Geburtenratenselektion

Laura Kursatz

17.01.2012

Literatur: Hofbauer J., Sigmund K. (1998). *Evolutionary Games and Population Dynamics*. Cambridge University Press: Cambridge

Inhaltsverzeichnis

Die klassische Selektionsgleichung

$$\dot{x}_i = x_i \left(\sum_j m_{ij} x_j - \sum_{r,s} m_{rs} x_r x_s \right) ,$$

die auf dem Hardy-Weinberg-Gleichgewicht basiert, ist nur unter bestimmten Bedingungen haltbar.

Annahmen:

1. Paarungen sind zufällig, also gleich wahrscheinlich und gleich erfolgreich
2. Selektion nach unterschiedlicher Überlebensdauer der Genotypen

ABER: natürliche Selektion funktioniert komplizierter

Neue Vorrausetzungen:

Betrachtet werden

- ein Ort mit n Allelen $A_1, \ldots, A_n$.
- ein Lebenszyklus von der Zygote zum Erwachsenen.
- nicht-zufällige Paarung mit unterschiedlichen Geburtenraten.
- Produktion der nächsten Zygotengeneration.

Bezeichnungen:

- Häufigkeit von A_iA_i im Zygotenstadium: $\mathbf{x_{ii}}$
- Häufigkeit von A_iA_j im Zygotenstadium: $\mathbf{2x_{ij}}$
- Häufigkeit des Allels A_i: $\mathbf{x_i} = \sum_{\mathbf{j=1}}^{\mathbf{n}} \mathbf{x_{ij}}$

Bezeichnungen:

- Wahrscheinlichkeit einer Paarung von A_iA_j Mann mit A_rA_s Frau multipliziert mit der Zahl der Kinder jedes Paares: $\mathbf{h}(\mathbf{ij}, \mathbf{rs})$
- Wahrscheinlichkeit, dass ein A_iA_j Mann bis zum geschlechtsreifen Alter überlebt: $\mathbf{m}(\mathbf{ij})$
- Wahrscheinlichkeit, dass eine A_iA_j Frau bis zum geschlechtsreifen Alter überlebt: $\mathbf{f}(\mathbf{ij})$

Geburtenratengleichung

Herleitung:

A_iA_j Zygote aus $A_iA_r \times A_jA_s$ oder $A_jA_s \times A_iA_r$ Paarung

Häufigkeit des Genotyps A_iA_j in der nächsten Zygotengeneration:

$$x'_{ij} = \bar{F}^{-1} \sum_{r,s=1}^{n} \underbrace{\frac{1}{2}[\underbrace{h(ir,js)m(ir)f(js)}_{:=F(ir,js)} + \underbrace{h(js,ir)m(js)f(ir)}_{:=F(js,ir)}]}_{:=f(ir,js)} x_{ir}x_{js}$$

Also:

$$x'_{ij} = \bar{F}^{-1} \sum_{r,s=1}^{n} f(ir,js)x_{ir}x_{js}$$

Der Normalisierungsfaktor

$\bar{F} = \sum_{i,j,k,l} f(ij,kl) x_{ij} x_{kl}$

beschreibt die durchschnittliche Geburtenrate der Population.

Ersetzt man $x_i' - x_i$ durch $\dot{x}_i$ und mulitipliziert mit $\bar{F}$ erhält man die zeitkontinuierliche Geburtenratengleichung:

$$\dot{x}_{ij} = \sum_{r,s=1}^{n} f(ir,js) x_{ir} x_{js} - x_{ij} \bar{F}$$

Spezialfall: Zwei Allele

Bezeichnungen:

- Häufigkeit von A_1A_1: $x_{11} = x$
- Häufigkeit von A_1A_2: $x_{12} = y$
- Häufigkeit von A_2A_2: $x_{22} = z$

Dabei gilt: $x + y + z = 1$.

kontinuierliche Geburtenratengleichung transformiert zu:

$$\begin{aligned}
\dot{x} &= f_{11}x^2 + f_{12}xy + \frac{1}{4}f_{22}y^2 - x\bar{F} \\
\dot{y} &= \frac{1}{2}f_{22}y^2 + f_{12}xy + f_{23}yz + 2f_{13}xz - y\bar{F} \\
\dot{z} &= f_{33}z^2 + f_{32}yz + \frac{1}{4}f_{22}y^2 - z\bar{F}
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\dot{x} &= f_{11}x^2 + f_{12}xy + \frac{1}{4}f_{22}y^2 - x\bar{F} \\
\dot{y} &= \frac{1}{2}f_{22}y^2 + f_{12}xy + f_{23}yz + 2f_{13}xz - y\bar{F} \\
\dot{z} &= f_{33}z^2 + f_{32}yz + \frac{1}{4}f_{22}y^2 - z\bar{F}
\end{aligned}$$

mit symmetrischen Koeffizienten

$$f_{ij} = \tfrac{1}{2}(F_{ij} + F_{ji})$$

und

$$\bar{F}(x, y, z) = f_{11}x^2 + 2f_{12}xy + f_{22}y^2 + 2f_{13}xz + 2f_{23}yz + f_{33}z^2$$

Wegen $x + y + z = 1$ ist dies ein zwei-dimensionales dynamisches System.

Wähle $u = \dfrac{x}{y}$ und $v = \dfrac{z}{y}$

Es ergibt sich dann:

$$
\begin{aligned}
\dot{u} &= (f_{11} - f_{12})u^2 + (f_{12} - \frac{1}{2}f_{22})u + \frac{1}{4}f_{22} - f_{32}uv - 2f_{13}u^2v \\
\dot{v} &= (f_{33} - f_{32})v^2 + (f_{32} - \frac{1}{2}f_{22})v + \frac{1}{4}f_{22} - f_{12}uv + 2f_{13}uv^2
\end{aligned}
$$

Die Diagonaleinträge der Jacobimatrix

$$\begin{aligned}\frac{\partial \dot{u}}{\partial v} &= -f_{32}u - 2f_{13}u^2 \\ \frac{\partial \dot{v}}{\partial u} &= -f_{12}v - 2f_{13}v^2\end{aligned}$$

sind negativ auf dem ganzen Zustandsraum $\mathrm{int}\mathbb{R}^2_+$.

$\Rightarrow$ periodische Orbits sind ausgeschlossen

$$\begin{aligned}\dot{u} &= (f_{11} - f_{12})u^2 + (f_{12} - \frac{1}{2}f_{22})u + \frac{1}{4}f_{22} - f_{32}uv - 2f_{13}u^2v \\ \dot{v} &= (f_{33} - f_{32})v^2 + (f_{32} - \frac{1}{2}f_{22})v + \frac{1}{4}f_{22} - f_{12}uv + 2f_{13}uv^2\end{aligned}$$

ist sogar ein Gradienten-System.

Wir schreiben:

$$\begin{aligned}\dot{u} &= a(u) - vb(u) \\ \dot{v} &= c(v) - ud(v)\end{aligned}$$

mit $b(u), d(v) > 0$ für $u, v > 0$.

Definiere eine Riemannsche Metrik auf $\mathrm{int}\mathbb{R}^2_+$ durch:

$$\langle(\xi_1,\eta_1),(\xi_2,\eta_2)\rangle_{(u,v)} = \frac{1}{b(u)}\xi_1\xi_2 + \frac{1}{d(v)}\eta_1\eta_2$$

Dann gilt:

$$\begin{aligned}
\langle(\dot{u},\dot{v}),(\xi,\eta)\rangle_{(u,v)} &= \left(\frac{a(u)}{b(u)} - v\right)\xi + \left(\frac{c(v)}{d(v)} - u\right)\eta \\
&= \frac{\partial V}{\partial u}\xi + \frac{\partial V}{\partial v}\eta
\end{aligned}$$

mit

$$V(u,v) = \int \frac{a(u)}{b(u)}du - uv + \int \frac{c(v)}{d(v)}dv$$

Spezialfall: Multiplikative Geburtenrate

Annahme:
Sei $F(ij, kl) = m_{ij} f_{kl}$.

$$\begin{aligned} M(i) &= \sum_{j=1}^{n} m_{ij} x_{ij} \\ F(i) &= \sum_{j=1}^{n} f_{ij} x_{ij} \end{aligned}$$

bezeichnen die durchschnittliche Geburtenrate des Allels A_i in der männlichen bzw. weiblichen Population.

Die beiden Geburtenratengleichungen heißen nun:

$$
\begin{aligned}
x'_{ij} &= \frac{M(i)F(j) + M(j)F(i)}{2\bar{F}} \\
\dot{x}_{ij} &= \frac{1}{2}[M(i)F(j) + M(j)F(i)] - x_{ij}\bar{F}
\end{aligned}
$$

mit

$$\bar{F} = \sum_{i,j=1}^{n} M(i)F(j) = MF$$

wobei

$$M = \sum_{i=1}^{n} M(i) \quad \text{und} \quad F = \sum_{i=1}^{n} F(i)$$

Geschlechtsunabhängige multiplikative Geburtenrate

Vereinfachung: Geschlechtsunabhängigkeit

Annahme:
$m_{ij} = f_{ij}$

Daraus folgt: $M(i) = F(i)$ und somit $M = F$.

Die „neuen“ Geburtenratengleichungen reduzieren sich zu:

$$\begin{aligned} x'_{ij} &= M^{-2} M(i) M(j) \\ \dot{x}_{ij} &= M(i) M(j) - x_{ij} M^2 \end{aligned}$$

Geschlechtsunabhängige multiplikative Geburtenrate

Die Genverteilung $x_i = \sum_{j=1}^{n} x_{ij}$ erfüllt sogar folgende Gleichung:

$$x_i' = \sum_{j=1}^{n} x_{ij}' = \frac{M(i)}{M} \sum_{j=1}^{n} \frac{M(j)}{M} = \frac{M(i)}{M},$$

so dass

$$x_{ij}' = x_i' x_j' \quad gilt.$$

Wenn Hardy-Weinberg gilt, vereinfacht sich obige Gleichung zu:

$$x_i' = x_i \frac{\sum m_{ij} x_j}{\sum m_{kl} x_k x_l}.$$

Dynamik der Geburtenratengleichung:

- Population erreicht Hardy-Weinberg-Zustand $x'_{ij} = x'_i x'_j$ nach einer Generation.
- Die Population folgt der klassischen Selektionsgleichung $x'_i = x_i \frac{\sum_j w_{ij} x_i}{\sum_{r,s} w_{rs} x_r x_s}$ mit selektivem Parameter $w_{ij} = m_{ij}$.
- Die durchschnittliche Fitness $M = \sum m_{ij} x_{ij}$ wächst nach dem ersten Schritt monoton an.

Spezialfall: Additive Geburtenrate

Annahme:
$F(ij, kl) = m_{ij} + f_{kl}$

Vereinfachung:

Ein Geschlecht hat keinen Einfluss auf die Geburtenrate.

Dann gilt:

$$f(ij, kl) = F_{ij} + F_{kl}$$

mit

$$F_{ij} = \frac{m_{ij} + f_{ij}}{2}$$

Also:

$$
\begin{aligned}
\dot{x}_{ij} &= \sum_{r,s=1}^{n} f(ir,js)x_{ir}x_{js} - x_{ij}\bar{F} \\
\rightarrow \dot{x}_{ij} &= \sum_{r,s=1}^{n} (F_{ir} + F_{js})x_{ir}x_{js} - x_{ij}\bar{F} \\
\rightarrow \dot{x}_{ij} &= x_i F(j) + x_j F(i) - x_{ij}\bar{F}
\end{aligned}
$$

Hierbei ist:

- x_i wieder die Häufigkeit des Allels A_i.
- $F(i) = \sum_{k=1}^{n} F_{ik}x_{ik}$ die durchschn. Geburtenrate der Population.
- $\bar{F} = 2F = 2\sum_{i=1}^{n} F(i) = 2\sum_{i,j=1}^{n} F_{ij}x_{ij}$ die gemittelte Geburtenrate der Bevölkerung.

Wir erhalten somit:

$$\dot{x}_i = F(i) - x_i F$$

Dann:

$$\begin{aligned}\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}(x_{ij} - x_i x_j) &= x_i F(j) + x_j F(i) - 2x_{ij} F - x_j F(i) \\ &\quad + x_i x_j F - x_i F(j) + x_i x_j F \\ &= -(x_{ij} - x_i x_j) 2F\end{aligned}$$

Da $F > 0$, konvergiert $(x_{ij} - x_i x_j)$ gegen 0 und für $t \to +\infty$ gilt die Hardy-Weinberg Relation: $x_{ij} = x_i x_j$.

Auf der Hardy-Weinberg-Mannigfaltigkeit erhalten wir:

$$\dot{x}_i = F(i) - x_i F = x_i \left(\sum_k F_{ik} x_k - \sum_{r,s} F_{rs} x_r x_s \right)$$

Dies entspricht der zeitkontinuierlichen Selektionsgleichung

$$\dot{x}_i = x_i \left(\sum_j m_{ij} x_j - \sum_{r,s} m_{rs} x_r x_s \right)$$

mit Selektionsparametern F_{ij}. Folglich wächst die durchschn. Geburtenrate $\bar{F}$ monoton an.

Modell der Geburten- und Sterberate

Biologisch sinnvollere Betrachtungsweise:

zeitkontinuierliches Modell „überlappender“ Generationen

Betrachte:

- Häufigkeit des Genotyps A_iA_j zum Zeitpunkt t: $x_{ij}(t)$.
- kleines Zeitintervall Δt.
- x_{ij} wächst durch die Geburten um $\sum_{r,s} f(ir, js) x_{ir} x_{js} \Delta t$.
- x_{ij} nimmt durch die Todesfälle um $d_{ij} x_{ij} \Delta t$ ab.

Dies führt zu folgender Gleichung

$$\dot{x}_{ij} = \sum_{r,s=1}^{n} f(ir, js) x_{ir} x_{js} - d_{ij} x_{ij} - x_{ij} \bar{F}$$

wobei

$$\bar{F} = \sum_{i,j,k,l} f(ij, kl) x_{ij} x_{kl} - \sum_{i,j} d_{ij} x_{ij}$$

sicherstellt, dass $\sum_{i,j} x_{ij} = 1$ gilt.

Vereinfachung: Additivität

Gelte nun:

$$f(ij,kl) = f_{ij} + f_{kl} \quad \text{und} \quad d_{ij} = d_i + d_j$$

Dann:

$$\dot{x}_i = x_i \left[\sum f_{ik} x_k - d_i + \bar{d} - \bar{f} \right]$$

mit

$$\bar{d} = \sum d_k x_k \quad \text{und} \quad \bar{f} = \sum f_{ij} x_i x_j$$

Diese Gleichung ist äquivalent zu $\dot{x}_i = x_i \left(\sum_j m_{ij} x_j - \sum_{r,s} m_{rs} x_r x_s \right)$

Dabei ist $m_{ij} = f_{ij} - d_i - d_j$ der Malthus-Parameter

Die Herleitung der Gleichung $\dot{x}_i = x_i \left(\sum_j m_{ij} x_j - \sum_{r,s} m_{rs} x_r x_s \right)$ basierte auf der Annahme des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts.

<u>ABER</u>: Annahme nicht immer gerechtfertigt

bessere Annäherung: mit Häufigkeiten von Genotypen beginnen und beweisen, dass Hardy-Weinberg gilt!

Diese Annäherung funktioniert, wenn:

1. Geburtenraten in additive Anteile jedes Genotyps ausgesplittet werden
2. die Gene A_i und A_j additiv zur Sterberate des Genotyps $A_i A_j$ beitragen

- klassische Selektionsgleichung nur unter Annahmen 1 und 2 gültig
- trotzdem unverzichtlicher Nutzen als zeitkontnuierliches Basismodell
- besonders weil für drei oder mehr Allele das dynamische Verhalten nicht bekannt ist

- Gleichung der Geburten- und Sterberate führt zu periodischen Orbits