystując model oparty na agentach w NetLogo, badają, jak fizyczne połączenie locus na tym samym chromosomie może wpływać na ewolucję powiązań między cechami ekologicznymi a preferencjami rozrodczymi. Ich wyniki wskazują na to, że silniejsze fizyczne połączenia są preferowane, gdy preferencje rozrodcze i selekcja są słabsze, co daje nowy wgląd w mechanizmy ewolucyjne.

Samo środowisko NetLogo dysponuje wieloma modelami, takimi jak Echo [18], które jest symulacją bazującą na ideach stworzonych przez Johna H. Hollanda, która bada procesy adaptacji i ewolucji w ekosystemach. Echo jest systemem, w którym agenci wchodzi w interakcje ze sobą i ze środowiskiem w sposób, który ilustruje podstawowe mechanizmy ewolucyjne, takie jak selekcja, mutacja, rekombinacja i konkurencja o zasoby.

W modelu Echo każdy organizm może posiadać zestaw cech, takich jak typ, energia czy zdolność do przetrwania w danym środowisku. Organizmy walczą o ograniczone zasoby, rozmnażają się, mogą mutować i tworzyć nowe typy organizmów. Interakcje między organizmami,



a także między organizmami a środowiskiem, prowadzą do emergentnych wzorców i dynamik na poziomie populacji.

Model ten jest używany w edukacji i badaniach do ilustrowania złożonych zjawisk biologicznych i ekologicznych oraz do zrozumienia procesów adaptacyjnych i ewolucyjnych na poziomie teoretycznym. NetLogo, jako środowisko programistyczne do modelowania złożonych systemów, umożliwia łatwe tworzenie, modyfikowanie i eksplorowanie różnych aspektów modelu Echo, dzięki swojej interaktywnej i wizualnej naturze.

## 2 Sformułowanie problemu i proponowane rozwiązanie

Celem naszej analizy jest zrozumienie mechanizmów sympatrycznej specjacji, czyli procesu powstawania nowych gatunków bez izolacji geograficznej, wyłącznie na podstawie różnic w niszach ekologicznych i adaptacji do lokalnych warunków środowiskowych. Specjacja ta jest dynamicznym procesem, który wymaga skomplikowanych interakcji genetycznych i środowiskowych, co czyni go trudnym do zbadania w naturalnych warunkach.

W celu zbadania tego zjawiska zastosowaliśmy model symulacyjny w środowisku NetLogo, bazujący na modelu Echo [18] na podstawie książki „Hidden Order: How Adaptation Builds Complexity” autorstwa Johna Hollanda [8]. Nasz model — SympatricEcho — pozwala na obserwację ewolucji sympatrycznej poprzez symulację interakcji pomiędzy osobnikami a ich środowiskiem, które jest zróżnicowane pod względem temperatury. Każde pole w środowisku modelu posiada zdefiniowaną temperaturę, co wprowadza dodatkowy wymiar selektywny.

Osobniki w modelu (żółwie wg terminologii NetLogo) są charakteryzowane przez unikalne tagi mating, które oprócz roli w procesie dobierania partnerów, pełnią również funkcję w określaniu przystosowania do lokalnych warunków temperaturowych. Mechanizm ten opiera się na zliczaniu liter „a” w tagu mating, co jest prostym, ale efektywnym sposobem na reprezentację preferencji termicznych. Osobniki z większą liczbą liter „a” w tagu są lepiej przystosowane do życia w wyższych temperaturach, co może prowadzić do różnicowania się populacji na podstawie adaptacji termicznej.

W naszym modelu środowisko symulacyjne jest inicjalizowane poprzez procedurę `setup-patches` (Lis. 1), która konfiguruje każde pole na mapie, przypisując mu wartości temperatury oraz inne atrybuty niezbędne do przeprowadzenia symulacji.

Proces konfiguracji rozpoczyna się od określenia całkowitej szerokości świata symulacji (*total-width*), wyznaczenia punktu środkowego (*mid-point*). Następnie, dla każdego pola na mapie, obliczana jest temperatura w poniżej przedstawiony sposób.

Dystans od środkowego punktu mapy (*distance-to-mid*) jest obliczany jako wartość bezwzględna różnicy między współrzędną x pola a środkowym punktem. Używając tej wartości, obliczamy znormalizowaną pozycję x (*normalized-x*), która jest stosunkiem dystansu do środkowego punktu. Temperatura każdego patcha jest następnie ustalana poprzez odjęcie od maksymalnej temperatury (*max-temperature*) wartości uzyskanej z mnożenia zakresu temperatur (*temp-range*) przez znormalizowaną wartość x. W ten sposób temperatura maleje symetrycznie w miarę oddalania się od środka. Dodatkowo, dla każdego pola inicjalizowany jest również atrybut `well`, który określa dostępność zasobów w danym polu, i jest losowany z przedziału do 50. Po skonfigurowaniu temperatury i zasobów pole jest odpowiednio kolorowane za pomocą procedury `recolor-patch`, co pozwala wizualnie odróżnić różne warunki środowiskowe na mapie symulacji.

Ten sposób inicjowania pól pozwala na stworzenie zróżnicowanego środowiska, które jest niezbędne do analizy zachowań i adaptacji osobników w zależności od lokalnych warunków.

```

1 to setup-patches
2   let total-width (world-width - 1)
3   let mid-point (total-width / 2)
4
5   ask patches [
6     let temp-range (max-temperature - min-temperature)
7     let distance-to-mid abs((pxcor - min-pxcor) - mid-point)
8     let normalized-x (distance-to-mid / mid-point)
9     set temperature max-temperature - (temp-range * normalized-x)
10
11    set max-well random 50
12    set well max-well
13    recolor-patch
14  ]
15 end

```

Listing 1: Kod źródłowy procedury setup-patches

Dzięki takiemu rozmieszczeniu temperatur nie występuje różnica temperatur między skrajnymi bokami symulacji i możliwe jest włączenie funkcji zawinięcia świata (ang. *world wrap*).

Osobniki w modelu są charakteryzowane przez unikalne tagi mating, które oprócz roli w procesie dobierania partnerów, pełnią również funkcję w określaniu przystosowania do lokalnych warunków temperaturowych. Mechanizm ten opiera się na zliczaniu liter „a” w tagu mating, co jest prostym, ale efektywnym sposobem na reprezentację preferencji termicznych. Osobniki z większą liczbą liter „a” w tagu są lepiej przystosowane do życia w wyższych temperaturach, co może prowadzić do różnicowania się populacji na podstawie adaptacji termicznej. Stopień przystosowania jest modelowany zmienną fitness każdego żółwia. Jej wartość jest obliczana za każdym razem kiedy osobnik znajduje się na nowym polu procedurą update-fitness (Lis. 2).

```

1 to update-fitness
2   let optimal-temp (min-temperature + letter-a-count * (max-temperature -
3     min-temperature) / tag-length)
4   let calculated-fitness 1 - (abs (temperature - optimal-temp) /
5     (max-temperature - min-temperature))
6   set fitness max (list min-fitness calculated-fitness)
7 end

```

Listing 2: Kod źródłowy procedury update-fitness

Procedura update-fitness jest wywoływana dla każdego żółwia w modelu i służy do aktualizacji jego przystosowania (fitness) na podstawie temperatury pola, na którym się znajduje. Kluczowe kroki tej procedury to:

1. **Definicja optymalnej temperatury:** Najpierw ustalana jest optymalna temperatura dla danego żółwia, która jest oparta na genetycznym kodzie osobnika, reprezentowanym przez liczbę liter *a* w jego tagu mating (letter-a-count). Optymalna temperatura (optimal-temp)

jest wyliczana jako:

$$\text{optimal-temp} = \text{min-temperature} + \left( \frac{\text{letter-a-count} \times (\text{max-temperature} - \text{min-temperature})}{\text{tag-length}} \right)$$

gdzie min-temperature i max-temperature to minimalna i maksymalna temperatura w środowisku modelu, a tag-length to długość tagu mating.

2. **Obliczenie przystosowania:** Przystosowanie (calculated-fitness) jest następnie obliczane jako:

$$\text{calculated-fitness} = 1 - \left( \frac{|\text{temperature} - \text{optimal-temp}|}{\text{max-temperature} - \text{min-temperature}} \right)$$

Wartość ta reprezentuje odwrotność różnicy pomiędzy rzeczywistą temperaturą pola (temperature), na którym znajduje się żółw, a jego optymalną temperaturą. Im mniejsza różnica, tym wyższe przystosowanie.

3. **Zapewnienie minimalnego przystosowania:** Ostateczne przystosowanie żółwia jest ustalane jako maksymalna wartość z listy zawierającej minimalne przystosowanie (min-fitness, zwykle ustalone jako bardzo niska wartość bliska zero, aby uniknąć przystosowania równego zero) oraz obliczone przystosowanie. To zapewnia, że przystosowanie żółwia nigdy nie spadnie poniżej ustalonej minimalnej wartości, chroniąc przed skrajnymi wartościami, które mogłyby negatywnie wpłynąć na dynamikę modelu.

Obliczona wartość przystosowania jest używana do wyników działania symulacji Echo. Wpływa ona na ilość zasobów pobieranych, co realizuje procedura grab-resources (Lis. 3).

```

1 to grab-resources
2   if (energy < energy-threshold) and (well > 0) [
3     let resource-available well / count turtles-here
4     let resource-extracted resource-available * fitness
5
6     set energy energy + resource-extracted
7     set well well - resource-extracted
8   ]
9 end

```

Listing 3: Kod źródłowy procedury grab-resources

Procedura replicate (Lis. 4) jest odpowiedzialna za proces rozmnażania żółwi w modelu NetLogo. Ta procedura została zmodyfikowana, aby uwzględnić przystosowanie żółwi w procesie decyzyjnym dotyczącym rozmnażania. Kolejne kroki tej procedury to:

1. **Warunek rozpoczęcia rozmnażania:** Rozmnażanie żółwia jest inicjowane tylko wtedy, gdy iloczyn jego energii (energy) i przystosowania (fitness) przekracza ustalony próg energetyczny (energy-threshold). Dodatkowo, losowy współczynnik (random-float 100) musi być mniejszy niż szansa na replikację (replicate-chance), co wprowadza element stochastyczny do procesu rozmnażania.



2. **Podział energii:** Jeżeli warunki są spełnione, energia żółwia jest dzielona między niego a jego potomstwo. Mechanizm podziału energii jest zależny od przystosowania żółwia:

$$\text{set energy} = \frac{\text{energy}}{2 - \frac{\text{fitness}}{2}}$$

W tym równaniu, energia jest podzielona tak, że potomek otrzymuje połowę energii rodzica, ale ilość przekazanej energii jest korygowana o przystosowanie rodzica, co wpływa na sukces reprodukcyjny i przeżywalność potomstwa.

3. **Generowanie potomstwa:** Po podziale energii, żółw tworzy jedno potomstwo przy użyciu procedury hatch, które dziedziczy cechy rodzica.

Procedura replicate w ten sposób łączy aspekty energetyczne i genetyczne w procesie rozmnażania, co pozwala na bardziej realistyczne modelowanie dynamiki populacji i strategii życiowych żółwi w modelu NetLogo.

```

1 to replicate
2   if energy * fitness > energy-threshold and random-float 100 <
    replicate-chance
3   [
4     set energy energy / (2 - fitness / 2)
5     hatch 1
6   ]
7 end

```

Listing 4: Kod źródłowy procedury replicate

Procedura reproduce-match (Lis. 5) odpowiada za rozmnażanie żółwi w modelu NetLogo, bazując na ich energii, przystosowaniu oraz zgodności genetycznej tagów mating. Proces rozmnażania jest inicjowany pod dwoma warunkami energetycznymi i jednym genetycznym:

1. **Warunki energetyczne:** Rozmnażanie jest możliwe tylko wtedy, gdy iloczyn energii (energy) i przystosowania (fitness) dla obu agentów (agent1 i agent2) przekracza ustalony próg energetyczny (energy-threshold).
2. **Warunek genetyczny:** Drugim warunkiem jest zgodność genetyczna oparta na liczbie liter „b” w tagach mating obu agentów. Tolerancja na różnice w tagach mating jest zmienna i zależy od selektywności w dobieraniu partnerów (mating-selectivity).
3. **Generowanie potomstwa:** Jeżeli oba warunki są spełnione, inicjowane jest rozmnażanie poprzez procedurę hatch, gdzie potomek otrzymuje kombinacje cech genetycznych (mating, offense, defense) od obu rodziców poprzez krzyżowanie i mutację.

W trakcie tej procedury potomek dziedziczy również początkową energię i zostaje arbitralnie umieszczony na tych samych koordynatach co agent1.

4. **Dzielenie energii:** Po wykluciu się potomstwa, energia każdego z rodziców jest redukowana, w zależności od ich przystosowania:

ask agent1 [ set energy energy / (2 - [fitness] of agent1 / 2) ]

ask agent2 [ set energy energy / (2 - [fitness] of agent2 / 2) ]

Procedura reproduce-match zapewnia złożone mechanizmy decyzyjne dla rozmnażania w modelu, co umożliwia bardziej realistyczne symulacje dynamiki populacyjnej i ewolucji genetycznej.

```

1 to reproduce-match [agent1 agent2]
2   if ( [energy] of agent1 * [fitness] of agent1 > energy-threshold ) and
3     ( [energy] of agent2 * [fitness] of agent2 > energy-threshold )
4   [
5     if (abs (count-letter "b" [mating] of agent1 - count-letter "b"
6       [mating] of agent2) <= (abs(mating-selectivity - 5)))
7     [
8       hatch 1
9       [
10        set mating mutate cross [mating] of agent1 [mating] of agent2
11        set offense mutate cross [offense] of agent1 [offense] of agent2
12        set defense mutate cross [defense] of agent1 [defense] of agent2
13        setxy [xcor] of agent1 [ycor] of agent1
14        set energy random-normal 50 20
15        set letter-a-count count-letter "a" mating
16        recolor-turtle
17      ]
18      ask agent1 [ set energy energy / (2 - [fitness] of agent1 / 2) ]
19      ask agent2 [ set energy energy / (2 - [fitness] of agent2 / 2) ]
20    ]
21  ]
end

```

Listing 5: Kod źródłowy procedury reproduce-match

Procedura match-off-def (Lis. 6) modeluje konfrontacje między dwoma agentami (żółwiami) w modelu NetLogo, uwzględniając ich ofensywne i defensywne zdolności oraz przystosowanie. Proces ten składa się z kilku kluczowych etapów:

1. **Obliczenie początkowych wyników starcia:** Dla każdego agenta obliczane są wyniki starcia (match-score) na podstawie tagów ofensywnych (offense) i defensywnych (defense) przeciwnika:

$$\text{let } a1a2 \text{ match-score } [\text{offense}] \text{ of agent1 } [\text{defense}] \text{ of agent2}$$

$$\text{let } a2a1 \text{ match-score } [\text{offense}] \text{ of agent2 } [\text{defense}] \text{ of agent1}$$

2. **Inkorporacja przystosowania do wyników:** Wyniki są następnie modyfikowane, biorąc pod uwagę przystosowanie (fitness) każdego z agentów:

$$\text{set } a1a2 = \left( \frac{a1a2 \times [\text{fitness}] \text{ of agent1}}{[\text{fitness}] \text{ of agent2}} \right)$$

$$\text{set } a2a1 = \left( \frac{a2a1 \times [\text{fitness}] \text{ of agent2}}{[\text{fitness}] \text{ of agent1}} \right)$$

3. **Normalizacja i skalowanie wyników:** Wyniki są normalizowane przez dodanie stałej wartości (6) do każdego z nich, aby zapewnić ich dodatniość:

set a1a2 a1a2 + 6

set a2a1 a2a1 + 6

4. **Obliczenie transferu zasobów:** Wyniki są dalej skalowane i wykorzystywane do obliczenia transferu energii między agentami, zależnie od ich obecnych poziomów energii:

$$\text{set a1a2} = \left( \frac{\text{a1a2}}{12} \right) \times [\text{energy}] \text{ of agent2}$$

$$\text{set a2a1} = \left( \frac{\text{a2a1}}{12} \right) \times [\text{energy}] \text{ of agent1}$$

5. **Aktualizacja poziomów energii:** Każdy z agentów dostosowuje swój poziom energii na podstawie wyników starcia:

ask agent1 [ set energy energy + a1a2 - a2a1 ]

ask agent2 [ set energy energy + a2a1 - a1a2 ]

Procedura match-off-def efektywnie symuluje wymianę zasobów pomiędzy agentami na podstawie ich umiejętności ofensywnych, defensywnych oraz przystosowania, odgrywając kluczową rolę w dynamice energetycznej populacji.

```

1 to match-off-def [agent1 agent2]
2   let a1a2 match-score [offense] of agent1 [defense] of agent2
3   let a2a1 match-score [offense] of agent2 [defense] of agent1
4
5   set a1a2 (a1a2 * [fitness] of agent1) / [fitness] of agent2
6   set a2a1 (a2a1 * [fitness] of agent2) / [fitness] of agent1
7
8   set a1a2 a1a2 + 6
9   set a2a1 a2a1 + 6
10
11  set a1a2 (a1a2 / 12) * ([energy] of agent2)
12  set a2a1 (a2a1 / 12) * ([energy] of agent1)
13
14  ask agent1 [ set energy energy + a1a2 - a2a1 ]
15  ask agent2 [ set energy energy + a2a1 - a1a2 ]
16 end

```

Listing 6: Kod źródłowy procedury match-off-def

Procedura move (Lis. 7) reguluje ruch żółwi w modelu NetLogo. Wprowadzenie parametru turtle-speed pozwala na bardziej zróżnicowaną symulację, uwzględniającą różne szybkości ruchu żółwi w zależności od ustawień modelu. Procedura składa się z kilku kluczowych kroków:

1. **Zmniejszenie energii:** Na początku każdego ruchu energia żółwia jest redukowana o wartość zależną od jego przystosowania (fitness):

$$\text{set energy energy} - (1 - \text{fitness}/2)$$

Redukcja energii jest mniejsza dla żółwi o wyższym przystosowaniu, co symuluje ich większą efektywność energetyczną.

2. **Warunek krytyczny:** Jeśli po zmniejszeniu energii, poziom energii żółwia spadnie poniżej krytycznego progu (20 jednostek), żółw umiera:

$$\text{if energy} < 20 \text{ [ die ]}$$

3. **Ruch żółwia:** Jeżeli energia żółwia jest wystarczająca, wykonuje on ruch. Kierunek ruchu jest losowany z rozkładu normalnego o średniej 0 i odchyleniu standardowym 20 stopni:

$$\text{rt random-normal } 0 \ 20$$

Następnie żółw przemieszcza się do przodu o dystans wyliczony na podstawie parametru turtle-speed, który jest regulowany suwakiem w interfejsie użytkownika:

$$\text{fd random} \left( \frac{\text{turtle-speed}}{100} \right)$$

Dzięki temu mechanizmowi, żółwie mogą poruszać się z różnymi prędkościami, co wprowadza dodatkową dynamikę do symulacji.

Wprowadzenie parametru turtle-speed pozwala na badanie zjawiska specjacji w zależności od szybkości żółwi, co zaprezentowano w sekcji 3.

```

1 to move
2   set energy energy - (1 - fitness / 2)
3   ifelse energy < 20
4     [ die ]
5     [ rt random-normal 0 20
6       fd random turtle-speed / 100 ]
7 end

```

Listing 7: Kod źródłowy procedury move

### 3 Wyniki badań eksperymentalnych

Eksperymenty zostały przeprowadzone dla następujących wartości parametrów:

- turtle-speed: 10, 55, 100
- mating-selectivity: 0, 3, 5
- zakres temperatur (min-temperature/max-temperature): -10/10, -30/30, -50/50

W eksperymentach użyte zostały wszystkie kombinacje powyższych parametrów, dając łącznie 27 zestawów parametrów.

Dla pozostałych parametrów obecnych w modelu przyjęto stałe wartości:

- `init-num-creatures`: 2000
- `replicate-chance`: 10
- `replenish-speed`: 0.5
- `mutation-rate`: 10

Stałe wartości parametrów zostały wybrane w oparciu o oryginalny model Echo, aby zminimalizować liczbę zmiennych i skupić się na analizie wpływu wybranych parametrów na specjację.

- `init-num-creatures`: 2000 - Początkowa liczba osobników została ustalona na 2000, aby zapewnić wystarczającą różnorodność genetyczną i stabilność populacji na początku symulacji, co jest kluczowe dla badania procesów specjacyjnych.
- `replicate-chance`: 10 - Prawdopodobieństwo replikacji zostało ustawione na 10%, co jest zgodne z parametrami używanymi w literaturze dotyczącej modelu Echo, zapewniając realistyczne tempo reprodukcji.
- `replenish-speed`: 0.5 - Szybkość odnawiania zasobów została ustalona na 0.5, co pozwala na utrzymanie równowagi między dostępnością zasobów a presją selekcyjną w populacji.
- `mutation-rate`: 10 - Wskaźnik mutacji został ustawiony na 10%, aby zapewnić wystarczającą zmienność genetyczną, co jest niezbędne do zachodzenia procesów specjacyjnych. Zbyt niski wskaźnik mutacji mógłby ograniczyć różnorodność genetyczną, podczas gdy zbyt wysoki mógłby prowadzić do nadmiernej fluktuacji i niestabilności populacji.

Parametry użyte w każdym z eksperymentów przedstawiono w tabeli 1.

Dla każdej kombinacji parametrów wykonano 20 powtórzeń. Czas trwania eksperymentów ustawiono na 2000 kroków, z dodatkowym warunkiem stopu `count turtles > 10000`, zatrzymującym symulację w sytuacji, gdy łączna liczba żółwi przekroczy 10 tysięcy.

W każdym eksperymencie początkowo wszystkie osobniki należały od jednego gatunku. W trakcie trwania symulacji monitorowano liczbę osobników należących do dwóch możliwych gatunków: gatunku głównego oraz gatunku powstałego w wyniku zmian genetycznych w populacji. Wyniki przedstawiono na wykresach zamieszczonych w ostatniej sekcji raportu ze względu na ich liczebność.

### 3.1 Opis wykresów

Wykresy przedstawiają średnią liczbę żółwi oraz zakres liczby żółwi w każdym kroku symulacji.

- **Średnia**: Reprezentuje średnią liczbę żółwi w danym kroku symulacji dla danej grupy eksperymentalnej.
- **Zakres min-maks**: Przedstawia rozpiętość między minimalną a maksymalną liczbą żółwi w danym kroku symulacji. Wartości te pozwalają zobaczyć, jak bardzo zmienność liczebności żółwi różni się między poszczególnymi powtórzeniami eksperymentu.



### 3.2 Obserwacje

Przy wartości parametru turtle-speed równej 10 (rysunki 2-10) liczebność gatunku głównego początkowo notowała niewielki, ale gwałtowny spadek, następnie przez około 250 kroków wzrastała, po czym następował ponowny spadek, a dalej stabilizacja liczebności na różnym poziomie w zależności od pozostałych parametrów modelu. W każdym z analizowanych przypadków tylko nieznaczna liczba osobników różnicowała się w drugi gatunek. Działo się tak niezależnie od pozostałych parametrów modelu. W dwóch eksperymentach zaobserwowano krótkotrwały pik liczebności drugiego gatunku, po czym jego liczebność wracała do poprzedniego, niskiego poziomu. Sumaryczna wielkość populacji osiągała około 1500-2000 osobników.

W eksperymentach z wartością parametru turtle-speed równą 55 (rysunki 11-19) trend liczebności głównego gatunku był zbliżony do poprzedniej opisanej grupy eksperymentów. Odróżniają się tu warianty z wartością parametru mating-selectivity równą 5, w których liczebność gatunku głównego nie notowała wyraźnego spadku po okresie początkowego wzrostu, lecz stabilizowała się w okolicach swojej najwyższej wartości. Niezależnie od kombinacji pozostałych parametrów, od początku trwania eksperymentu rosła liczba osobników, których odmienność genetyczna pozwalała zakwalifikować je do odrębnego gatunku. Po czasie około 1000-1200 kroków następowało zrównanie liczebności obu gatunków, które utrzymywało się do końca trwania eksperymentu. Łączna liczebność populacji stabilizowała się na poziomie 6-8 tysięcy osobników.

W przypadku modeli z wartością parametru turtle-speed równą 100 (rysunki 20-28) liczebność głównego gatunku wykazywała trend taki, jak w opisanej wyżej grupie eksperymentów z turtle-speed równym 55. Liczebność drugiego gatunku również rosła w sposób podobny do poprzedniej grupy, przy czym zrównanie liczebności obu gatunków następowało wcześniej, po około 750-850 krokach. W wariantach eksperymentu z wartością parametru mating-selectivity równą 0 i 3, całkowita liczebność populacji stabilizowała się na poziomie rzędu 6-7 tysięcy. Natomiast wartość mating-selectivity równa 5 skutkowała wyższą liczebnością populacji, sięgającą określonej dla eksperymentów górnej granicy 10 tysięcy już po około 900 do 1000 kroków (rysunki 26-28).

Wyniki przeprowadzonych eksperymentów wskazują, że spośród przeanalizowanych czynników, największy wpływ na wystąpienie specjacji miał parametr turtle-speed, obrazujący zasięg przemieszczania się osobników. Niezależnie od pozostałych parametrów modelu, przy małym zasięgu przemieszczania się osobników (turtle-speed = 10) specjacja nie zachodziła. Natomiast przy wyższych wartościach tego parametru (55 i 100) specjacja była obserwowana i prowadziła do powstania dwóch gatunków o takich samych liczebnościach.

Różne wartości parametru mating-selectivity nie decydowały o wystąpieniu bądź nie zjawiska specjacji, miały jednak wpływ na dynamikę populacji. W scenariuszach, w których specjacja nastąpiła, wysoka wartość mating-selectivity powodowała wyższą liczebność populacji.

Najmniejszy wpływ na wyniki eksperymentów odnotowano w przypadku zmiennej zakresu temperatur (min-temperature/max-temperature), obrazującej stopień zróżnicowania gradientu środowiska. Warianty eksperymentów z poszczególnymi kombinacjami zakresu temperatur różnią się dynamiką populacji, trudno jednak różnice te uogólnić na wpływ poszczególnych wielkości tego parametru.

## 4 Podsumowanie i wnioski

W niniejszym projekcie przeanalizowaliśmy proces specjacji sympatrycznej przy użyciu SympatricEcho — modelu symulacyjnego w środowisku NetLogo. Model ten bazuje na rozszerzeniu modelu Echo, który pozwala na badanie interakcji między osobnikami oraz ich środowiskiem, z naciskiem na przystosowanie do lokalnych warunków temperaturowych.

Przeprowadzone eksperymenty wykazały, że zasięg przemieszczania się osobników (*turtle-speed*) jest kluczowym parametrem wpływającym na wystąpienie specjacji. Przy małym zasięgu przemieszczania się (*turtle-speed* = 10) specjacja nie zachodziła, natomiast przy większych wartościach (55 i 100) obserwowano powstawanie dwóch gatunków o równych liczebnościach.

Różne wartości parametru *mating-selectivity* wpływały na dynamikę populacji, ale nie decydowały o wystąpieniu specjacji. Wysoka wartość *mating-selectivity* prowadziła do wyższej liczebności populacji w scenariuszach, gdzie specjacja nastąpiła.

Zakres temperatur (*min-temperature*/*max-temperature*) miał najmniejszy wpływ na wyniki eksperymentów. Chociaż różnice w dynamice populacji były zauważalne, trudno było wyciągnąć jednoznaczne wnioski na temat wpływu tego parametru na specjację.

Nasze badania potwierdziły, że zasięg przemieszczania się osobników i selektywność w doborze partnerów mają istotny wpływ na proces specjacji. Wyniki te mogą stanowić podstawę do dalszych badań dotyczących przebiegu specjacji sympatrycznej w różnych warunkach środowiskowych i ekologicznych.

## Bibliografia

- [1] J. Bard. „Modelling speciation: Problems and implications”. W: *In Silico Biology* 15 (grud. 2022), s. 1–20. DOI: [10.3233/ISB-220253](https://doi.org/10.3233/ISB-220253).
- [2] A. Blanckaert, C. Bank i J. Hermisson. „The limits to parapatric speciation 3: evolution of strong reproductive isolation in presence of gene flow despite limited ecological differentiation”. W: *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 375.1806 (2020), s. 20190532. DOI: [10.1098/rstb.2019.0532](https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0532). eprint: <https://royalsocietypublishing.org/doi/pdf/10.1098/rstb.2019.0532>. URL: <https://royalsocietypublishing.org/doi/abs/10.1098/rstb.2019.0532>.
- [3] R. K. Butlin, J. Galindo i J. W. Grahame. „Sympatric, parapatric or allopatric: the most important way to classify speciation?” W: *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363.1506 (2008), s. 2997–3007. DOI: [10.1098/rstb.2008.0076](https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0076). eprint: <https://royalsocietypublishing.org/doi/pdf/10.1098/rstb.2008.0076>. URL: <https://royalsocietypublishing.org/doi/abs/10.1098/rstb.2008.0076>.
- [4] Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling. *NetLogo*. Accessed: 2024-03-29. 2023. URL: <https://ccl.northwestern.edu/netlogo/>.
- [5] R. Dreżewski. „The Agent-Based Model and Simulation of Sexual Selection and Pair Formation Mechanisms”. W: *Entropy* 20.5 (2018). DOI: [10.3390/e20050342](https://doi.org/10.3390/e20050342). URL: <https://www.mdpi.com/1099-4300/20/5/342>.

- [6] S. Gavrillets, H. Li i M. D. Vose. „PATTERNS OF PARAPATRIC SPECIATION”. W: *Evolution* 54.4 (sierp. 2000), s. 1126–1134. DOI: [10.1111/j.0014-3820.2000.tb00548.x](https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00548.x). eprint: <https://academic.oup.com/evolut/article-pdf/54/4/1126/47656424/evolut1126.pdf>. URL: <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00548.x>.
- [7] A. J. Helbig. „Evolutionary genetics: A ring of species”. W: *Heredity* 95 (2005), s. 113–114. DOI: [10.1038/sj.hdy.6800679](https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800679).
- [8] „Hidden Order: How Adaptation Builds Complexity, John H. Holland, 1995. Addison-Wesley, New York, NY. 185 pages. ISBN: 0-201-40793-0. \$24.00”. W: *Bulletin of Science, Technology & Society* 17.4 (1997), s. 205–205. DOI: [10.1177/027046769701700420](https://doi.org/10.1177/027046769701700420). eprint: <https://doi.org/10.1177/027046769701700420>. URL: <https://doi.org/10.1177/027046769701700420>.
- [9] P. Higgs i B. Derrida. „Genetic distance and species formation in evolving populations”. W: *Journal of molecular evolution* 35 (grud. 1992), s. 454–65. DOI: [10.1007/BF00171824](https://doi.org/10.1007/BF00171824).
- [10] P. Koteja. „Ewolucja eksperymentalna”. W: *Kosmos* 58.3–4 (2009), s. 459–474.
- [11] A. Mackenzie, A. S. Ball i S. R. Virdee. *Ekologia. Krótkie wykłady*. Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN, 2005.
- [12] J. Mallet. „Hybridization, ecological races and the nature of species: Empirical evidence for the ease of speciation”. W: *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 363 (czer. 2008), s. 2971–86. DOI: [10.1098/rstb.2008.0081](https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0081).
- [13] J. Mo i P. D. Polly. „The role of dispersal, selection intensity, and extirpation risk in resilience to climate change: A trait-based modelling approach”. W: *Global Ecology and Biogeography* 31.6 (2022), s. 1184–1193. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.13495>. eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/geb.13495>. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/geb.13495>.
- [14] A. Navarro i N. H. Barton. „Accumulating Postzygotic Isolation Genes in Parapatry: A New Twist on Chromosomal Speciation”. W: *Evolution* 57.3 (2003), s. 447–459. URL: <http://www.jstor.org/stable/3094757> (term. wiz. 28.03.2024).
- [15] M. Nicolaus i P. Edelaar. „Comparing the consequences of natural selection, adaptive phenotypic plasticity, and matching habitat choice for phenotype–environment matching, population genetic structure, and reproductive isolation in meta-populations”. W: *Ecology and Evolution* 8.8 (2018), s. 3815–3827. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.3816>. eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/ece3.3816>. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ece3.3816>.
- [16] T. Schuldiner-Harpaz, R. M. Merrill i C. D. Jiggins. „Evolution of physical linkage between loci controlling ecological traits and mating preferences”. W: *Journal of Evolutionary Biology* 35.11 (list. 2022), s. 1537–1547. DOI: [10.1111/jeb.14105](https://doi.org/10.1111/jeb.14105). eprint: <https://academic.oup.com/jeb/article-pdf/35/11/1537/54183793/jevbio1537.pdf>. URL: <https://doi.org/10.1111/jeb.14105>.
- [17] E. P. Solomon, L. R. Berg i D. W. Martin. *Biologia*. Warszawa: MULTICO Oficyna Wydawnicza, 2005.
- [18] U. Wilensky. *NetLogo Echo model*. Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling, Northwestern University, Evanston, IL. 2005. URL: <http://ccl.northwestern.edu/netlogo/models/Echo>.

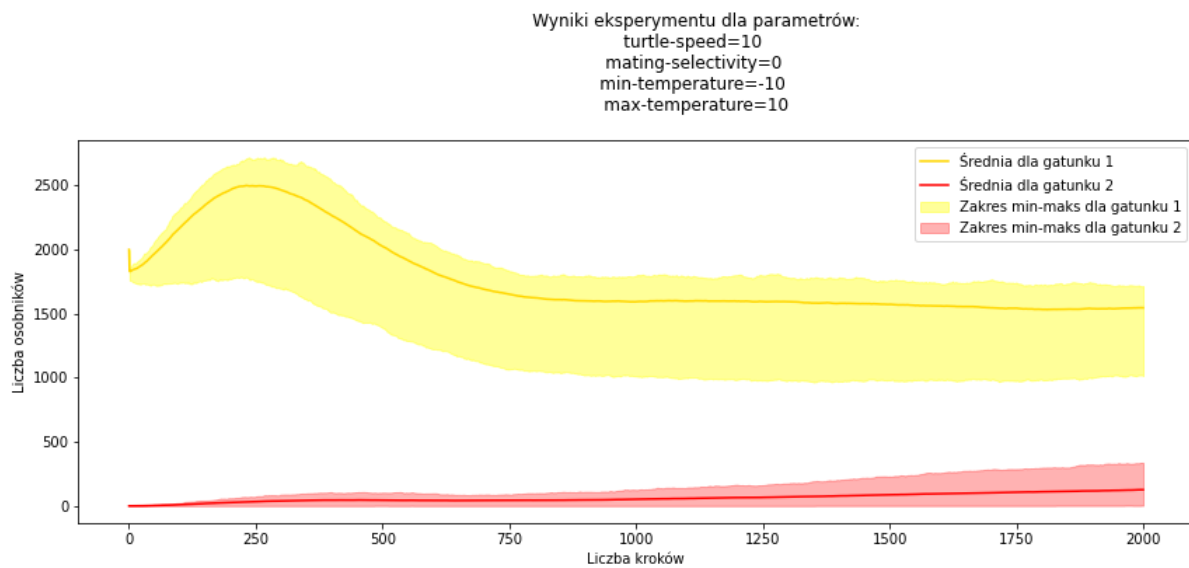
- [19] R. Yamaguchi i Y. Iwasa. „A tipping point in parapatric speciation”. W: *Journal of Theoretical Biology* 421 (2017), s. 81–92. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2017.03.018>. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022519317301376>.

## **Wykresy i tabele**

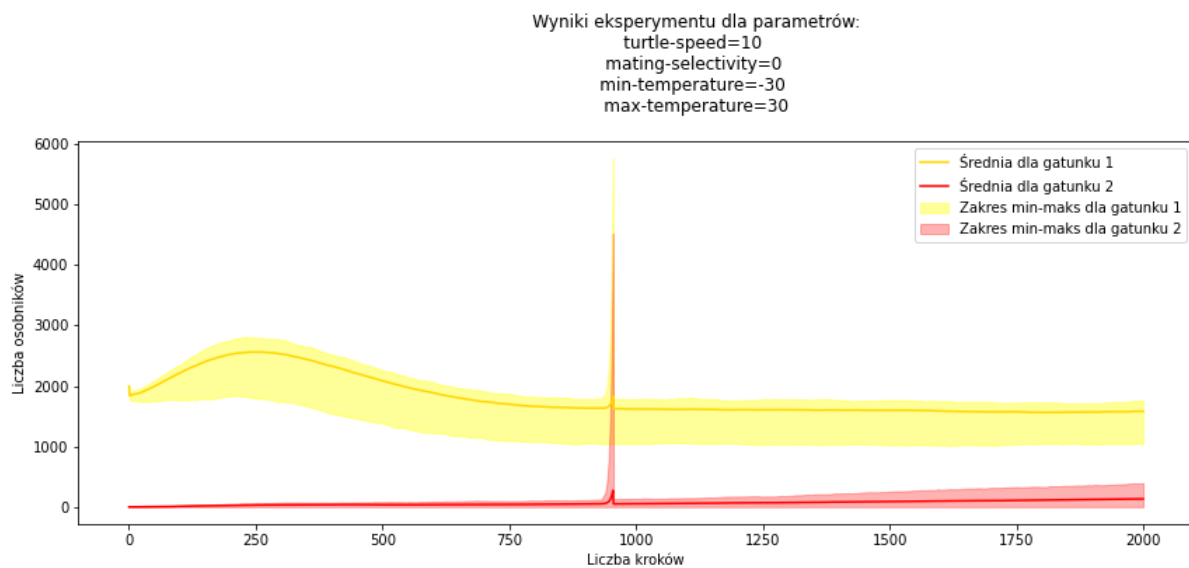


Tabela 1: Parametry poszczególnych eksperymentów.

Numer eks- perymentu	turtle-speed	mating- selectivity	min- temperature	max- temperature	init-num- creatures	replicate- chance	replenish- speed	mutation- rate
1	10	0	-10	10	2000	10	0.5	10
2	10	0	-30	30	2000	10	0.5	10
3	10	0	-50	50	2000	10	0.5	10
4	10	3	-10	10	2000	10	0.5	10
5	10	3	-30	30	2000	10	0.5	10
6	10	3	-50	50	2000	10	0.5	10
7	10	5	-10	10	2000	10	0.5	10
8	10	5	-30	30	2000	10	0.5	10
9	10	5	-50	50	2000	10	0.5	10
10	55	0	-10	10	2000	10	0.5	10
11	55	0	-30	30	2000	10	0.5	10
12	55	0	-50	50	2000	10	0.5	10
13	55	3	-10	10	2000	10	0.5	10
14	55	3	-30	30	2000	10	0.5	10
15	55	3	-50	50	2000	10	0.5	10
16	55	5	-10	10	2000	10	0.5	10
17	55	5	-30	30	2000	10	0.5	10
18	55	5	-50	50	2000	10	0.5	10
19	100	0	-10	10	2000	10	0.5	10
20	100	0	-30	30	2000	10	0.5	10
21	100	0	-50	50	2000	10	0.5	10
22	100	3	-10	10	2000	10	0.5	10
23	100	3	-30	30	2000	10	0.5	10
24	100	3	-50	50	2000	10	0.5	10
25	100	5	-10	10	2000	10	0.5	10
26	100	5	-30	30	2000	10	0.5	10
27	100	5	-50	50	2000	10	0.5	10

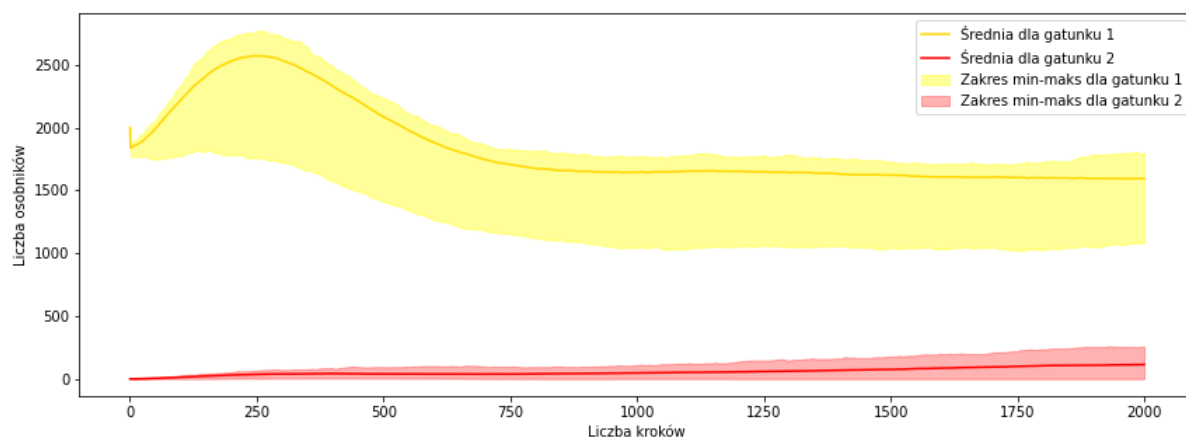


Rysunek 2: Wyniki eksperymentu nr 1.



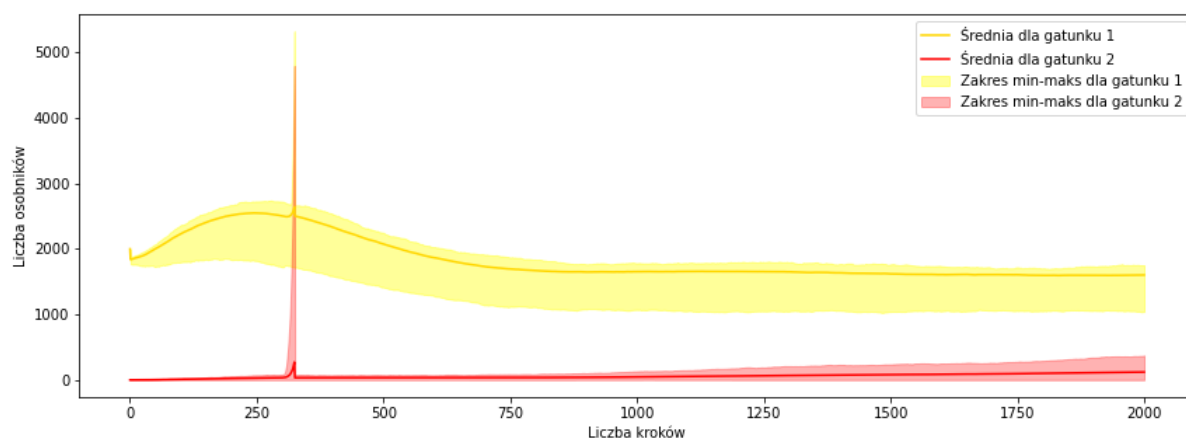
Rysunek 3: Wyniki eksperymentu nr 2.

Wyniki eksperymentu dla parametrów:  
 turtle-speed=10  
 mating-selectivity=0  
 min-temperature=-50  
 max-temperature=50

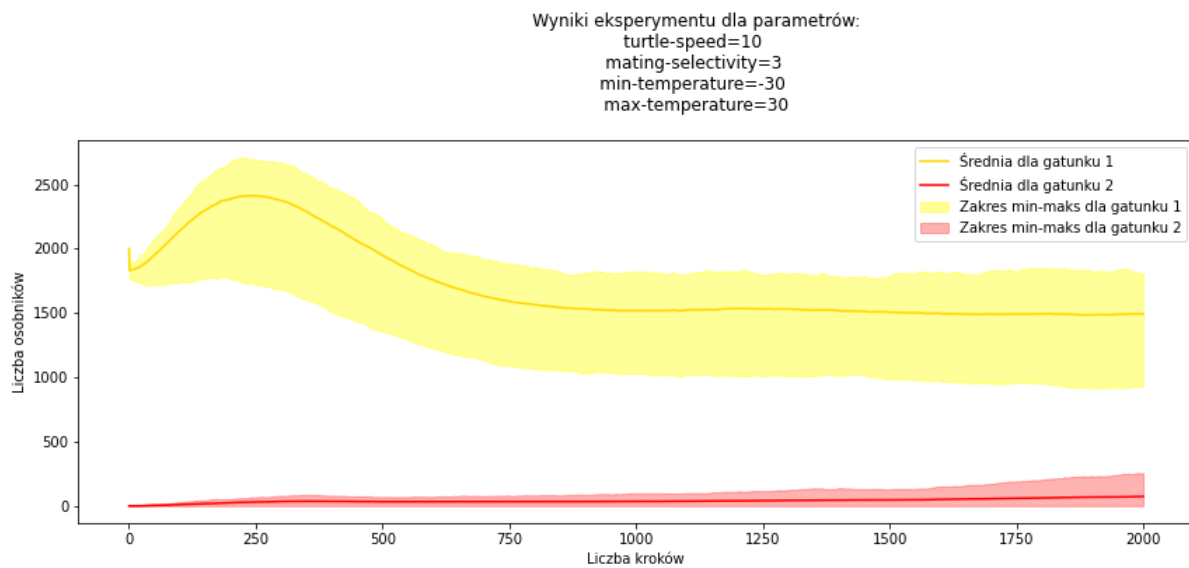


Rysunek 4: Wyniki eksperymentu nr 3.

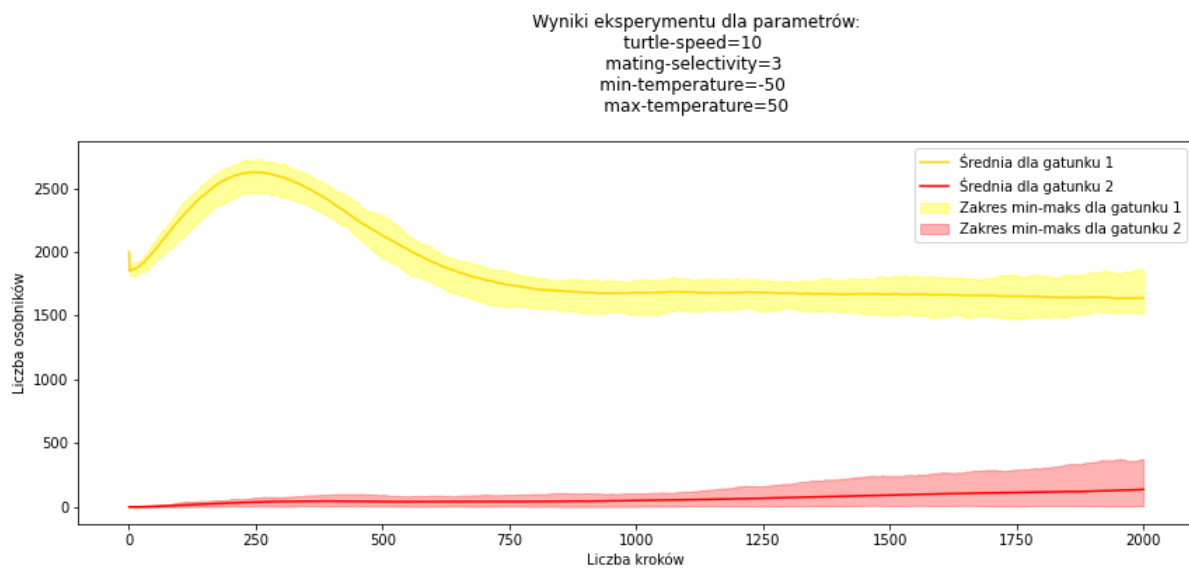
Wyniki eksperymentu dla parametrów:  
 turtle-speed=10  
 mating-selectivity=3  
 min-temperature=-10  
 max-temperature=10



Rysunek 5: Wyniki eksperymentu nr 4.



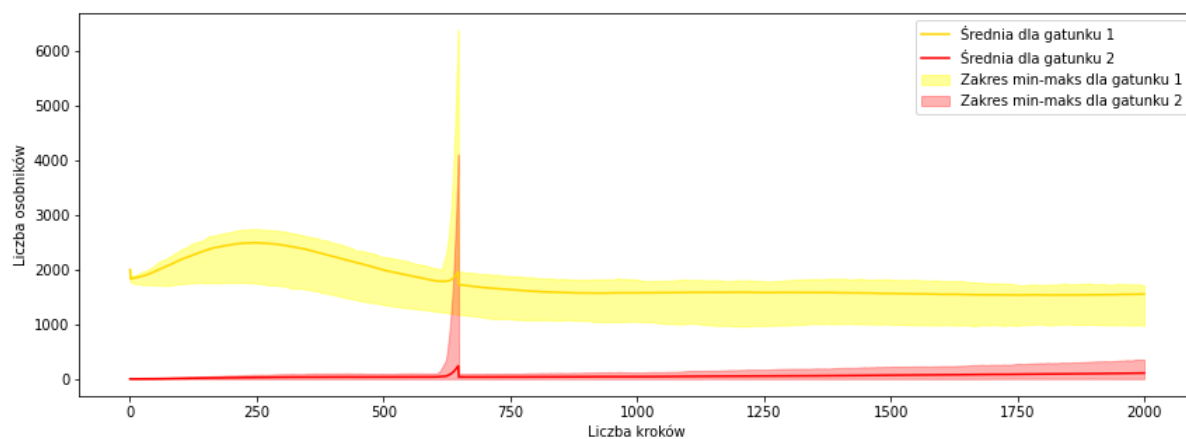
Rysunek 6: Wyniki eksperymentu nr 5.



Rysunek 7: Wyniki eksperymentu nr 6.

Wyniki eksperymentu dla parametrów:

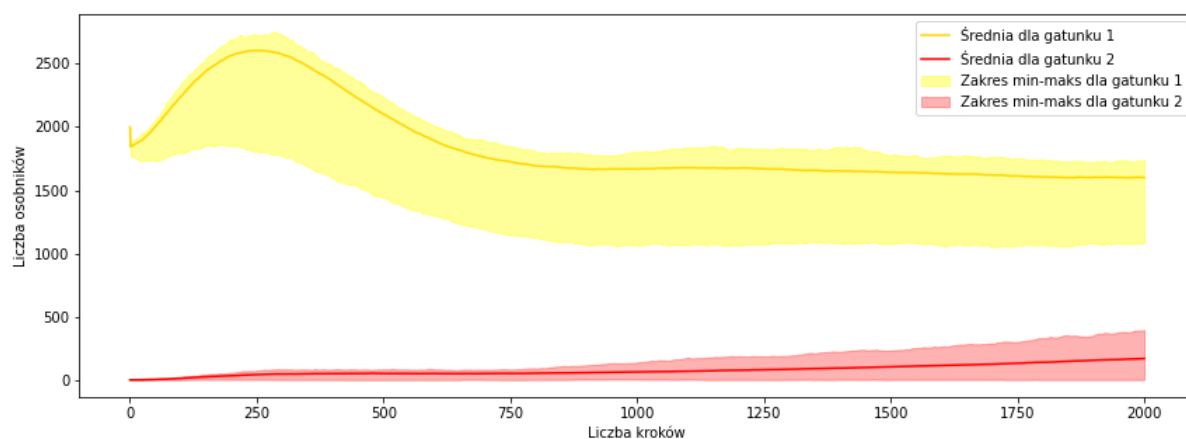
turtle-speed=10  
 mating-selectivity=5  
 min-temperature=-10  
 max-temperature=10



Rysunek 8: Wyniki eksperymentu nr 7.

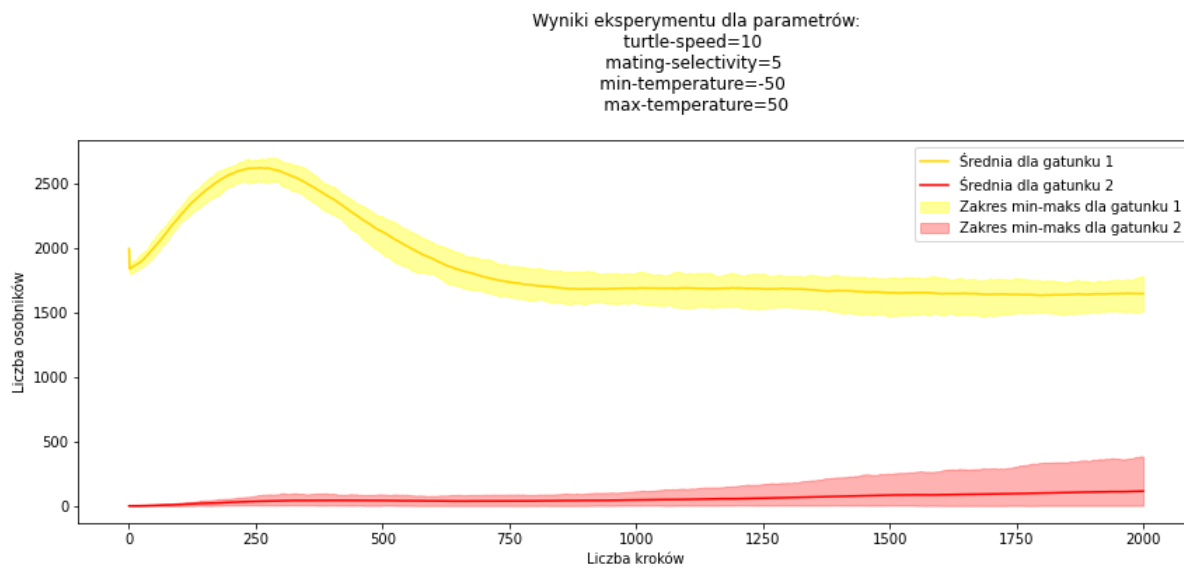
Wyniki eksperymentu dla parametrów:

turtle-speed=10  
 mating-selectivity=5  
 min-temperature=-30  
 max-temperature=30

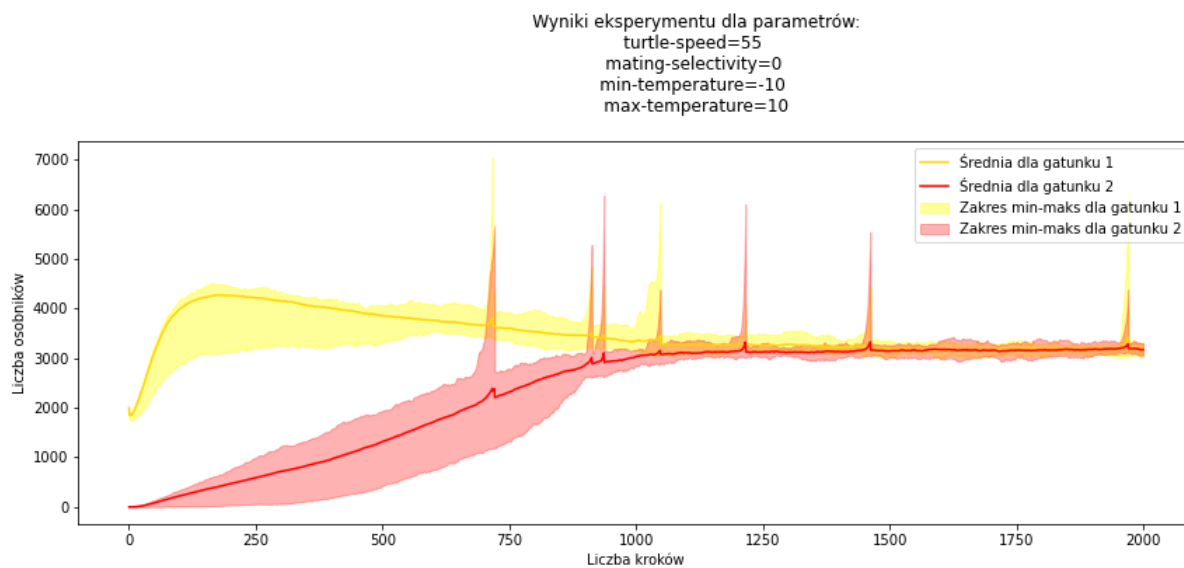


Rysunek 9: Wyniki eksperymentu nr 8.





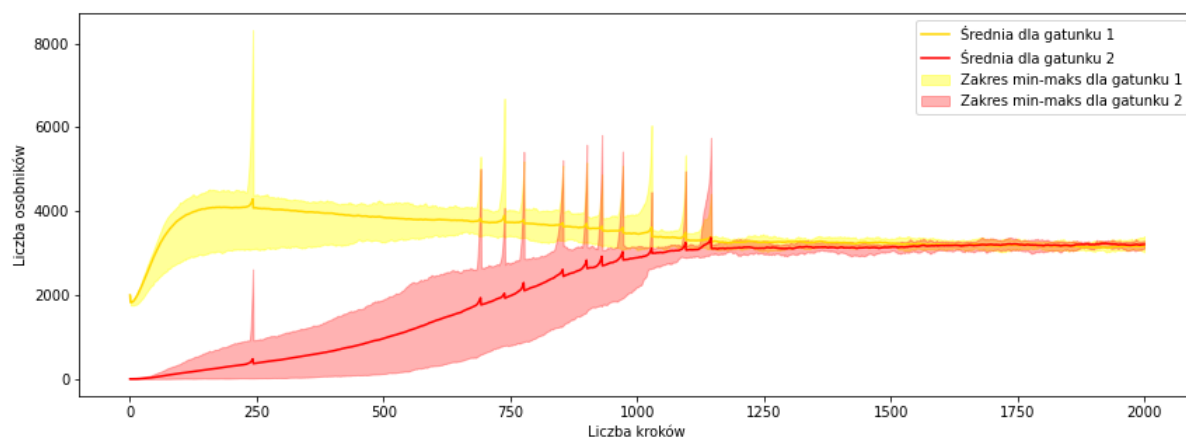
Rysunek 10: Wyniki eksperymentu nr 9.



Rysunek 11: Wyniki eksperymentu nr 10.

Wyniki eksperymentu dla parametrów:

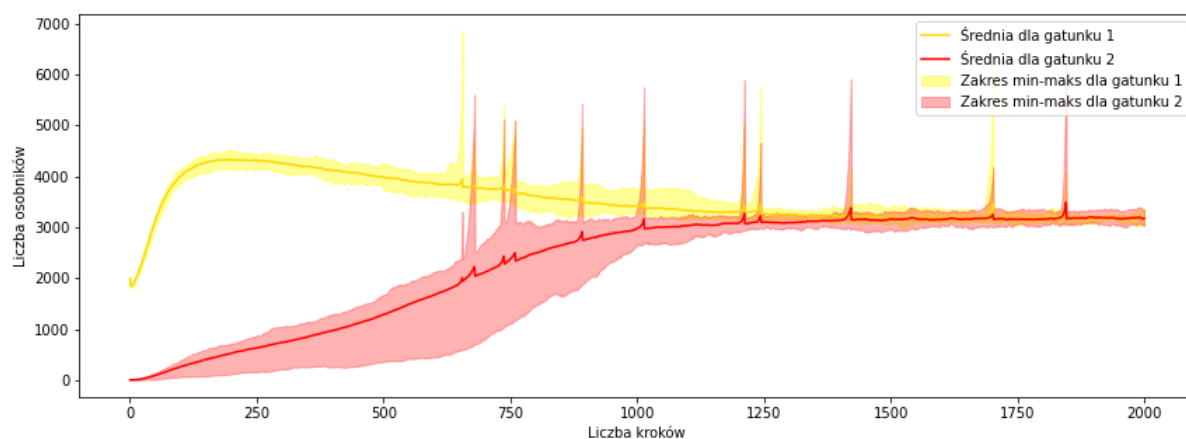
turtle-speed=55  
mating-selectivity=0  
min-temperature=-30  
max-temperature=30



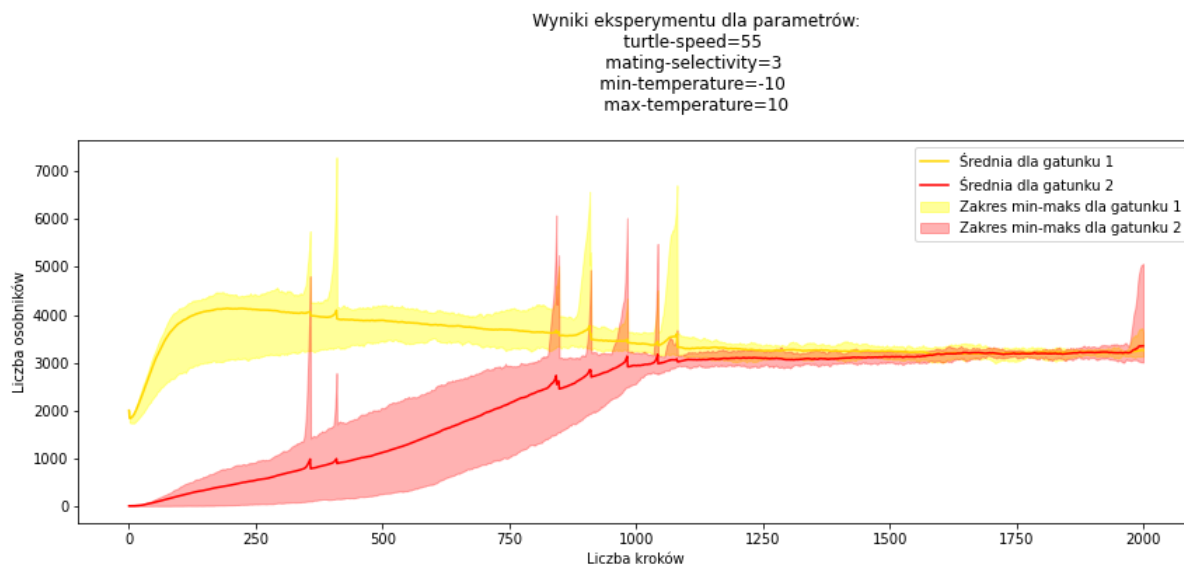
Rysunek 12: Wyniki eksperymentu nr 11.

Wyniki eksperymentu dla parametrów:

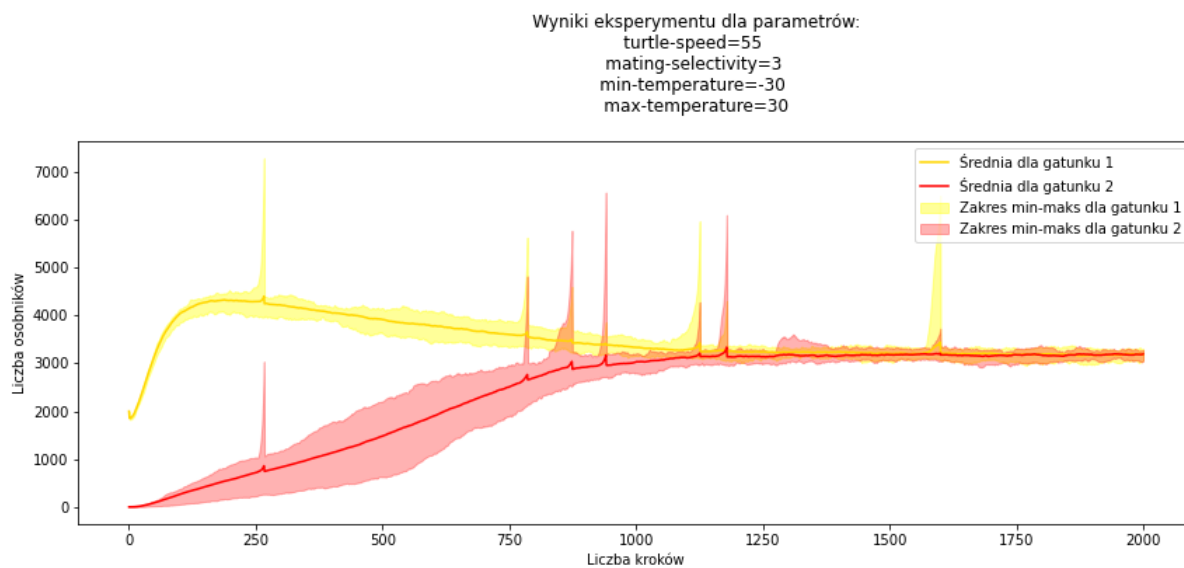
turtle-speed=55  
mating-selectivity=0  
min-temperature=-50  
max-temperature=50



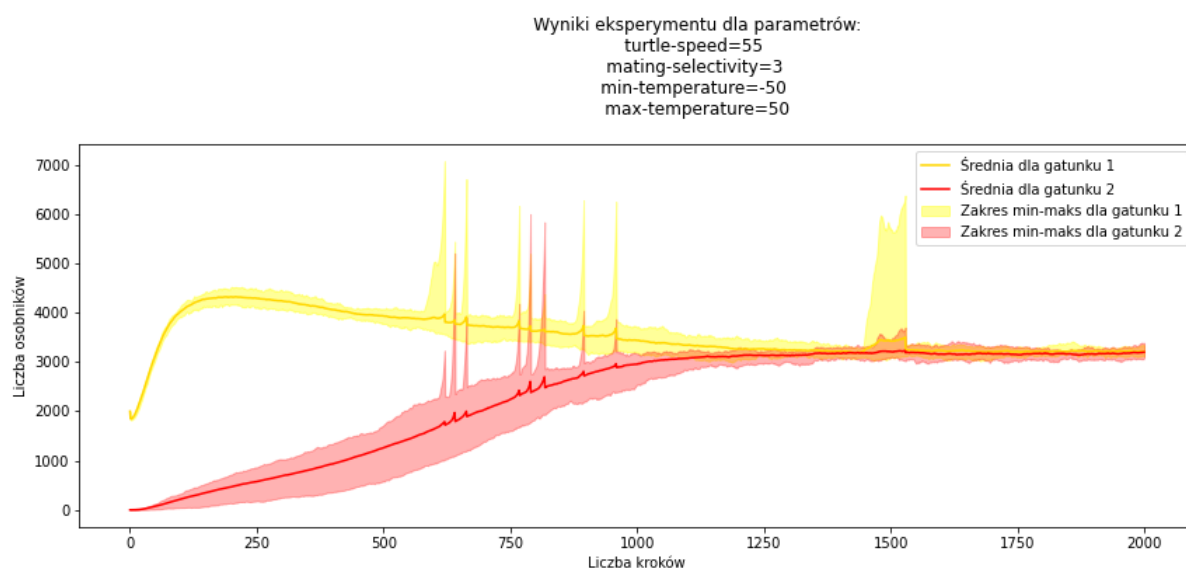
Rysunek 13: Wyniki eksperymentu nr 12.



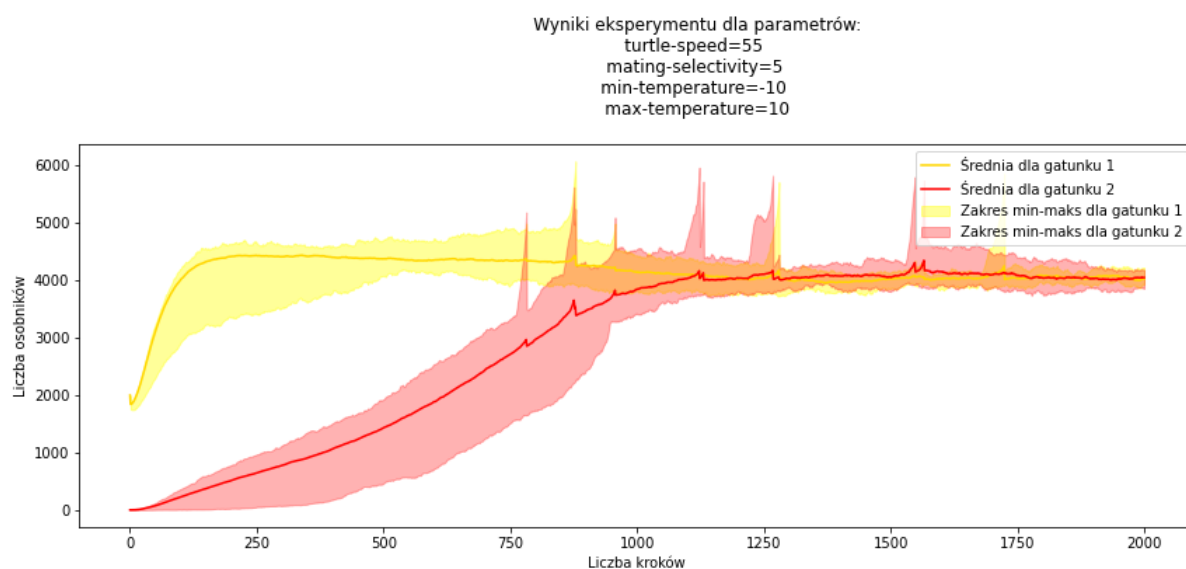
Rysunek 14: Wyniki eksperymentu nr 13.



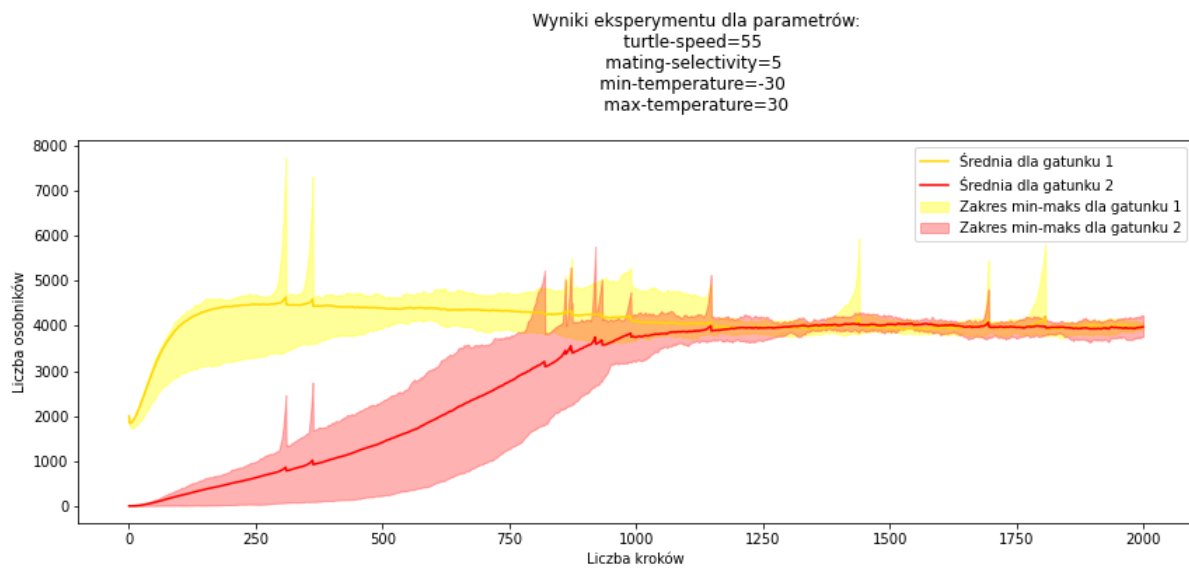
Rysunek 15: Wyniki eksperymentu nr 14.



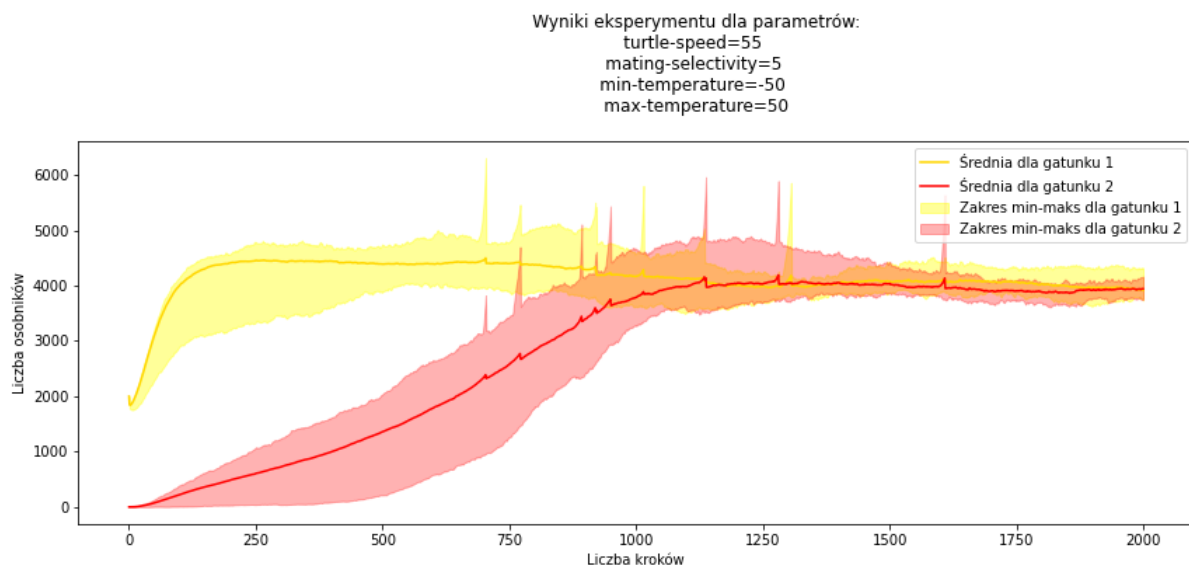
Rysunek 16: Wyniki eksperymentu nr 15.



Rysunek 17: Wyniki eksperymentu nr 16.



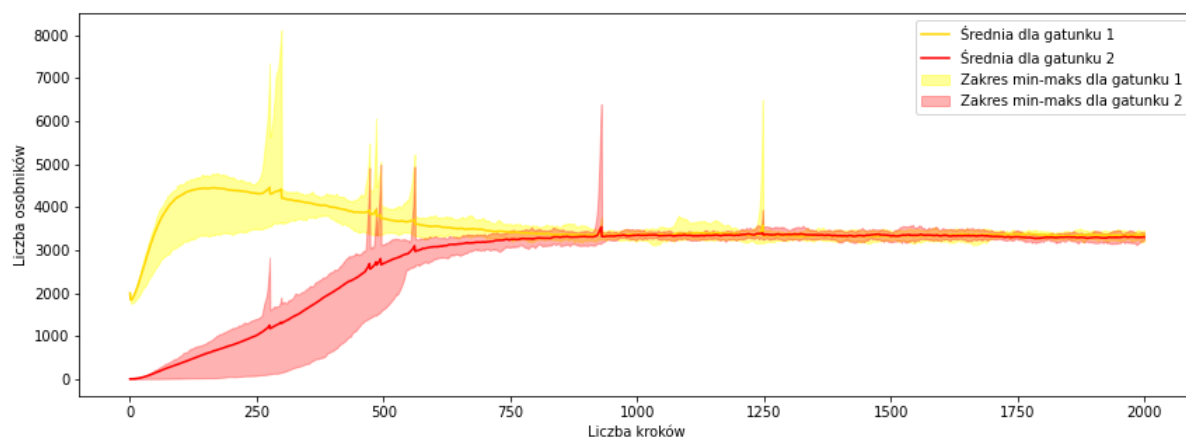
Rysunek 18: Wyniki eksperymentu nr 17.



Rysunek 19: Wyniki eksperymentu nr 18.

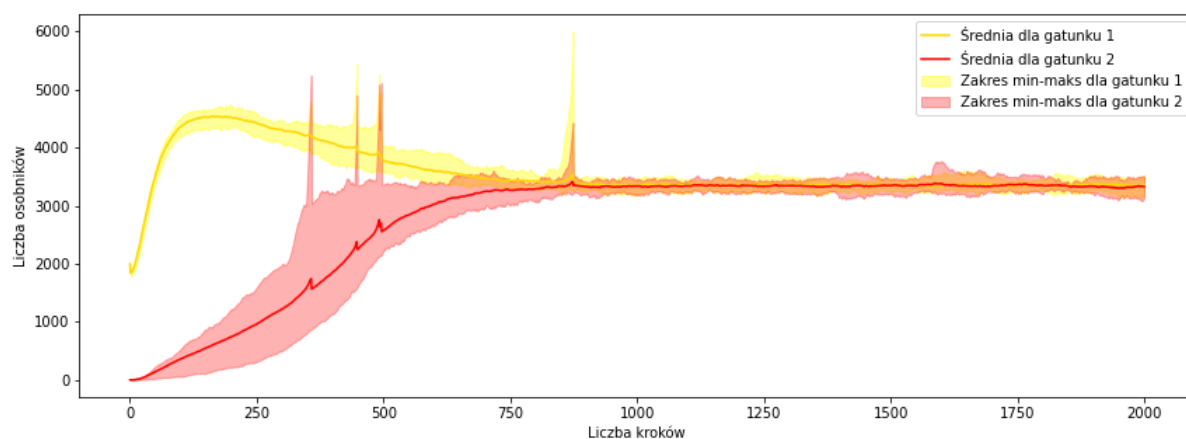


Wyniki eksperymentu dla parametrów:  
 turtle-speed=100  
 mating-selectivity=0  
 min-temperature=-10  
 max-temperature=10

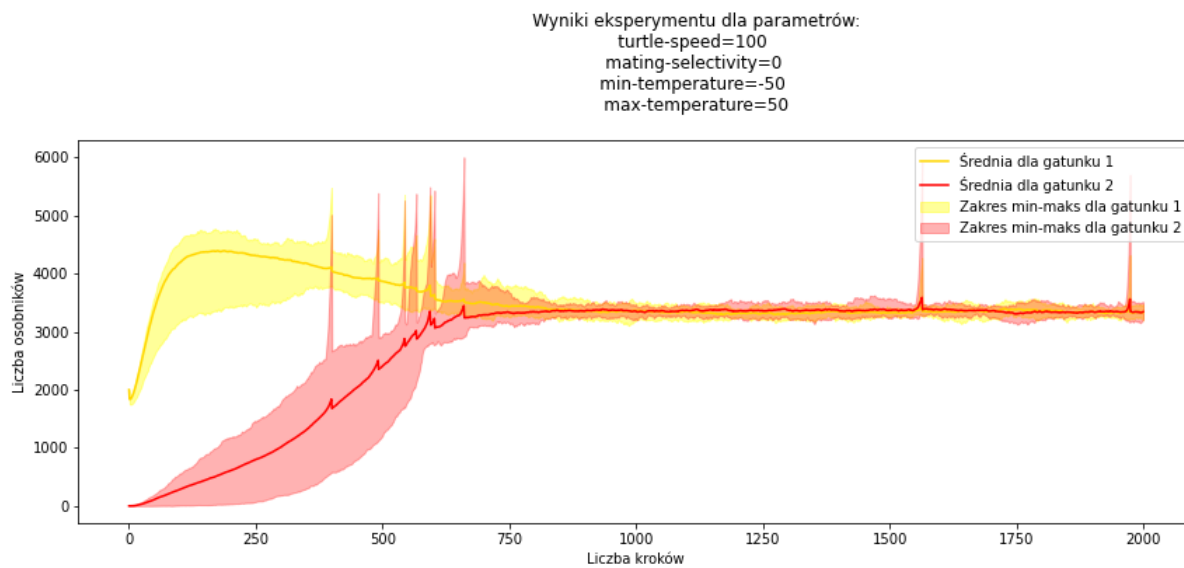


Rysunek 20: Wyniki eksperymentu nr 19.

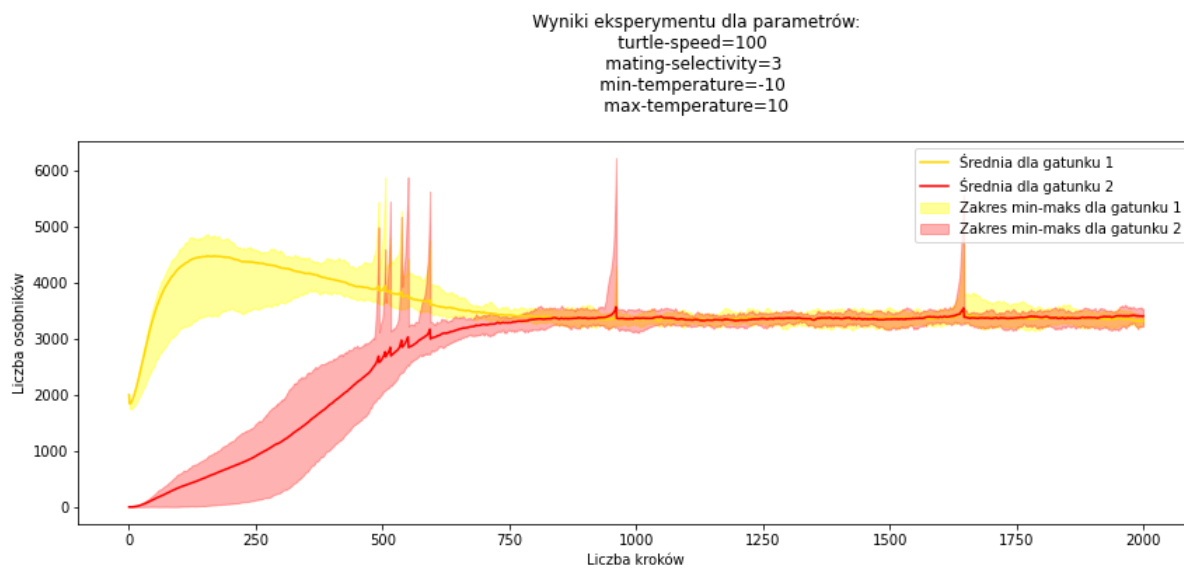
Wyniki eksperymentu dla parametrów:  
 turtle-speed=100  
 mating-selectivity=0  
 min-temperature=-30  
 max-temperature=30



Rysunek 21: Wyniki eksperymentu nr 20.

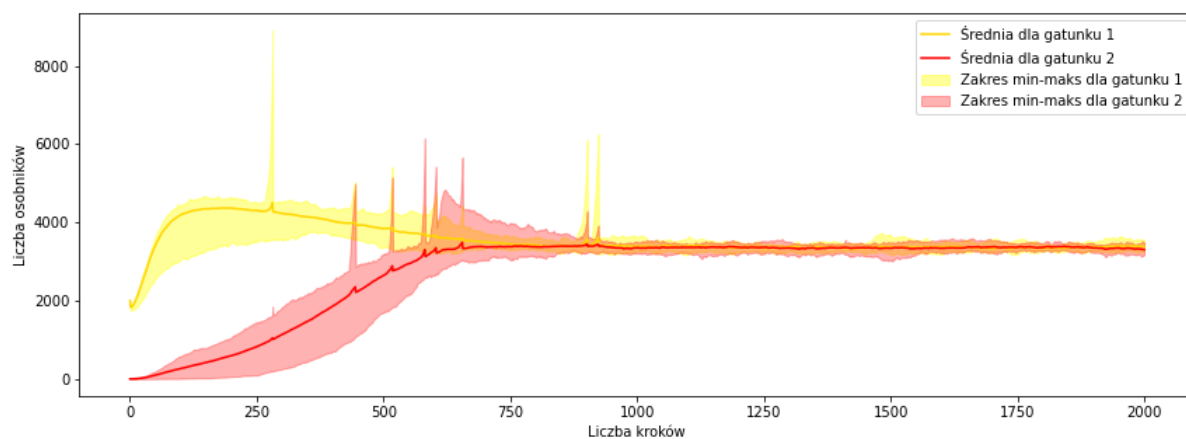


Rysunek 22: Wyniki eksperymentu nr 21.



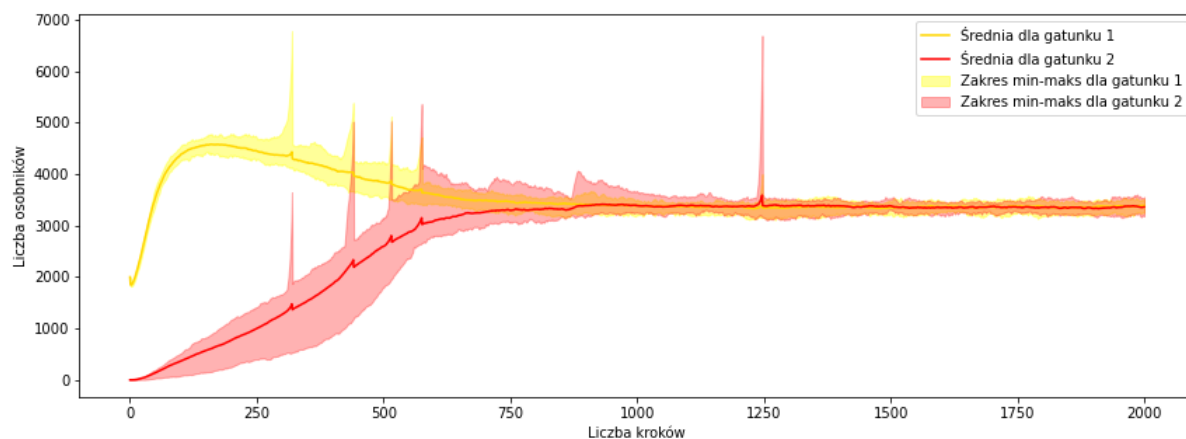
Rysunek 23: Wyniki eksperymentu nr 22.

Wyniki eksperymentu dla parametrów:  
 turtle-speed=100  
 mating-selectivity=3  
 min-temperature=-30  
 max-temperature=30

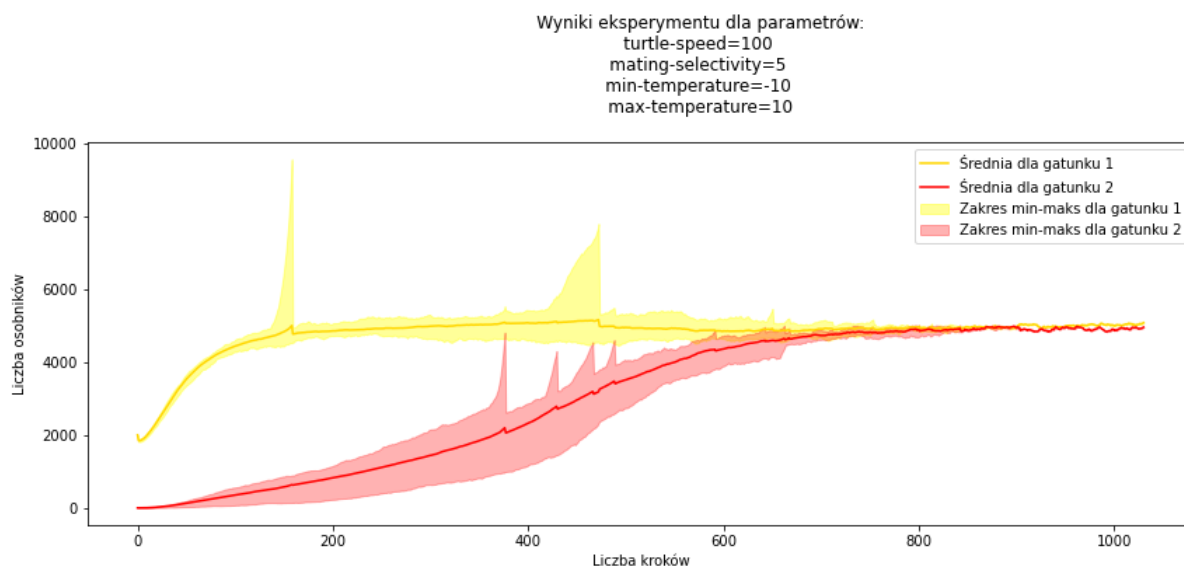


Rysunek 24: Wyniki eksperymentu nr 23.

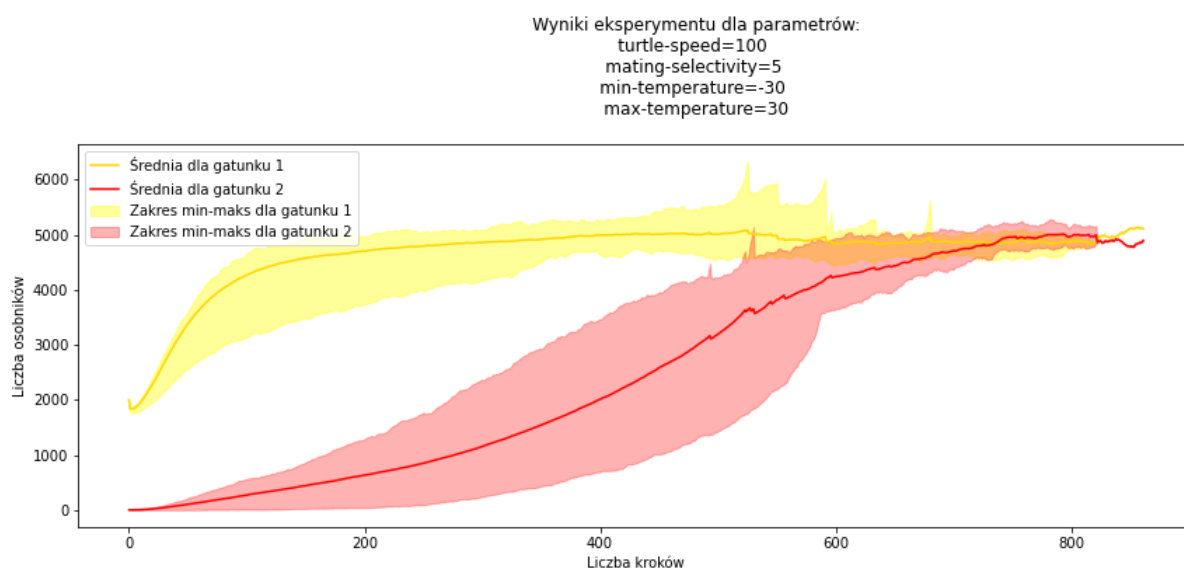
Wyniki eksperymentu dla parametrów:  
 turtle-speed=100  
 mating-selectivity=3  
 min-temperature=-50  
 max-temperature=50



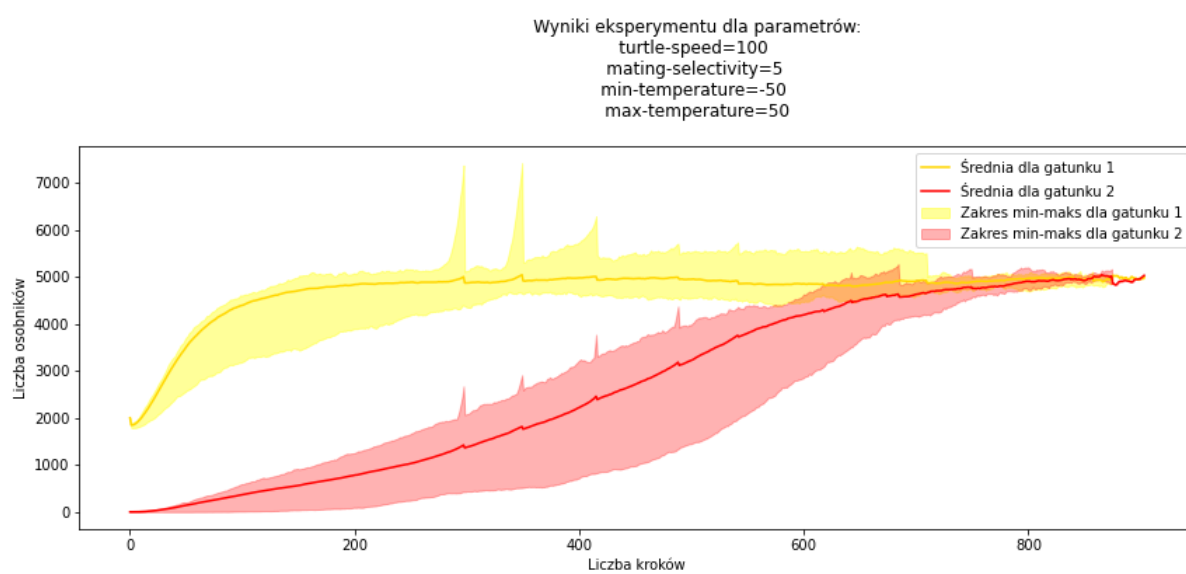
Rysunek 25: Wyniki eksperymentu nr 24.



Rysunek 26: Wyniki eksperymentu nr 25.



Rysunek 27: Wyniki eksperymentu nr 26.



Rysunek 28: Wyniki eksperymentu nr 27.