پروژه کارشناسی

شبیه سازی مدل موران[1] در یک گراف ناهمگن با توزیع فیتنس[2] دوره ای

استاد راهنما:

دکتر رضا اجتهادی

ریحانه بحرانی فرد

---

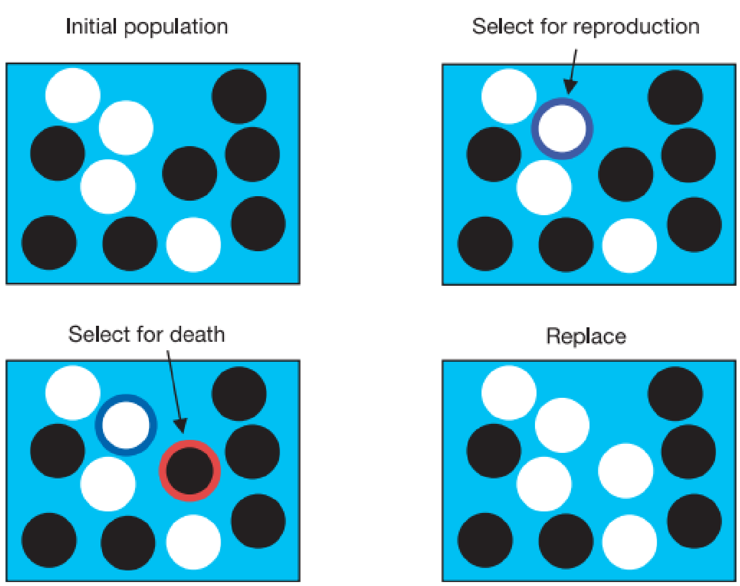
[1] Moran Model
[2] Fitness

چکیده

یکی از پرکاربرد ترین متد ها برای شبیه سازی پدیده های بیولوژیکی مانند رشد باکتری ها یا ویروس ها ولگشت است. در این پروژه ما یک الگوریتم طراحی کرده ایم که به کمک آن می توانیم نشان دهیم کمیت های مختلف ژنتیکی، مانند توانایی ذاتی گونه برای انتظار و یا عوامل محیطی، چگونه می تواند سرنوشت نهایی سیستم را تغییر دهد. در واقع با استفاده از ولگشت، احتمال پیروزی و میانگین زمان لازم برای رسیدن به پیروزی و هم چنین همزیستی را تحت برهمکنش های محیطی دوره ای ، برای گونه جهش یافته و ساکن شبیه سازی کرده ایم. در نهایت نتایج خود را با حل تحلیلی یک سیستم مشابه مقایسه کرده ایم و درستی مدل خود را نشان داده ایم. این نتایج می تواند در درک بهتر سیستم های تکاملی تحت تاثیر تغییرات محیطی به ما کمک کند.

مقدمه

مدل موران یک مدل برای توصیف تغییرات ژنتیکی در یک جمعیت با تعداد ثابت است. در این مدل، به صورت رندوم یکی از اعضا، با توجه به فیتنس، برای بازتولید انتخاب می شود. و جایگزین یکی از اعضا که آن هم به طور رندوم برای مرگ انتخاب شده، می شود. برای مطالعه و شبیه سازی این نوع دینامیک ها، می توان از یک گراف استفاده کرد که هر یک از خانه های آن نشان دهنده یک جایگاه برای قرار گرفتن گونه[3] ماست (Lieberman et al, 2005).



شکل 1. مدل موران

در نقطه شروع، در جمعیت 1 گونه جهش یافته[4] و N-1 گونه ساکن[5] داریم. پیروزی برای یک گونه به این معناست که بعد از گذشت زمان، تمام جمعیت را آن گونه فرا گرفته باشد. در پیروزی یکی از گونه ها، عوامل زیادی موثر هستند. کمیت هایي که ما در این جا داریم عبارتند از

---
[3] Species
[4] Mutant
[5] Resident

توانایی ذاتی گونه برای بازتولید، عوامل محیطی(میزان در دسترس منابع) و همچنین میزان تاثیرپذیری گونه از عوامل محیطی. به طور مثال ممکن است ما گونه ای داشته باشیم که بطور ذاتی توانایی بازتولید زیادی داشته باشد اما تاثیرپذیری از محیط بالایی نیز داشته باشد و در یک محیط که منابع کمی دارد نتواند پیروز شود.

در این مقاله ما یک گراف یک بعدی دایره ای در نظر می گیریم. عوامل محیطی را تابع اسکالر c_i در نظر می گیریم، در واقع c_i مقدار غلظت منابع محیطی در مکان i را نشان می دهد. ما دو حالت برای منابع محیطی در نظر می گیریم:

- خانه های غنی[6] با $c_i = 1$
- خانه های ضعیف[7] با $c_i = -1$

با تمام این ساده سازی ها می توانیم فیتنس را برای هر کدام از گونه ها به شکل زیر تعریف کنیم:

$$f_R = r_R + \sigma_R \times c \qquad \text{Eq. 1}$$

$$f_M = r_M + \sigma_M \times c \qquad \text{Eq. 2}$$

در این جا r_R(r_M) نشان دهنده فیتنس ذاتی[8] گونه ساکن(جهش یافته)، σ_R(σ_M) نشان دهنده انحراف از معیار گونه ساکن(جهش یافته) و $c = (c_1, c_2, ..., c_N)$ نشان دهنده غلظت منابع است که بطور کلی دو مقدار -1 و 1 را می تواند داشته باشد. انحراف از معیار هر یک از گونه ها در واقع نشان دهنده این است که عوامل محیطی چقدر می تواند روی گونه ما تاثیرگذار باشد.(Hossein Nemati et al.2023)

[6] Rich sites
[7] Poor sites
[8] Inherent fitness

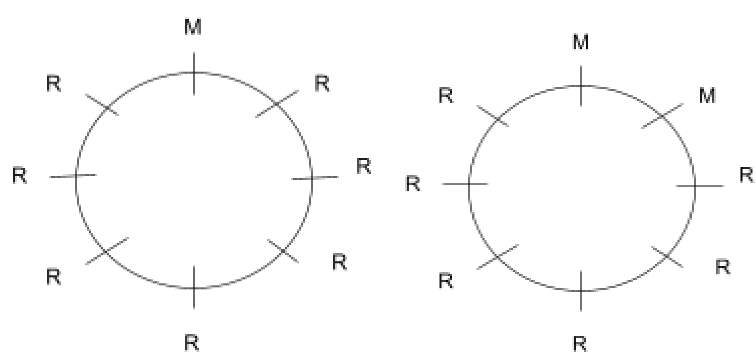
در یک جمعیت متناهی، گزینش بر اساس فیتنس ها اتفاق می افتد. سوالی که وجود دارد این است که شرایط گزینش، با تغییر در $\boldsymbol{\sigma}$ چگونه تغییر می کند ؟ اگر فیتنس ذاتی دو گونه را برابر فرض کنیم، آیا تغییر در $\boldsymbol{\sigma}$ باعث برتری یکی از گونه ها می شود یا خیر؟ همه این سوالات را می توانیم در حالتی که r و $\boldsymbol{\sigma}$ ثابت هستند و فقط توزیع منابع تغییر می کنند نیز پرسید.

مدل؛ شبیه سازی و ولگشت

در اینجا، ما می خواهیم با استفاده از ولگشت، به سوالات مطرح شده پاسخ دهیم. برای مدلسازی از یک فرض اساسی بهره برده ایم:

هر یک از اعضا که برای بازتولید یا مرگ انتخاب می شوند فقط می توانند با یکی از همسایگان خود جایگزین شوند.

به طور مثال، فرض کنید در لحظه شروع آرایش زیر را داریم:

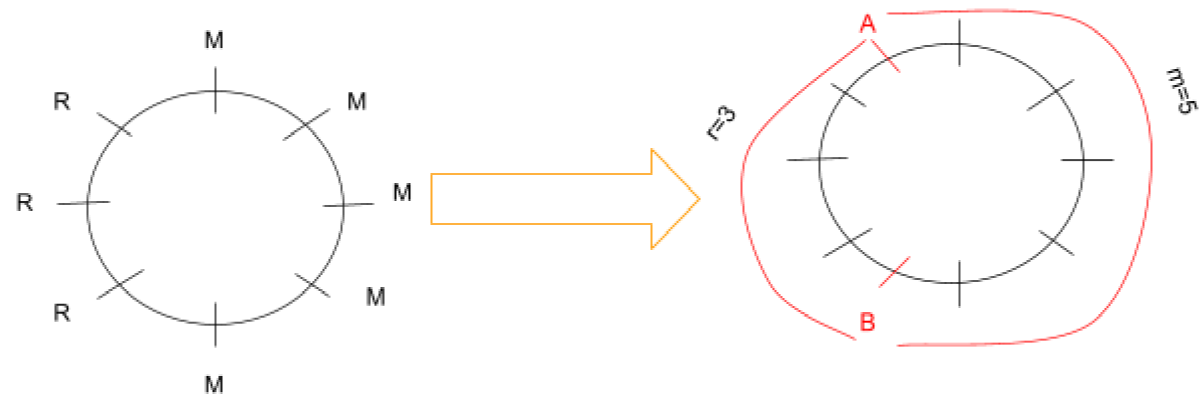


شکل 2. یک جمعیت 8 تایي در لحظه شروع در مدل ما

بطور مثال، در لحظه اول شکل سمت راست را داریم. M برای بازتولید انتخاب می شود، هم چنین طبق فرض ما همسایه سمت راست برای مرگ انتخاب شده و M جای او را میگیرد و شکل تبدیل به شکل سمت چپ می شود. حال اگر پایین ترین خانه که یک R در آن نشسته برای بازتولید انتخاب شود و قرار باشد جای یکی از همسایگان خود را بگیرد، چه اتفاق رخ می دهد؟ در حقیقت در شکل نهایي جمعیت هیچ تغییری اتفاق نمی افتد. در نتیجه طبق این فرض در

تمام طول برنامه همه جهش یافته ها در کنار هم و ساکنین در کنار هم باق می مانند. در واقع تغییر در شکل کلی جمعیت زمانی رخ می دهد که عضوی برای بازتولید یا مرگ انتخاب شود که هر دو همسایه اش از گونه مشابه خود نباشند. در نتیجه برای دیدن سرنوشت نهایي سیستم می توانیم تغییرات را فقط در مکان هايي بررسی کنیم که گونه های مختلف به هم رسیده اند. در هر مرحله زمانی دو مرز وجود دارد که یک طرف آن فقط گونه ساکن و طرف دیگر فقط گونه جهش یافته نشسته است.

فرض می کنیم دو ولگرد A و B در این دو مرز نشسته اند و فاصله این دو ولگرد از هم نشان دهنده تعداد هر یک از گونه هاست.

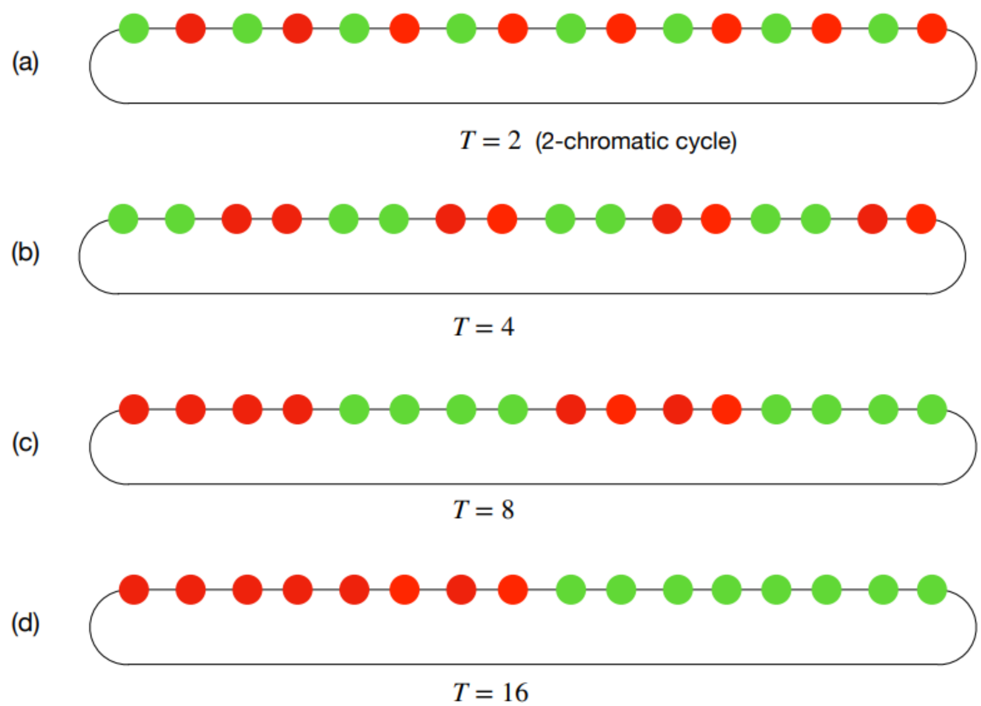


شکل 3. طبق این شکل دو ولگرد ما در مرز بین گونه ها نشسته اند و فاصله بین آن ها نشان دهنده تعداد هر یک از گونه هاست. r نشان دهنده تعداد گونه ساکن و m نشان دهنده تعداد گونه جهش یافته است.

در این مدل در هر واحد زمانی یکی از ولگرد ها برای حرکت انتخاب می شوند و می توانند به سمت راست یا چپ حرکت کنند. زمانی برنامه متوقف می شود که دو ولگرد به هم برسند که این موضوع با توجه به اینکه به صورت ساعتگرد یا پادساعتگرد رخ داده، می تواند نشان دهنده انقراض یکی از گونه ها باشد.

همانطور که از شکل 3 پیداست، اگر ولگرد A به سمت راست/ چپ حرکت کند، به معنای بازتولید گونه ساکن/ جهش یافته و مرگ گونه جهش یافته/ ساکن است. برای ولگرد B نیز دقیقا به همین شکل است.

از طرفی شرایط محیطی دوره ای نیز می تواند دوره های مختلفی داشته باشد که در هر کدام شکل توزیع متفاوت است. به عنوان مثال شکل زیر دوره های مختلف را در یک گراف با N = 16 نشان می دهد. (Hossein Nemati et al.2023)



شکل 4. توزیع خانه های غنی(سبز) و خانه های ضعیف(قرمز) در یک گراف با طول 16 در دوره های مختلف.

شرایط محیطی، با توجه به معادلات 1 و 2، نشان دهنده فیتنس دوره ای هستند. فیتنس دوره ای در مدل های بیولوژیکی می تواند دو حالت مهم را نشان می دهد:

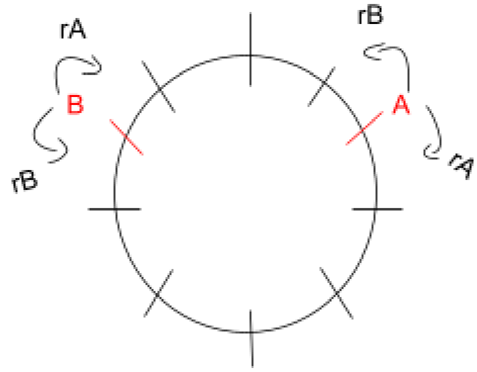
- بیشترین مقدار دوره، می تواند جمعیت هايي را نشان دهد که یک طرف جمعیت تحت تاثیر منابع زیستی متفاوت از طرف دیگر جمعیت هستند.
- کمترین مقدار دوره، می تواند مثالی از جمعیت هايي باشد که فیتنس به طور رندوم در تمام جمعیت پخش شده است.

برای شبیه سازی خانه ها به شکل دوره ای از الگوریتم زیر استفاده شده است:

Environmental Interactions Algorithm

1. یک آرایه به طول دوره (T) تولید می کنیم.
2. نیمه اول آرایه را مقدار -1 و نیمه دوم را مقدار 1 می گذاریم.
3. متغیر N/T = t را تعریف می کنیم؛ این متغیر نشان می دهد که در تمام طول آرایه چند بار باید رفتار دوره ای را ببینیم.
4. به اندازه t تا از آرایه ای که تولید کردیم کنار هم می گذاریم.

مرحله بعدی این است که ببینیم احتمال چپ و راست رفتن دو ولگرد چگونه است. در هر مرحله زمانی حرکت دو ولگرد کاملا از یکدیگر مستقل است و تنها به فیتنس ولگرد و مکانی که در آن قرار دارد، بستگی دارد.



شکل 5. از آنجایي که روی یک دایره هستیم، حرکت ولگرد A به سمت چپ مثل حرکت ولگرد B به سمت راست است.

توزیع منابع محیطی دقیقا روی خانه های گراف نشسته است؛ مانند این است که در شکل 5 به هر خانه سیاه رنگ مقدار -1 یا 1 را اختصاص دهیم. از طرفی ولگرد های ما بین خانه ها نشسته اند و مرز بین گونه ها را تعیین می کنند. پس اگر مختصات منابع محیطی را با $i = \{0, 1, ..., N\}$ نشان دهیم، مختصات ولگرد ها $i \pm \frac{1}{2}$ است. از آنجایي که روی یک دایره هستیم، برای سادگی بیشتر، فرض می کنیم که در هر مرحله مکان ولگرد ها را با $\frac{1}{2}$- جمع کرده ایم. لازم به یادآوری است که سمت راست A گونه ساکن و سمت راست B گونه جهش یافته قرار دارند(شکل چهار). با در نظر گرفتن همه این شرایط و معادله یک و دو برای فیتنس، احتمال ها را می توانیم به شکل زیر بنویسیم:

$$P_{lA} = \frac{r_M + \sigma_M \times c[i]}{total\ fitness}, \qquad P_{rA} = \frac{r_R + \sigma_R \times c[i-1]}{total\ fitness}$$

Eq. 3

$$P_{lB} = \frac{r_M + \sigma_M \times c[i]}{total\ fitness}, \qquad P_{rB} = \frac{r_R + \sigma_R \times c[i-1]}{total\ fitness}$$

که $P_{lA}$$(P_{rA})$ نشان دهنده احتمال چپ رفتن(راست رفتن) ولگرد A است. هم چنین $P_{lB}$$(P_{rB})$ نشان دهنده احتمال چپ رفتن(راست رفتن) ولگرد B است.

Evolutionary Dynamics, Random walkers approach Algorithm

1. به صورت دل به خواه یک مکان اولیه برای ولگرد A انتخاب می کنیم و ولگرد B را با فاصله یک واحد از آن قرار می دهیم. (شرایط اولیه)
2. فاصله B-A را تعداد گونه جهش یافته در نظر می گیریم.
3. در هر مرحله زمانی با توجه به معادلات 3، یکی از ولگرد ها انتخاب شده و به سمت راست یا چپ می رود.
4. سپس دوباره فاصله B-A حساب می شود
   4.1. اگر صفر بود الگوریتم متوقف می شود و به معنای انقراض همه جهش یافته هاست.
   4.2. اگر غیر صفر بود از مرحله سه دوباره تکرار می کنیم.

مساله ما را می توان از دیدگاه یک مساله first passage time نیز بررسی کرد. در این مرحله، برای سادگی محاسبات محیط را یکنواخت[9] ($\sigma_M = \sigma_R = 0$) در نظر می گیریم. از طرفی قدم ها و واحد زمانی هر دو گسسته هستند. در این حالت برای یک ولگشت روی یک پاره خط، تابع توزیع گاوسی[10] است.(پیوست یک)

$$P(x,\ N)\ \rightarrow\ \frac{1}{\sqrt{2\pi N \langle x^2 \rangle}}\, e^{-\left(\frac{(x-\langle x \rangle)^2}{2N\langle x^2 \rangle}\right)} \qquad \text{Eq. 4}$$

از آنجایي که محیط ما در مساله یک پاره خط ساده نیست، بلکه محیط یک دایره است؛ تابع توزیع متفاوت خواهد بود. به طور مثال فرض کنید که محیط دایره ما 16 واحد باشد و ولگرد از یک نقطه دلخواه شروع به ولگشت کند. در این حالت انتظار داریم که اگر زمان به اندازه کافی بگذرد، حتما ولگرد ما از همه نقاط عبور می کند و احتمال اینکه در هر نقطه ای قرار بگیرد $\frac{1}{N}$ باشد؛ همانطور که می بینیم اگر در معادله چهار زمان به بینهایت برود، تابع احتمال به سمت صفر میل می کند.

[9] Uniform
[10] Gaussian

در نتیجه باید ولگشت روی محیط یک دایره را بررسی کنیم. در ادامه در ابتدا می خواهیم ولگشت روی محیط یک دایره را به طور کلی بررسی کنیم و سپس آن را به مساله خود تعمیم دهیم.

حل زیر قسمتی از متود مورد استفاده در مقاله M.A Stephens 1963 است.

در ابتدا فرض کنید که ذره a روی محیط یک دایره ولگشت می کند. $f_t(\theta)$ نشان دهنده تابع چگالی ذره بعد از گذشت زمان t است. فرض می کنیم که در هر قدم زمانی ذره به اندازه α تغییر می کند که طول قدم ها از تابع توزیع $p(\alpha)\ ,\quad -\pi \le \alpha \le \pi$ پیروی می کند. در این حالت در حالت کلی داریم:

$$f_t(\theta) = \int_{-\pi}^{\pi} f_{t-1}(\theta - \alpha)dp(\alpha) \qquad \text{Eq. 5}$$

همانطور که می بینیم، چگالی تابع توزیع در لحظه t برابر است با چگالی تابع توزیع احتمال تا قدم قبلی در لحظه t-1 در تغییراتی که تحت تاثیر تابع توزیع p داریم. مقدار اولیه تابع $f_t(\theta)$ را به شکل زیر، طبق تبدیل فوریه، در نظر می گیریم:

$$f_0(\theta) = \sum_{m=0}^{\infty} (a_m cos\, m\theta + b_m sin\, m\theta)$$

اگر فرض کنیم که تابع $p(\alpha)$ زوج است، می توانیم با استفاده از معادله پنج بنویسیم:

$$f_1(\theta) = \sum_{m=0}^{\infty} (a_m\lambda_m cos\, m\theta + b_m\lambda_m sin\, m\theta)$$

در حالی که داریم $\lambda_m = \int_{-\pi}^{\pi} cos\, m\alpha\, dp(\alpha)$. از آنجایی که $dp(\alpha)$ در همه زمان ها یکی است می توانیم داشته باشیم:

$$f_t(\theta) = \sum_{m=0}^{\infty} (a_m cos\, m\theta + b_m sin\, m\theta)\lambda_m^t$$

در مدل ما که یک مدل با طول قدم های گسسته است، فقط دو حالت برای قدم برداشتن داریم؛ یا به سمت راست یا به سمت چپ می رویم؛ پس احتمال ها باید دو طرف مکانی که در آن هستیم پخش شوند، از این رو از تابع دلتای دیراک استفاده می کنیم. تابع توزیع قدم ها را می توان به شکل زیر نوشت:

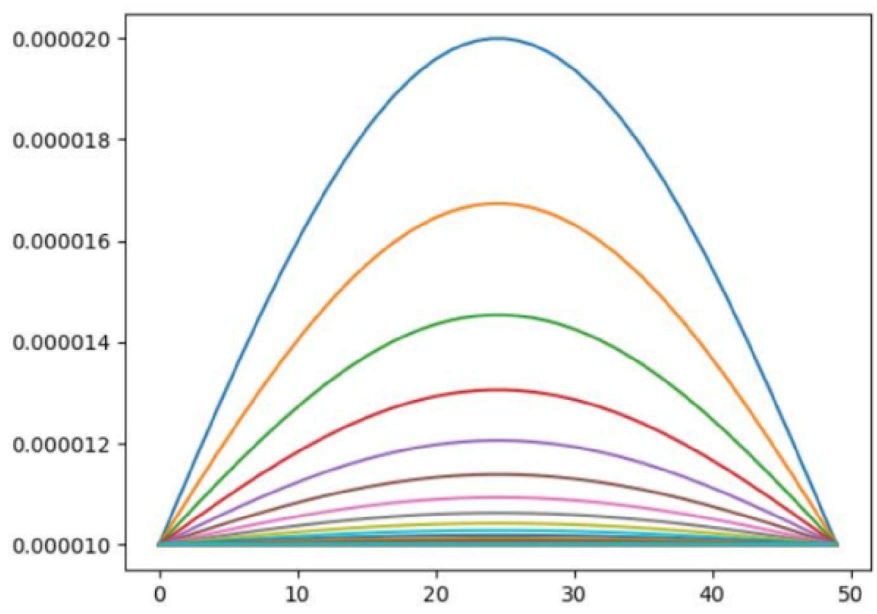
$$p(\alpha) \ = \ \frac{1}{2}(\delta(\theta \ - \frac{2\pi}{n}) \ + \ \delta(\theta \ + \frac{2\pi}{n}))$$

در این حالت برای m=0,1 داریم:

$$f_0 = \ a_0, \ f_1 = \ (a_0 + a_1 cos\theta) \ \times \lambda^t$$

در حالی که وقتی m=1 باشد، $\lambda \ = \ cos(\frac{2\pi}{n})$ می شود.

در این شرایط، با رسم تابع توزیع برای این احتمال داریم:

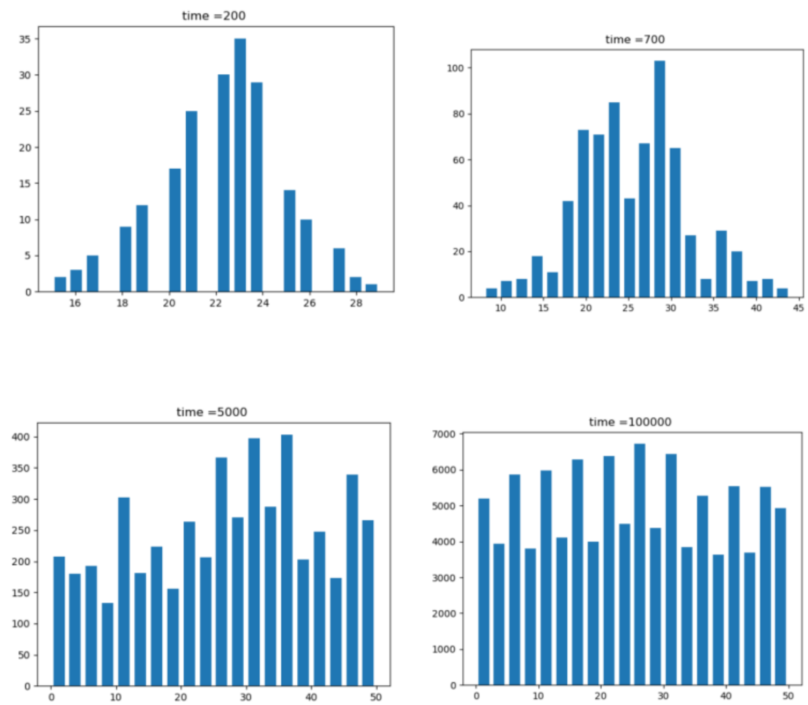


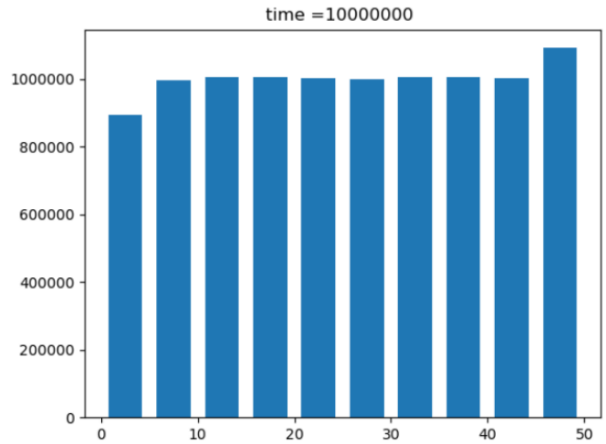
شکل 6. این نمودار مقدار احتمال را بر حسب مکان هایي که ولگرد می تواند در آن قرار بگیرد، نشان می دهد. هر نمودار نشان دهنده یک زمان خاص است.

همانطور که مشاهده می کنیم، در ابتدا احتمال حضور ولگرد حول نقطه شروع بیشتر بوده و با گذر زمان، از آنجایي که فضای حرکت ما یک دایره است، احتمال حضور کم کم در همه جای

دایره یکسان شده است. این موضوع نشان می دهد که اگر به یک ولگرد روی محیط دایره به تعداد خانه های N به اندازه کافی زمان بدهیم، در نهایت احتمال حضور ولگرد در تمام نقاط یکسان و برابر با $\frac{1}{N}$ می شود.

ما از مدل خود نیز انتظار داریم که به همین شکل رفتار کند. تابع توزیع احتمال حضور ولگرد در زمان های مختلف را با استفاده از مدل خود را در شکل زیر رسم کرده ایم. همانطور که در شکل 7 پیداست، در ابتدا ذره فقط حول نقطه شروع نوسان میکند و حتی در زمان های کوتاه اصلا به دو سر پاره خط نمی رسد. با گذر زمان و گذشت تقریبا 10^4 مرحله زمانی، تابع توزیع مدل یکنواخت میشود.





شکل 7. تابع توزیع مدل شبیه سازی شده بر روی محیط دایره ای به طول 50. نقطه شروع 25 در نظر گرفته شده است.

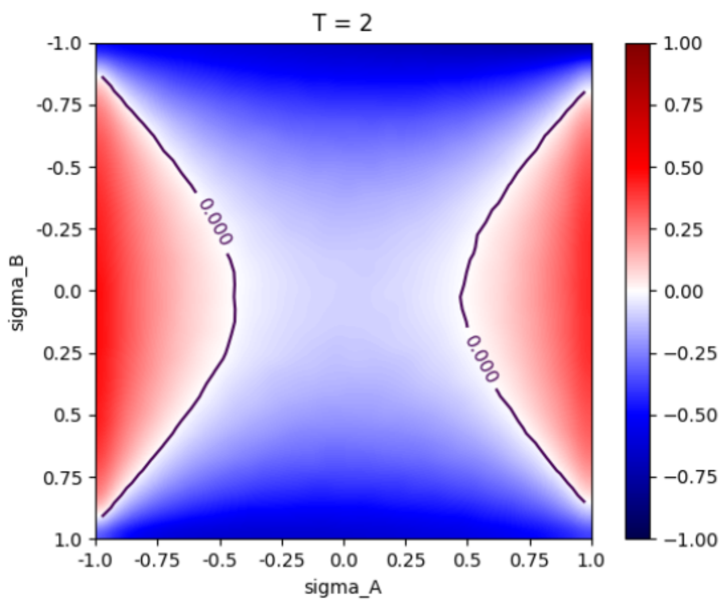
نتایج

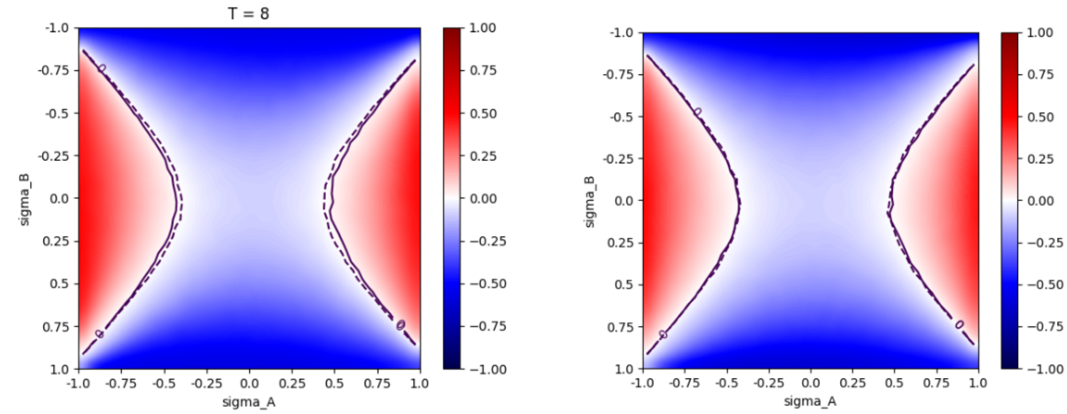
1. احتمال پیروزی در یک محیط دوره ای

در این قسمت، با استفاده از شبیه سازی احتمال پیروزی(ρ) گونه جهش یافته و ساکن به طور مستقل از یکدیگر در $\boldsymbol{\sigma}$ های مختلف بدست آمده است. در این محاسبات $r_M = 1.1,\ r_R = 1$ در نظر گرفته شده است. در شکل 8 $\Delta\rho = \rho_M - \rho_R$ به ازای مقادیر مختلف $\boldsymbol{\sigma}$ در $T = 2,\ 4,\ 8$ رسم شده است و با حالت $T = 2$ که حل دقیق عددی دارد، مقایسه شده است.

در یک محیط یکنواخت که $\sigma_R = \sigma_M = 0$ اگر فیتنس یک گونه بیشتر باشد احتمال پیروزی آن بیشتر خواهد بود. هرچه مقدار ناهمسانی در σ_M بیشتر می شود، احتمال پیروزی گونه ساکن بیشتر خواهد شد. در شکل 8 مشاهده می کنیم که در دوره های

بزرگتر که خانه های فقیر و غنی از هم بیشتر جدا می شوند، نقاطی که $\rho_M \prec \rho_R$ است، کمتر می شوند. این موضوع نشان می دهد که با تغییر در توزیع خانه های فقیر و غنی، بدون تغییر در میانگین یا انحراف از معیار(r و $\boldsymbol{\sigma}$) می توان شانس زنده ماندن یک گونه جهش یافته ضعیف را بیشتر کرد. در واقع، اگر احتمال پیروزی برای هر دو گونه یکسان باشد ($\rho_M = \rho_R$)، اینکه کدام گونه شرایط بهتری برای پیروزی دارد بر اساس σ تعیین می شود؛ در نتیجه تغییر دوره که در واقع تغییر توزیع فیتنس است می تواند یک گونه که در خطر انقراض است را به یک گونه که می تواند زنده بماند تبدیل کند.





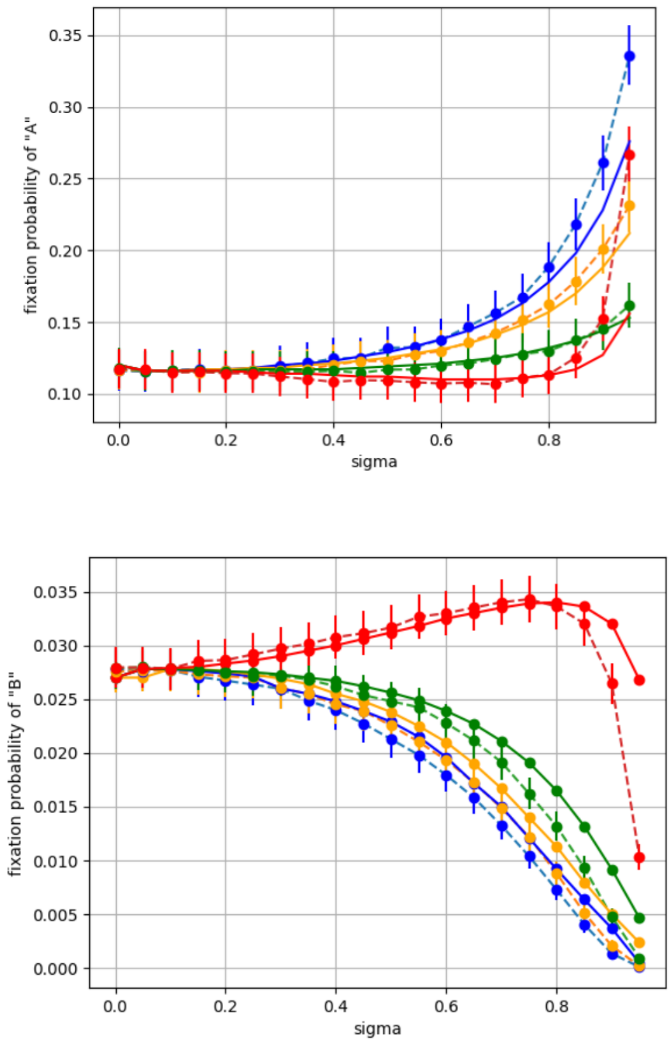
شکل 8. مقایسه احتمال پیروزی برای یک گونه جهش یافته در یک محیط با مقادیر مختلف $\boldsymbol{\sigma}$. به ترتیب مقدار دوره در شکل ها $T = 2, 4, 8$ است.

2. زمان پیروزی و همزیستی

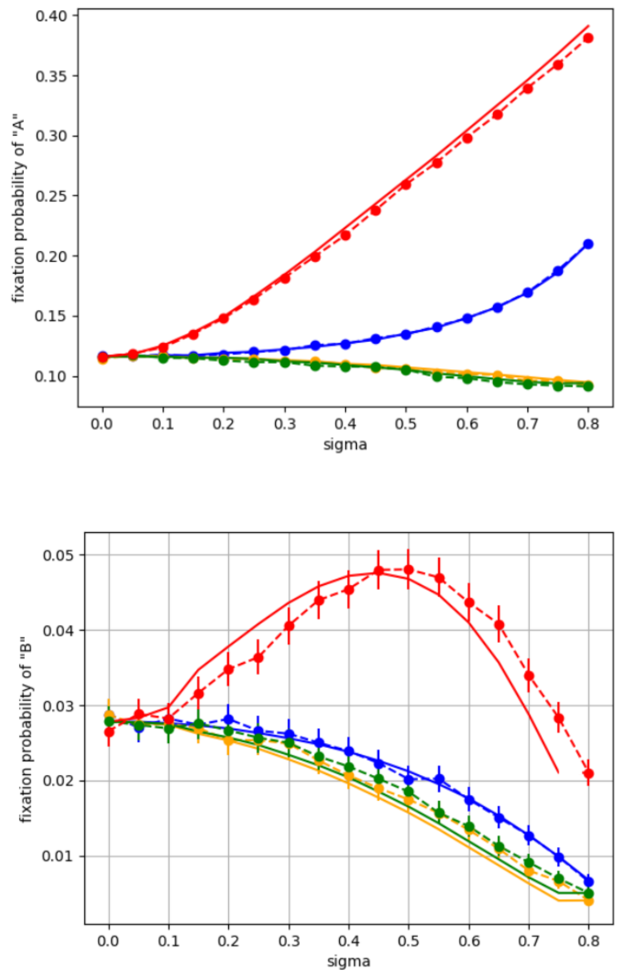
در این قسمت تحت شرایط مختلف زمان پیروزی گونه ها و همچنین احتمال پیروزی آن ها را بررسی کرده ایم.

در این جا دو حالت $\sigma_R = \sigma_M$ و $\sigma_R =- \sigma_M$ را بررسی کرده ایم که به ترتیب نشان دهنده برهمکنش متقارن و نامتقارن گونه ها با محیط است. مشاهده می کنیم که با افزایش T و $\boldsymbol{\sigma}$ تاثیر پذیری محیط بر روی گونه بیشتر می شود. در حالت $\sigma_R =- \sigma_M$ زمان پیروزی(شکل 10) بسیار افزایش پیدا می کند؛ به طوری که در حدود $\sigma = 0.8$ زمان پیروزی گونه جهش یافته به حدود 10^9 می رسد. این زمان از طول عمر بسیاری از باکتری ها و ویروس هایي که برای شبیه سازی آنها تلاش می کنیم بیشتر است؛ در این حالت در واقع دو گونه با یکدیگر همزیستی می کنند و به طور همزمان برای مدت طولانی در محیط وجود دارند.

در این بخش برای احتمال پیروزی گونه ها ما مدل را 10^5 بار اجرا کرده ایم و نتایج را با حل عددی مساله مشابه (Hossein Nemati et al.2023) مقایسه کرده ایم.



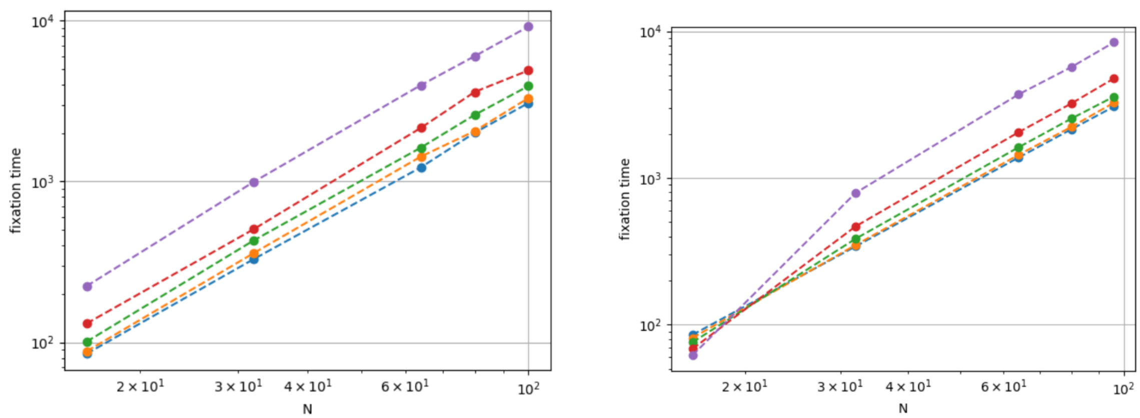
شکل 9. احتمال پیروزی بر حسب مقادیر مختلف $\boldsymbol{\sigma}$ در حالتی که $\sigma_R = \sigma_M$. خطوط ممتد حل دقیق و خط چین شبیه سازی را نشان می دهد. هر رنگ دوره مختلفی را نشان می دهد. رنگ آبی T=2 ،رنگ نارنجی T=4، رنگ سبز T=8 و رنگ قرمز T=16 است.



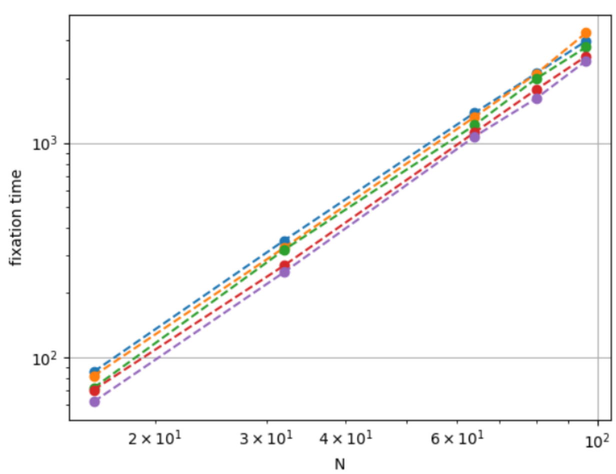
شکل 10. احتمال پیروزی بر حسب مقادیر مختلف $\boldsymbol{\sigma}$ در حالتی که $\sigma_R = -\ \sigma_M$. خطوط ممتد حل دقیق و خط چین شبیه سازی را نشان می دهد. هر رنگ دوره مختلفی را نشان می دهد. رنگ آبی T=2 ،رنگ نارنجی T=4، رنگ سبز T=8 و رنگ قرمز T=16 است. در این جا شبیه سازی 10^6 بار اجرا شده است.

در شبیه سازی ما، همانطور که قبلا بیان کردیم، دو ولگرد روی مرز دو گونه نشسته اند و ما فقط تغییرات این دو ولگرد را بررسی میکنیم. درحالیکه در مدل دقیق، تغییرات فقط روی مرز بررسی نمی شود و ممکن است قدم های زمانی ای وجود داشته باشد که در آن ها جمعیت کلی تغییری نداشته باشد؛ یعنی مرز دو گونه جابجا نشود و تغییر درون یک گونه رخ دهد. از آنجایي که در مدل ما این قدم ها در نظر گرفته نشده اند، زمان پیروزی نسبت به حل دقیق بسیار کمتر(تقریبا 0.1 حل عددی) است. در شکل 11 زمان

پیروزی بر حسب گراف ها با سایز های مختلف در T=2 رسم شده است. $\sigma_R = \sigma_M$ و $r_M = r_R = 1$ در دو دوره مختلف T=2, N رسم شده است. همانطور که اشاره شد، زمان پیروزی با افزایش **σ**، افزایش می یابد. در حالت انتخاب طبیعی ($r_M = r_R$) برای T=2 به نظر می رسد $\tau = N^{\alpha}$ است که در حالت $\sigma_R = \sigma_M = 0$، $\alpha = 3$ است.



شکل 11. زمان پیروزی بر حسب تعداد خانه های گراف در T=2. نمودار ها از بالا به پایین نشان دهنده $\sigma = [0, 1, 0.2]$ است. تعداد خانه های گراف نیز به صورت N=[16, 32,64, 80,96] است. نمودار ها به صورت log-log رسم شده اند. نمودار سمت راست $\sigma_R = -\sigma_M$ و نمودار سمت چپ $\sigma_R = \sigma_M$ است.



در شکل 12 نیز حالت $T = N$ رسم شده است. در این حالت، رابطه قبل صادق نیست. در T های بزرگ، زمان پیروزی را می توان هم مقیاس با خود $log_{10}\tau$ دانست و

فقط در حالت $\sigma_R = \sigma_M = 0$، $\tau = N^{\alpha}$ را داریم. در شکل 12 مشاهده می کنیم که با افزایش مقدار σ، نمودار ها به حالت $\tau = exp(\alpha N)$ نزدیک می شوند. این نتایج با حل دقیق کاملا همخوانی دارند.

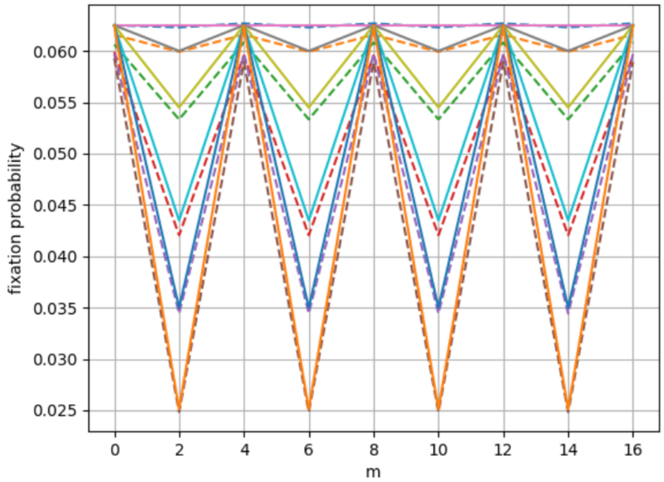
می توان از شکل های 12-9 نتیجه گرفت، که افزایش نمایي زمان پیروزی در حالت نامتقارن با تغییرات σ و همچنین کم و زیاد شدن نمایي در این حالت در نمودار احتمال پیروزی(شکل 10) نشان می دهد که با تغییر در شرایط محیطی(σ) می توان شرایط را برای هم زیستی دو گونه در یک طول عمر طبیعی فراهم کرد. در واقع ما احتمال پیروزی یک جهش یافته تصادفی را به عنوان تابعی از دوره T و تغییرات محیطی σ محاسبه کردیم؛ مشاهده شد که برای حالت $r_M = r_R$ احتمال پیروزی جهش یافته در حالت $\sigma_R > \sigma_M$ کاهش و در حالت $\sigma_R < \sigma_M$ افزایش می یابد.

3. تاثیر شیفت در فیتنس

در یک محیط تکاملی، ممکن است گونه جهش یافته و گونه ساکن ما تحت تاثیر برهمکنش های محیطی کاملا یکسان نباشد. به طور مثال ممکن است منابع تغذیه ای در دسترس یک گونه بیشتر باشد و یا تحت تاثیر ژنوتیپ[11]، هر یک از گونه ها از منبع یکسان تاثیر متفاوتی را تجربه کنند.

در مدل ما، تاثیرات محیطی تحت تاثیر $\boldsymbol{\sigma}$ خود را نشان می دهند. در این بخش، ما یک بار دیگر انتخاب طبیعی($r_M = r_R$) را بررسی کرده ایم؛ با این تفاوت که فاکتور عوامل محیطی برای هر دو گونه یکسان نیست بلکه برای گونه جهش یافته، در هر مرحله به اندازه m شیفت پیدا می کند.

[11] Genotype



شکل 13. تاثیر شیفت بر روی احتمال پیروزی در T=4. در اینجا از بالا به پایین نمودار ها $\sigma = [0,\ 0.2,\ 0.4,\ 0.6,\ 0.7,\ 0.8]$ را نشان می دهند. خطوط خط چین داده های شبیه سازی شده و خطوط ممتد داده های دقیق را نشان می دهد.

به طور کلی، با تغییر در الگوی رفتاری شرایط محیطی گونه ها، احتمال پیروزی و زمان پیروزی تغییر می کنند. هرچه دامنه تغییرات σ بیشتر باشد، این تغییر نیز بیشتر است. در این حالت دوره توزیع T نیز بسیار مهم است و میزان تغییرات τ و ρ به T نیز بستگی دارد.

پیوست یک : تابع توزیع first passage time در فضای یک بعدی

(A guide to first passage time, Sidney Redner)

$$P(x,\ N\ +\ 1)\ =\ pP(x\ -\ 1, N)\ +\ q(x\ +\ 1, N)$$

این معادله نشان می دهد که احتمال اینکه ولگرد ما در زمان N+1 در مکان x باشد، برابر است با مجموع حاصل ضرب احتمال راست رفتن (p) در احتمال اینکه ولگرد در زمان N در x-1 باشد با حاصل ضرب احتمال چپ رفتن (q) در احتمال اینکه ولگرد در زمان N در x+1 باشد. از آنجایي که هر دو کمیت ما گسسته است، می توانیم از بسط فوریه استفاده کنیم:

تابع تبدیل برابر خواهد شد با:

$$P(k,\ z)\ =\ \sum_{N=0}^{\infty} Z^{N} \sum_{-\infty}^{\infty} e^{ikx}P(x, N)$$

جایگذاری می کنیم:

$$\sum_{N=0}^{\infty}\sum_{-\infty}^{\infty} Z^{N+1}e^{ikx}[P(x,\ N\ +\ 1)\ =\ pP(x\ -\ 1, N)\ +\ q(x\ +\ 1, N)]$$

سمت چپ معادله همان بسط فوریه است که در یک ضریب z ضرب شده و سمت راست معادله را می توانیم جملات دارای x-1 و x+1 را به $e^{\pm ik}$ در بسط فوریه تبدیل کنیم و بنویسیم:

$$p(k,\ z)\ -\ \sum_{N=-\infty}^{0} P(x,\ N\ =\ 0)\ =\ z(pe^{ik}\ +\ qe^{-ik})P(k,\ z)\ =\ zu(k)P(k,\ z)$$

که $u(k)\ =\ pe^{ik}\ +\ qe^{-ik}$. در نتیجه

$$P(k,\ z)\ =\ \frac{1}{1-zu(k)}$$

وقتی که $P(k,\ z)$ را بر حسب z بسط تیلور می دهیم، تابع عکس آن به سادگی $P(k, N)\ =\ u(k^{N})$ است. سپس طبق تبدیل فوریه داریم:

$$P(x,\ N)\ =\ \frac{1}{2\pi}\oint e^{-ikx}u(k^{N})\ dk$$

می توانیم طبق بسط دو جمله ای بنویسیم $u(k^N) = (pe^{ik} + qe^{-ik})^N$. بعد از جایگذاری در انتگرال بالا خواهیم داشت:

$$P(x,\ N) = \frac{N!}{(\frac{N+x}{2})!(\frac{N-x}{2})!}P^{\frac{N+x}{2}}q^{\frac{N-x}{2}}$$

می بینیم که به رابطه معروف برای توزیع دو جمله ای[12] رسیدیم. در نهایت اگر از تقریب استرلینگ استفاده کنیم در زمان های طولانی خواهیم داشت:

$$P(x,\ N) \to \frac{1}{\sqrt{2\pi Npq}}e^{-(x-Np)^2/2Npq}$$

این معادله، معادله تابع توزیع گوسی با میانگین Np و واریانس Npq است. در نتیجه تابع توزیع برای اولین زمان ملاقات در یک گراف یک بعدی گسسته، تابع توزیع گوسی است.

[12] Binomial Distribution

منابع

1. Lieberman, Erez; Hauert, Christoph; Nowak, Martin A. (2005). *Evolutionary dynamics on graphs. , 433(7023), 312–316.* doi:10.1038/nature03204
2. Hossein Nemati, Mohammad Reza Ejtehadi, Kamran Kaveh. (2023). Counterintuitive properties of fixation probability and fixation time in population structures with spatially periodic resource distribution. https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2023.111436 .
3. M.A Stephens. (1963). Random Walks on a Circle. https://doi.org/10.2307/2333907 .
4. A guide to first passage time, Sidney Redner, chapter one