Selektions-Mutations-Modelle

Claudia Großmann

January 16, 2012

Inhaltsverzeichnis

Ziele des Vortrags

Ziele

Analyse von Selektions-Mutations-Modellen auf Grenzverhalten und Stabilität

Grenzverhalten und Stabilität

Bisher:

- Lyapunov-Funktionen
- Shahshahani-Gradienten

Vorgehensweise

Diskretes und Kontinuierliches Selektions-Mutations-Modell

- Sonderfall
  - Keine Selektion
  - Herrschaftsfreie Selektion
- Existiert ein Gradient für allgemeine Mutationsrate?
  - Mutationsmatrix ist Shahshahani-Gradient
  - Mutationsmatrix ist **kein** Shahshahani-Gradient

Selektion und Mutation

Selektion

Unter Selektion versteht man eine **natürliche Auslese**, bei welcher bestimmte Individuen einer Population durch den Umweltfaktor **Fitness** in ihrer Entwicklung und Fortpflanzung eingeschränkt, andere Individuen jedoch gefördert werden. Sie entsteht aus der Wechselbeziehung zwischen Lebewesen und ihrer Umwelt.

Mutation

Unter Mutation versteht man eine **dauerhafte** Änderung der Erbsubstanz.

Selektions-Mutations-Modelle

Annahmen:

- **Gen**: Ort mit n Alleen $A_1 \dots A_n$ in einer Population mit
  diskreten Generationen

- Relative Häufigkeiten der Allele zur Zeit der Paarung: $x_1, \dots, x_n$

- Zufällige Paarung: Relative Häufigkeit neuer Genpaare (A_i, A_j)
  beschrieben durch $x_i x_j$

- Natürliche Selektion: Nur Anteil $w_{ij} x_i x_j$ (w_{ij} : Fitnessparameter)
  erreicht das Erwachsenenalter $(w_{ij} = w_{ji} \geq 0)$

$$\rightarrow \quad A_j \propto \sum_k w_{jk} x_j x_k \; = \; x_j (W\mathbf{x})_j$$

Selektions-Mutations-Modelle

Weitere Annahme:

- Mutationsrate ϵ_{ij} vom Allel A_j zum Allel A_i mit

$$\epsilon_{ij} \geq 0 \qquad \text{und} \qquad \sum_{i=1}^{n} \epsilon_{ij} = 1, \quad \forall j = 1, \dots, n \tag{1}$$

$\rightarrow$ Für die Häufigkeit x_i' der Gene A_i im Genpool der neuen Generation gilt: $x_i' \propto \sum_j \epsilon_{ij} x_j (W\mathbf{x})_j$

Normierung liefert

$$x_i' = \frac{1}{\overline{w}(\mathbf{x})} \sum_{j=1}^{n} \epsilon_{ij} x_j (W\mathbf{x})_j,$$

mit der durchschnittlichen Fitness der Gesamtpopulation $\overline{w}(\mathbf{x}) = \mathbf{x}^T W \mathbf{x}$.

Diskrete Zeit-Selektions-Mutations-Gleichung

$$x_i' = \frac{1}{\overline{w}(\mathbf{x})} \sum_{j=1}^{n} \epsilon_{ij} x_j (W\mathbf{x})_j, \tag{2}$$

mit $w_{ii} > 0 \;\; \forall i$ so, dass $\overline{w}(\mathbf{x}) > 0 \;\; \forall \mathbf{x} \in S_n$.

Ersetzen von $x_i' - x_i$ durch $\dot{x}_i$ liefert

$$\dot{x}_i = \frac{1}{\overline{w}(\mathbf{x})} \sum_{j,k} \epsilon_{ij} x_j w_{jk} x_k - x_i. \tag{3}$$

Idee: Anpassung an die Natur!

Selektions-Mutations-Modelle

Annahme: Populationen mit *überlappenden* Generationen

$\rightarrow$ **Besser**: Selektion durch Malthusian-Fitnessparameter

$m_{ij} = b_{ij} - d_{ij}$

b_{ij}: Geburtenrate, d_{ij}: Sterberate von (A_i, A_j) Individuen

- Mutationseffekte i.A. sehr klein $\rightarrow$ Lineare Änderung der Genhäufigkeit
- Kleines Zeitintervall: Δt

$\rightarrow$ Simultaner Prozess von Mutation und Selektion: $(\Delta t)^2$

$\rightarrow$ Unabhängigkeit von Mutation und Selektion

Kontinuierliche Zeit-Selektions-Mutations-Gleichung

$$\dot{x}_i = \underbrace{\left[(M\mathbf{x})_i - \mathbf{x}^T M\mathbf{x}\right]}_{\text{Selektionsterm}} + \underbrace{\sum_{j=1}^{n}(\epsilon_{ij}x_j - \epsilon_{ji}x_i)}_{\text{Mutationsterm}} \qquad (4)$$

Mutation und additive Selektion

Frage: Was passiert bei ausbleibender Selektion?
(dh: $w_{ij}, m_{ij} = \text{const } \forall i, j$)

Gleichung (2) wird zu:

Diskrete Zeit-Mutations-Gleichung

$$x'_i = \sum_{j=1}^{n} \epsilon_{ij} x_j \tag{5}$$

Gleichung (3) wird zu:

Kontinuierliche Zeit-Mutations-Gleichung

$$\dot{x}_i = \sum_{j=1}^{n} (\epsilon_{ij} x_j - x_i) \tag{6}$$

Mutation und additive Selektion

Primitive Matrix

Sei **A** eine quadratische, nicht-negative Matrix. Existieren $m, k \in \mathbb{N}$ so, dass

$$\mathbf{A}^m \text{ ist positiv}, \quad \forall m > k$$

so nennt man **A** *Primitive Matrix*.

Theorem 1

Ist die Mutationsmatrix (ϵ_{ij}) primitiv, dann hat die Mutationsgleichung (5),

$$x_i' = \sum_{j=1}^{n} \epsilon_{ij} x_j,$$

einen stationären Punkt **p**, **p** $\in$ int S_n. Dieser Punkt ist global stabil.

Anwendung: Herrschaftsfreie Selektion

Herrschaftsfreie Selektion

Jetzt:

- Selektion multiplikativ: $w_{ij} = w_i w_j^T$
- Malthusian-Parameter additiv: $m_{ij} = m_i + m_j$

Vereinfachung der Gleichungen (2),(3) und (4) liefert

$$\overline{w} x_i' = \sum_{j=1}^{n} \epsilon_{ij} w_j x_j$$

$$\overline{w} \dot{x}_i = \sum_{j=1}^{n} \epsilon_{ij} w_j x_j - x_i \overline{w}$$

$$\dot{x}_i = x_i(m_i - \overline{m}) + \sum_{j=1}^{n} \epsilon_{ij} x_j - x_i$$

mit $\overline{w} = \sum_{i=1}^{n} x_i w_i$ und $\overline{m} = \sum_{i=1}^{n} x_i m_i$

Beispiel

Vereinfachung von Gleichung (3)

(2) und (4) ähnlich

Herrschaftsfreie Selektion: $\mathsf{w}_{ij} = w_i w_j^T$

$\rightarrow$ W ist eine Matrix mit Rang 1

Es gilt:

$$\overline{w}(\mathbf{x}) = \mathbf{x}^T W \mathbf{x} = \mathbf{x}^T (\mathbf{w}\mathbf{w}^T \mathbf{x}) = (\mathbf{x}^T \mathbf{w})(\mathbf{w}^T \mathbf{x}) = |\mathbf{x}^T \mathbf{w}|^2$$

Definiere: $\tilde{w}(\mathbf{x}) = (\mathbf{x}^T \mathbf{w})$

$$\Rightarrow \quad 1. \quad x_j (W\mathbf{x})_j = w_j x_j \tilde{w}(\mathbf{x})$$

$$2. \quad \tilde{w}(\mathbf{x})^2 = \overline{w}(\mathbf{x})$$

Einsetzen in Gleichung (3) liefert:

$$\dot{x}_i = \frac{1}{\overline{w}(\mathbf{x})} \sum_{j,k} \epsilon_{ij} x_j w_{jk} x_j - x_i$$
$$= \frac{1}{\tilde{w}(\mathbf{x})^2} \sum_{j,k} \epsilon_{ij} w_j x_j \tilde{w}(\mathbf{x}) - x_i$$

$$\tilde{w}(\mathbf{x}) \dot{x}_i = \sum_j \epsilon_{ij} w_j x_j - x_i \tilde{w}(\mathbf{x})$$

Spezielle Mutationsrate

Frage: Gibt es eine Lyapunov-Funktion für das Selektions-Mutations-Modell?

Es gibt keinen Gradienten für die allgemeine Mutationsrate ϵ_{ij}.

$\rightarrow$ Arbeiten mit Shahshahani-Gradienten als Mutationsmatrizen

Bringe Gleichung (6) in die Form:

$$\underbrace{\dot{x}_i = x_i(f_i(\mathbf{x}) - \overline{f})}_{\text{Replikatorgleichung}} \tag{7}$$

mit $f_i(\mathbf{x}) = \sum_{j=1}^{n} \epsilon_{ij} \frac{x_j}{x_i}$ und $\overline{f} = 1$

Spezielle Mutationsrate

Theorem 2

Sei $\dot{x}_i = f_i(\mathbf{x}) = \frac{\partial V}{\partial x_i}$ ein Euklidisches Gradienten-Vektorfeld in $\mathbb{R}^n$. Dann ist die entsprechende Replikatorgleichung

$$\dot{x}_i = \hat{f}_i(\mathbf{x}) = x_i(f_i(\mathbf{x}) - \overline{f}(\mathbf{x}))$$

ein Shahshahani-Gradient in S_n mit der gleichen Potential-Funktion V.

Für Euklidischen Gradienten $\mathbf{f(x)} = \mathrm{grad}V(\mathbf{x})$ gilt Integrabilitätsbedingung

$$\frac{\partial f_i}{\partial x_j} = \frac{\partial f_j}{\partial x_i}$$

Für $f_i(\mathbf{x}) = \sum_{j=1}^{n} \epsilon_{ij} \frac{x_j}{x_i}$ gilt $\frac{\partial f_i}{\partial x_j} = \frac{\epsilon_{ij}}{x_i}, \quad i \neq j$

$\rightarrow$ Erfüllt Integrabilitätsbedingung

$\Rightarrow$ Shahshahani-Gradient

Shahshahani-Gradient

Theorem 3

Für ein Vektorfeld $\hat{\mathbf{f}}$, das definiert ist wie in Theorem 2 in einer Umgebung U in S_n, sind folgende Aussagen äquivalent.

a) $\hat{\mathbf{f}}$ ist ein Shahshahani-Gradient in S_n

b) Es existieren Funktionen $V, G : U \mapsto \mathbb{R}$ so, dass in S_n gilt:

$$f_i(\mathbf{x}) = \frac{\partial V}{\partial x_i} + G(\mathbf{x})$$

c) [...]

d) In S_n gilt $\forall i, j, k$:

$$\frac{\partial f_i}{\partial x_j} + \frac{\partial f_j}{\partial x_k} + \frac{\partial f_k}{\partial x_i} = \frac{\partial f_i}{\partial x_k} + \frac{\partial f_k}{\partial x_j} + \frac{\partial f_j}{\partial x_i}$$

Eine Funktion V für die (b) gilt ist ein Shahshahani-Potential für $\hat{\mathbf{f}}$.

Spezielle Mutationsrate

Dreiecks-Integrabilitäts-Bedingung

$$\frac{\partial f_i}{\partial x_j} + \frac{\partial f_j}{\partial x_k} + \frac{\partial f_k}{\partial x_i} = \frac{\partial f_i}{\partial x_k} + \frac{\partial f_k}{\partial x_j} + \frac{\partial f_j}{\partial x_i}, \quad \forall\ i, j, k$$

Hier:

$$\frac{\epsilon_{ij}}{x_i} + \frac{\epsilon_{jk}}{x_j} + \frac{\epsilon_{ki}}{x_k} = \frac{\epsilon_{ik}}{x_i} + \frac{\epsilon_{kj}}{x_k} + \frac{\epsilon_{ji}}{x_j}, \quad \forall\ \mathbf{x}\ \in \mathrm{int} S_n$$

Für $x_i \to 0$ folgt $\epsilon_{ij} = \epsilon_{ik}, \quad \forall j \neq i \neq k$.

Fazit: Spezielle Mutationsrate

Die Mutationsrate hängt **nur** vom Ziel-Gen ab!

Schreibweise:

$$\epsilon_{ij} = \epsilon_i, \quad i \neq j \tag{8}$$

Spezielle Mutationsrate

Gleichung (1),

$$\sum_{i=1}^{n} \epsilon_{ij} = 1, \quad \forall j = 1, \ldots, n,$$

impliziert

$$\epsilon_{ii} = 1 + \epsilon_i - \epsilon, \quad \text{mit } \epsilon = \epsilon_1 + \ldots + \epsilon_n.$$

Vorgehen: Prüfe, ob Gleichung (3)+(4) unter dieser Vorraussetzung Shahshahani-Gradienten darstellen.

$\rightarrow$ Behandeln für Gleichung (3), Gleichung (4) ähnlich!

Spezielle Mutationsrate

Einsetzen von $\epsilon_{ij} = \epsilon_i$ in Gleichung (3):

$$
\begin{aligned}
\overline{w}(\mathbf{x})\dot{x}_i &= \sum_{j=1}^{n} \epsilon_{ij} x_j (W\mathbf{x})_j - x_i \overline{w}(\mathbf{x}) \\
&= \sum_{\substack{j=1 \\ j\neq i}}^{n} \epsilon_i x_j (W\mathbf{x})_j + (1 + \epsilon_i - \epsilon) x_i (W\mathbf{x})_i - x_i \overline{w}(\mathbf{x}) \\
&= \epsilon_i \sum_{\substack{j=1 \\ j\neq i}}^{n} x_j (W\mathbf{x})_j + x_i \left[(W\mathbf{x})_i - \overline{w}(\mathbf{x}) \right] + (\epsilon_i - \epsilon) x_i (W\mathbf{x})_i \\
&= \epsilon_i (\overline{w}(\mathbf{x}) - x_i (W\mathbf{x})_i) + x_i \left[(W\mathbf{x})_i - \overline{w}(\mathbf{x}) \right] + \epsilon_i x_i (W\mathbf{x})_i
\end{aligned}
$$

$$
\overline{w}(\mathbf{x})\dot{x}_i = x_i \left[(W\mathbf{x})_i - \overline{w}(\mathbf{x}) \right] + \epsilon_i \overline{w}(\mathbf{x}) - \epsilon x_i (W\mathbf{x})_i \tag{9}
$$

Spezielle Mutationsrate

Umformung von Gleichung (9)

$$
\begin{aligned}
\overline{w}(\mathsf{x})\dot{x}_i &= x_i\left[(1-\epsilon)(W\mathsf{x})_i - \overline{w}(\mathsf{x})\right] + \epsilon_i\overline{w}(\mathsf{x}) \\
\dot{x}_i &= x_i\left[(1-\epsilon)\frac{(W\mathsf{x})_i}{\overline{w}(\mathsf{x})} - 1\right] + \epsilon_i \\
&\underbrace{\dot{x}_i = x_i\left[(1-\epsilon)\frac{(W\mathsf{x})_i}{\overline{w}(\mathsf{x})} + \frac{\epsilon_i}{x_i} - 1\right]}_{\text{Replikator-Gleichung}}
\end{aligned}
$$

Spezielle Mutationsrate

Replikator-Gleichung in der Form von Gleichung (7),

$$\dot{x}_i = x_i(f_i(\mathbf{x}) - \overline{f})$$

mit

$$f_i(\mathbf{x}) = (1-\epsilon)\frac{(W\mathbf{x})_i}{\overline{w}(\mathbf{x})} + \frac{\epsilon_i}{x_i} \qquad \text{und} \qquad \overline{f} = 1$$

$\rightarrow$ Erfüllt Integrabilitätsbedingung

$\Rightarrow$ Gleichung (3) ist Shahshahani-Gradient!

Spezielle Mutationsrate

Shahshahani-Gradient $\Rightarrow$ Potential

Potential:

$$V(\mathbf{x}) = \frac{1-\epsilon}{2} \log \overline{w}(\mathbf{x}) + \sum_{i=1}^{n} \epsilon_i \log(x_i)$$

Besser:

$$W(\mathbf{x}) = \overline{w}(\mathbf{x})^{1-\epsilon} \prod_{i=1}^{n} x_i^{2\epsilon_i}$$

Für $\epsilon = 0 \quad \rightarrow \quad W(\mathbf{x}) = \overline{w}(\mathbf{x})$

Grenzmuster für Selektions-Mutations-Modelle

Frage: Was passiert, wenn die Mutationsrate <u>nicht</u> die spezielle Form von Gleichung (8) hat?

$\rightarrow$ Selektions-Mutations-Gleichungen sind keine Shahshahani-Gradienten

Frage: Gibt es Grenzmuster für Gleichung (4), der Kontinuierlichen Zeit-Selektions-Mutations-Gleichung?

Theorem 4

Betrachte Gleichung der Form

$$\dot{x}_i = x_i((M(\mathbf{x}))_i - \mathbf{x}^T M\mathbf{x}) + \hat{f}_i(\mathbf{x}) \tag{10}$$

wobei $\hat{f}(\mathbf{x})$ ein Vektorfeld in $\mathbf{S}_n$ ist, das wir in der Replikatorform von Gleichung (7)

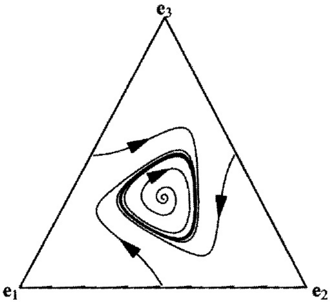
$$\dot{x}_i = x_i(f_i(\mathbf{x}) - \overline{f})$$

schreiben können.
Ist $\hat{f}(\mathbf{x})$ kein Shahshahani-Gradient, dann existiert eine symmetrische Matrix M so, dass Gleichung (10) **Periodische Orbits** hat!

Beispiel:

Gleichung (4) für $n = 3$ Allelen

- $\epsilon_{ij} = \epsilon_{j-i}$ mit i mod n
- $\dot{x}_i = sx_i(x_i - Q(\mathbf{x})) + \sum \epsilon_{j-i}x_j - x_i$
  mit $Q(\mathbf{x}) = \sum_{i=1}^{n} x_i^2$



Für $s > \frac{9}{2}(\epsilon_1 + \epsilon_2)$

$\rightarrow$ stable limit cycles

Fazit

- Es gibt keinen Gradienten für allgemeine Mutationsrate.
- Selektions-Mutations-Modelle sind Shahshahani-Gradienten für spezielle Mutationsrate.
- Für Selektions-Mutations-Modell können periodische Orbits auftreten.

Vielen Dank für die Aufmerksamkeit

- Josef Hofbauer and Karl Sigmund: Evolutionary Games and Population Dynamics, Cambridge, Kapitel 18-20
- Ulrich Mueller, Bernhard Nauck und Andreas Diekmann: Handbuch der Demographie: Modelle und Methoden, Berlin, S.99