

Modelovanje koevolucije dve vrste u mutualizmu – simpatrička specijacija

Simpatrička specijacija je kolektivni naziv za mehanizme nastanka novih vrsta koji podrazumevaju da su i roditeljska i vrste potomci sve vreme na istom geografskom području. U radu je konstruisan jednostavan model ovakve specijacije koji prati koevoluciju dve vrste. Karakterišu ga kvantitativna genetika, mutualističke i takmičarske interakcije među jedinkama i asortativno parenje. Za razliku od sličnih modela koji su poslužili kao inspiracija, naš model posmatra jedinke individualno, čime su obuhvaćeni elementi više različitih pristupa. Dinamika modela je proučavana kroz računarsku simulaciju, a dobijeni rezultati pokazuju da je simpatrička specijacija moguća sa uvedenim pretpostavkama. Detaljnim ispitivanjem određeni su uslovi pri kojima se specijacija dešava u slučaju mutualizma između dve životinjske, kao i između biljne i životinjske vrste.

Uvod

Teorija evolucije nudi objašnjenje za razvoj i adaptaciju vrsta. Međutim, razumevanje nastanka novih vrsta, odnosno specijacije, predstavlja jedan od ključnih problema u evolutivnoj biologiji. U prirodi se relativno često dešava da se zbog spoljnih faktora populacija podeli na više geografski izolovanih celina. Usled različitih ekoloških uslova u kojima te celine evoluiraju, vremenom počinju međusobno da se razlikuju po genetičkoj strukturi. Zbog ovoga može doći do reproduktivne izolacije, što znači da te populacije više neće moći da se ukrštaju. Kada do specijacije dođe na ovaj način, govorimo o alopatričkoj specijaciji. Za takvu specijaciju, odnosno za stvaranje novih vrsta od populacije koja se geografski podelila, danas postoje empirijski dokazi (Rice i Hostert 1993). Međutim, osnovni problem je u tome što alopatrička specijacija ne daje objašnjenje za nastanak vrsta na izolovanim mestima. Jedan od primera ovakvih staništa su istočnoafrička jezera Viktorija i Malavi, gde je uočen veliki diverzitet riba vrste *Cichlid* za koje se veruje da potiču od iste roditeljske vrste (Allender *et al.* 2003). Potencijalno objašnjenje nastanka novih vrsta na istom geografskom području nudi simpatrička specijacija.

Ana Žegarac (1996), Beograd, Ljube Šercera 4, učenica 3. razreda Računarske gimnazije i 3. razreda SMŠ „Vatroslav Lisinski” u Beogradu

Dušan Drobnjak (1995), Beograd, Save Hadžića 20, učenik 4. razreda Matematičke gimnazije u Beogradu

MENTOR: Aleksandra Alorić, King’s College London

Proces nastanka novih vrsta se ispoljava kroz evoluciju, koja predstavlja praćenje promena populacije kroz neki vremenski period. Najmanji vremenski korak u tom procesu predstavlja prosečnu dužinu života jedinke i naziva se jedna generacija. Osnovni evolutivni mehanizam predstavlja prirodna selekcija, koja podrazumeva adaptaciju jedinke na uslove života. Pored ovoga, značajne su i mutacije. One predstavljaju promenu genetičkog materijala, što utiče na osobine jedinke. Iako su mutacije genotipa česte, na fenotipu se one retko ispoljavaju. U svakoj generaciji one jedinke koje su najadaptivnije, tj. imaju najveći fitness (naziv potiče od izraza *Survival of the fittest* koji se koristi za opisivanje mehanizma delovanja prirodne selekcije) će preživeti i imati veću šansu da prenesu svoje osobine na sledeću generaciju, odnosno da imaju svoje potomke. Biološki, on može da predstavlja sposobnost jedinke da obezbedi sebi hranu, bolje uslove života i slično.

Kao motivacija za naše istraživanje poslužio je rad (Bhattacharyay i Drossel 2005) koji se bavi koevolucijom dve vrste koje žive u simbiozi. To istraživanje, kao i slični modeli simpatričke specijacije koji su koristili kvantitativni prikaz gena (Doebeli 1996) isključivo su prikazivali populaciju kroz funkciju raspodele osobina jedinki i pretpostavljali idealne uslove kao što je njihov beskonačan broj. Drugačiji pristup imaju modeli zasnovani na individuama i oni za svaku jedinku prate gen koji je predstavljen kao niz diskretnih vrednosti (Brigatti *et al.* 2007; Luz-Burgoa *et al.* 2003). Za razliku od njih, mi smo hteli da ispitamo da li je moguće izbeći takve pretpostavke i napraviti model koevolucije dve vrste koji će pratiti individue i njihove međusobne interakcije, ali zadržati ideju kvantitativne genetike. Cilj rada je bio konstrukcija minimalnog modela, testiranje njegove stabilnosti i ispitivanje uslova pri kojima se specijacija dešava.

U odeljku „Model” opisane su osnovne pretpostavke našeg modela. U odeljku „Metod” opisana je tehnička realizacija nekih od bioloških procesa u modelu i način na koji su prikazani i obrađeni dobijeni rezultati. U rezultatima je prikazano za koje početne uslove dolazi do specijacije, dok se u analizi daju objašnjenja i razni testovi modela na stabilnost, kao i mogućnosti za dalji rad.

Model

Predloženi model se odnosi na dve vrste jedinki koje zajedno evoluiraju, uz pretpostavku da među njima ne postoje geografske barijere. S tim u vezi, svaka jedinka može da interaguje sa bilo kojom drugom. Za ovu interakciju fenotip, odnosno osobina koja se ispoljava, igra ključnu ulogu. On veoma retko zavisi samo od jednog gena, pa ga je teško modelovati gen po gen. Zbog toga smo u modelu primenili kvantitativnu genetiku, tj. osobina jedinke koja se ispoljava predstavljena je brojem koji zamenjuje sve njene gene. Taj broj predstavlja kvantitativni opis osobine i može se interpretirati kao na primer dužina stabljike biljke ili veličina kljuna ptice. Radi jednostavnosti je praćena samo jedna osobina koja se može smatrati delom fenotipa.

Kao što je pomenuto u uvodu, ovaj rad prati koevoluciju dve vrste koje žive u simbiozi od koje obe imaju korist (mutualizmu) po ugledu na (Bhat-

tacharyay i Drossel 2005). Radi jednostavnosti, model prati konstantan broj jedinki u obe vrste i ne razlikuje njihov pol. Međutim, nije moguće razmnožavanje između bilo koje dve jedinke iste vrste, već među njima mora postojati određena sličnost. Ovakvo, asortativno parenje, predstavlja izbirljivost pri parenju i igra značajnu ulogu u pojavljivanju simpatričke specijacije, jer sprečava protok gena između dve novonastale subpopulacije. U našem modelu asortativno parenje se koristi tako što postoji tačna granica u razlici osobina iznad koje jedinke neće moći da se reprodukuju. Ta granica je za sve jedinke i u svim generacijama ista. Pri traženju partnera jedinka će izabrati prvu čija se osobina nalazi u dozvoljenoj granici (Hilscher 2004).

Mutacije. Mutacija je predstavljena promenom vrednosti osobine jedinke. Obično je u prirodi ta promena relativno retka i jako mala, mada u retkim slučajevima može da bude i veoma drastična. Zbog toga je odlučeno da se nova vrednost osobine bira slučajno po funkciji gustine normalne raspodele centrirane oko trenutne osobine jedinke (Doebeli i Dieckmann 2000). Na taj način veća je verovatnoća da se osobina promeni za manju vrednost, dok je mala da se promeni za neku veću. Mutacije su bitne jer uvode osobine koje se ranije nisu pojavile i na taj način povećavaju genetičku varijabilnost. Njih možemo shvatiti još i kao slučajno traženje okolnih stanja populacije u odnosu na trenutno. U slučaju da to traženje bude uspešno, tj. da je povoljnije od prethodnog, sistem će preći u to stanje i nastaviti dalju pretragu do ravnotežnog položaja.

Prirodna selekcija. Za rangiranje jedinki pri prirodnoj selekciji korišćen je fitness. On je odlika svake jedinke i predstavlja sposobnost ostavljanja potomstva. Kako je u ovom modelu posmatrana koevolucija dve vrste povezane mutualizmom, konačna vrednost za fitness sastoji se iz dve komponente – saradnje i takmičenja za prirodne resurse. U modelu je uzeto da takmičenje predstavlja interakciju jedinki unutar vrste, a saradnja interakciju jedinki iz različitih vrsta.

Saradnja. Jedinke jedne vrste interaguju sa jedinkama druge vrste jer imaju mutualističku vezu. Primera radi, u mutualizmu žive biljke i njihovi oprašivači. U tom odnosu biljke imaju korist jer insekti raznose njihov genetički materijal, a insekti za uzvrat dobijaju hranu. Pošto se u obzir uzima samo jedna osobina, jedinki sa datom osobinom najviše odgovara jedinka sa odgovarajućom osobinom iz druge vrste. Na primer, velikim insektima će više odgovarati da oprašuju velike cvetove jer su preveliki da bi sleteli na male. Kako se osobine jedinki u obe vrste kreću u istom opsegu, odlučeno je da saradnja bude najveća kada one imaju istu vrednost. Što je veća razlika njihovih osobina, to su one manje kompatibilne i to manje doprinosi njihovom fitnessu. Funkcija koja odgovara ovoj situaciji je funkcija gustine normalne raspodele centrirana oko posmatrane osobine jedinke (Bhattacharyay i Drossel 2005). Formula za doprinos saradnje je sledeća:

$$d_{\text{sar}} = \sum_j \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma_{\text{sar}}}} \cdot e^{-\frac{(x-y_j)^2}{2\sigma_{\text{sar}}}}$$

Ovaj doprinos se odnosi na jedinku sa osobinom x , dok y_j predstavljaju osobine jedinki druge vrste sa kojima ta jedinka saraduje. Parametar σ_{sar} predstavlja standardnu devijaciju. Sabirak ove sume će imati maksimalnu vrednost koja iznosi $\frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma_{\text{sar}}}$ i dostiže se upravo kada se odgovarajuća vrednost osobine posmatranih jedinki poklapa.

Takmičenje. Jedinkama sa istom vrednošću osobine odgovara ista vrsta resursa, tako da dolazi do takmičenja među njima. Na primer, ako puno insekata iz nekog razloga preferira da oprašuje žute cvetove, doći će do uzajamne borbe među njima, što će negativno uticati na njihov fitness. Kao i u saradnji, i ovde je odlučeno da se za modelovanje koristi funkcija gustine normalne raspodele (Bhattacharyay i Drossel 2005; Doebeli i Dieckmann 2000). Takmičenje će više uticati na fitness jedinki ako one imaju slične osobine, pa je odlučeno da se njegov doprinos računa po sledećoj formuli:

$$d_{\text{tak}} = \sum_{j \neq i} \frac{r}{\sqrt{2\pi}\sigma_{\text{tak}}} \cdot \left(1 - e^{-\frac{(x-y_j)^2}{2\sigma_{\text{tak}}^2}} \right)$$

Ovo se odnosi na jedinku i sa osobinom x_i , dok brojevi x_j , $j \neq i$ predstavljaju osobine ostalih jedinki iste vrste. Na ovaj način je obezbeđeno da doprinos od takmičenja bude pozitivan broj, što će biti bitan detalj kasnije, prilikom skaliranja. Parametar σ_{tak} predstavlja standardnu devijaciju, dok je r parametar koji predstavlja odnos jačina takmičenja i saradnje. Sabirak date sume će imati minimalnu vrednost koja iznosi 0 kada dve posmatrane jedinke imaju istu vrednost za osobinu (tada je međusobna borba najjača). U suprotnom, teorijski maksimalnu vrednost jedan sabirak date sume će imati kada im razlika teži beskonačnosti i ona će iznositi $\frac{r}{\sqrt{2\pi}\sigma_{\text{tak}}}$.

Ukupna vrednost fitnessa jedinke će biti zbir doprinosa od takmičenja i saradnje, čime je u obzir uzeta njena interakcija sa svim ostalim jedinkama u sistemu.

Razmnožavanje. Razmnožavanje je realizovano po ugledu na osnovnu ideju prirodne selekcije. Određeni procenat jedinki sa najmanjim fitnessom će biti zamenjen sa isto toliko novih jedinki, jer je jedna od početnih pretpostavki da populacije imaju konstantan broj jedinki.

Životnje se razmnožavaju polno, dok se biljke pored polnog mogu razmnožavati i samooplodnjom. Ona podrazumeva prepisivanje gena roditelja na potomka i tada samo jedna jedinka učestvuje u stvaranju potomstva.

Za polno razmnožavanje se biraju dva roditelja, čiji će potomci zameniti p_p procenata jedinki sa najmanjim fitnessom. Barem jedan od roditelja će biti iz p_p procenata najuspešijih jedinki dok će drugi biti biran nasumično iz skupa koji ne uključuje one koje će biti zamenjene. Ako su vrednosti osobina izabranih jedinki dovoljno slične, desi se reprodukcija u kojoj nastane jedan potomak. Nasumično traženje para je jedna od stvari koja je zaslužna za nedeterminisanost modela, tako da on više nalikuje na realne situacije.

Vrednost osobine potomka je linearna kombinacija osobina roditelja sa koeficijentima koji su njihovi fitnessi. Konkretno, ako roditelji imaju osobine x_1 i x_2 i fitnesse f_1 i f_2 , redom, onda će vrednost osobine potomka (x_p) biti data kao:

$$x_p = \frac{f_1}{f_1 + f_2} \cdot x_1 + \frac{f_2}{f_1 + f_2} \cdot x_2$$

Na ovaj način je obezbeđeno da vrednost osobine potomka bude između vrednosti osobina roditelja zato što su fitnessi f_1 i f_2 nenegativni brojevi. Takođe, vrednost osobine potomka će biti bliža vrednosti osobine roditelja koji ima veći fitness.

Metod

Početni uslovi

Radi ispitivanja predloženog modela, napravljena je simulacija u MATLAB-u. Praćen je konstantan broj jedinki svake vrste, čije su osobine predstavljene realnim brojem iz intervala $[-1, 1]$. Obezbeđeno je da vrednost te osobine ne ispadne iz zadatog opsega zbog mutacija, razmnožavanja i sličnog. Početne populacije za obe vrste generisane su nasumično po normalnoj raspodeli sa standardnom devijacijom σ_{pop} centriranoj oko nule.

Ravnoteža

Radi predstavljanja stanja populacije kroz generacije pravljene su histogrami. Širina bina histograma i njegov položaj označavaju opseg osobina koji obuhvata, a njegova visina broj jedinki koje imaju osobine iz tog opsega. Za svaku generaciju praćene su i srednje vrednosti fitnessa na nivou populacije. Da bi one bile uporedive, skalirane su na interval $[0, 1]$. Ovo se postiže tako što se fitness za svaku jedinku podeli sa njegovom teorijski maksimalnom vrednošću, tj. $\frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma_{\text{sar}}} + \frac{r}{\sqrt{2\pi}\sigma_{\text{tak}}}$ (vidi prirodnu selekciju).

lekciju).

Sistem posle nekog broja generacija može da dođe do ravnotežnog stanja. To stanje treba da bude stabilna ravnoteža, što znači da ako sistem malo izvedemo iz ravnotežnog položaja, treba da postoji povratna sila koja ga vraća u isti. U našem modelu, takvu malu promenu predstavljaju mutacije, a prirodna selekcija nakon mutiranja deluje tako da sistem vraća u prethodno stanje, ukoliko je ono stabilno. Tada će srednja vrednost fitnessa biti konstantna, dok će i svi histogrami biti slični. Dakle, imajući ovo u vidu, za proglašenje ravnoteže u sistemu za svaku od vrsta moraju biti ispunjena 2 uslova:

1. srednja vrednost fitnessa u poslednjih 100 generacija mora da se ustalji (do na male fluktuacije uslovljene mutacijom) i
2. razlika između histograma poslednje generacije i svakog iz prethodnih 100 generacija mora biti manja od dozvoljenog praga.

Drugi uslov je ubačen kao dodatna provera za prvi, jer se može desiti da stabilne vrednosti usrednjenog fitnesa odgovaraju promenljivim distribucijama. Vrednosti pragova za oba uslova određeni su eksperimentalno i iznose 0.02 za fitnes i 13 jedinki za histograme. Treba imati u vidu da se, zbog načina na koji se izvršavanje simulacije zaustavlja, odnosno zbog načina na koji se proverava da li je došlo do stacionarnog stanja, ono desi 100 generacija pre nego što se simulacija zapravo zaustavi.

Tok simulacije

Tok simulacije prati genetički algoritam i izgleda ovako: Inicijalizacija početnih populacija dok se ne desi ravnoteža i broj generacija nije veći od 1000

- primenjuju se **mutacije** na obe populacije
- računa se **fitnes** svih jedinki
- vrši se **razmnožavanje** jedinki u obe populacije
- proverava se da li je došlo do ravnoteže u sistemu

Eksperimentalno je uočeno je da je 1000 generacija dovoljno da bi nastala ravnoteža u slučajevima koji su uzimani u dalje razmatranje, pa je zato ovaj broj stavljen kao veštački prekid simulacije. Za svaki od variranih parametara simulacija je puštana za više različitih random seed-ova da bi se neutralisala greška usled pseudo-nasumično generisanih vrednosti uz pomoć računara. Dobijeni rezultati su usrednjeni kako bi se proverilo da li je neko od ravnotežnih stanja nastalo slučajno, ili je za te vrednosti parametara sistem generalno stabilan.

Prikaz rezultata

Kao izlazne podatke simulacija je vraćala vrednosti osobina svih jedinki u poslednjoj generaciji predstavljene histogramom, kao i zavisnost srednje vrednosti fitnesa od broja generacije.

Smatralo se da je došlo do specijacije ako postoje dve populacije razdvojene toliko da ne mogu da se razmnožavaju (tj. ako je razlika njihovih osobina veća od praga za asortativno parenje pomenutog u poglavlju model) i ako je sistem pre toga došao do ravnotežnog stanja.

Kao kvantitativnu meru za dobijene krajnje raspodele u ravnotežnom stanju korišćen je Binder kumulant. On predstavlja varijantu standardizovanog četvrtog momenta raspodele, koji se često koristi kao mera bimodalnosti distribucije u fizici faznih prelaza i ima specifične vrednosti u situacijama kada se izdvajaju dva pika (što bi u ovom slučaju značilo da su nastale dve subpopulacije).

Binder kumulant se računa po sledećoj formuli (Binder 1981):

$$U_4 = 1 - \frac{m_4}{3m_2^2}$$

gde su m_4 i m_2 , četvrti i drugi moment distribucije, redom. Četvrti moment se za diskretne distribucije računa po formuli:

$$m_4 = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \mu)^4}{n},$$

gde je $\mu = \frac{\sum_{i=1}^n x_i}{n}$ srednja vrednost svih osobina. Drugi moment se računa po formuli:

$$m_2 = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \mu)^2}{n}$$

i poznatiji je pod nazivom varijansa.

Za raspodele sa dva pika vrednost Binder kumulanta će težiti 2/3, a kada su ti pikovi beskonačno tanki, ona će iznositi tačno 2/3. Za normalnu raspodelu, odnosno jedan pik – njegova vrednost jednaka je nuli.

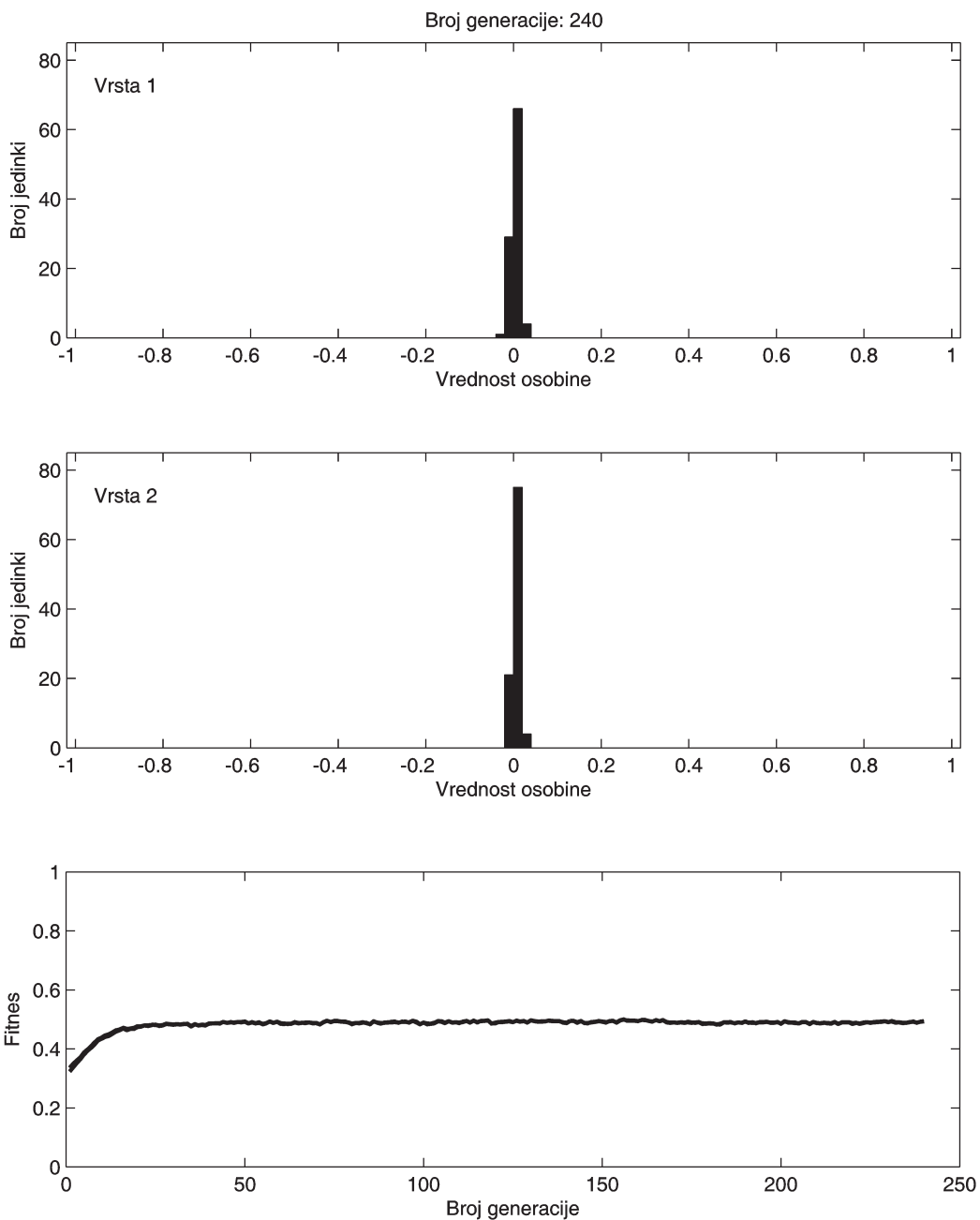
Rezultati

Svako puštanje simulacije karakterišu sledeći parametri: veličine populacija (n_1 , n_2), procenat jedinki koje se smenjuju u generaciji (p_p), procenat jedinki koje mutiraju u svakoj od vrsta (p_{mut}), standardna devijacija mutacije (σ_{mut}), veličina praga za asortativno parenje (α_{as}), procenat jedinki druge populacije koje se razmnožavaju samooplodnjom (p_{s2}) i standardna devijacija saradnje (σ_{sar}). Varirani su odnosi jačina takmičenja i saradnje ($r = tak/sar$) i odnosi njihovih standardnih devijacija ($\sigma_{tak} / \sigma_{sar}$).

Simulacija je potvrdila da se u ovakvom modelu dešava simpatrička specijacija za određene početne uslove. Na slici 1 može se videti primer stanja dobijenog sa parametrima koji ne dovode do specijacije. Na gornjem delu slike nalaze se histogrami raspodele osobina za obe populacije, a na donjem je prikazana skalirana vrednost srednjeg fitnessa kroz generacije. U ovom slučaju, fitnessi za obe vrste se poklapaju. Na vrhu se nalazi broj generacije u kojem je simulacija prekinuta usled dostignutog ravnotežnog stanja. Na slici 2 prikazane su populacije koje su se podelile na po dve reproduktivno izolovane vrste. Jedini parametar koji je promenjen u odnosu na prethodni slučaj je odnos intenziteta takmičenja koji je popvećan 3 puta, $r = tak/sar = 9$.

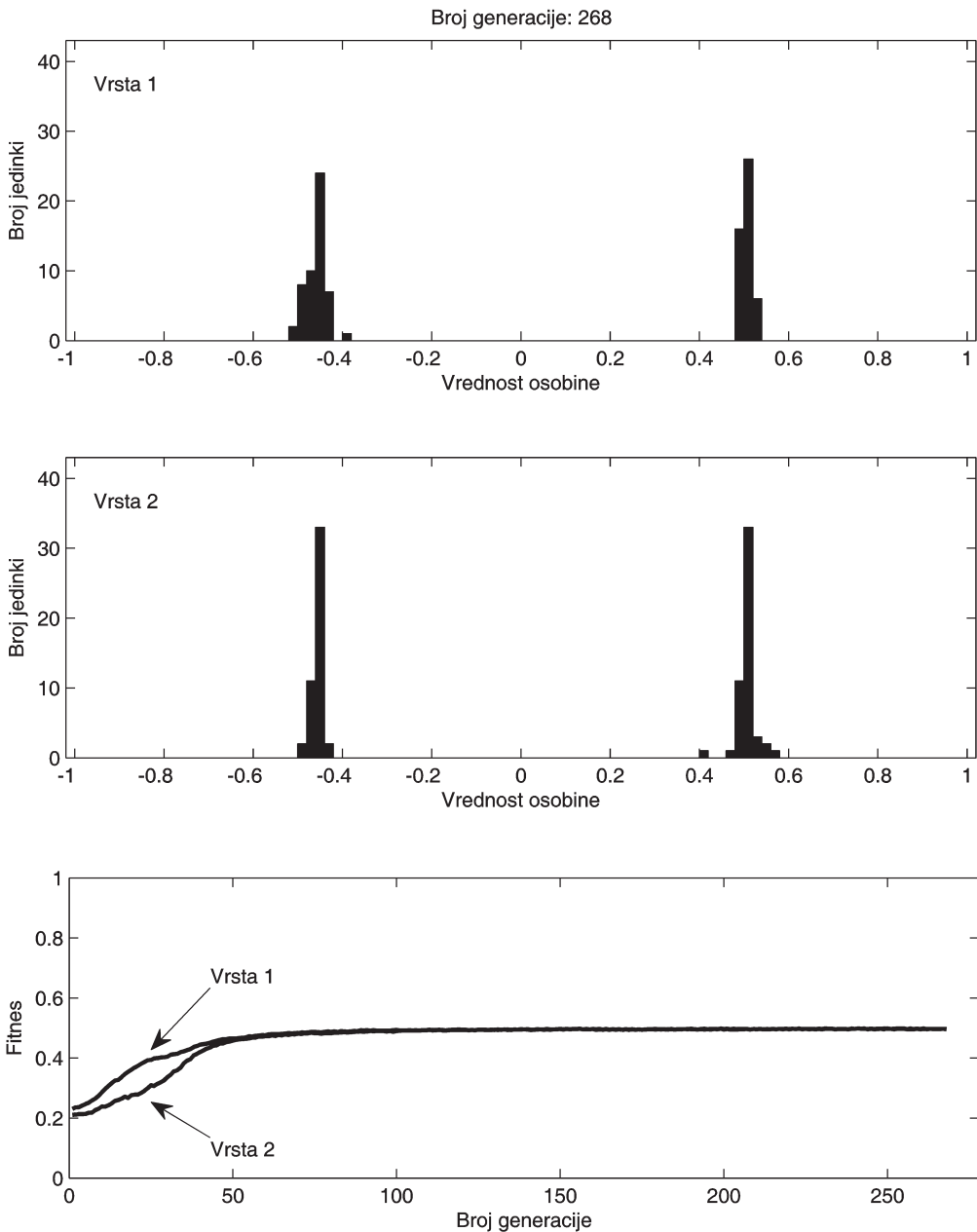
Uočeno je da se vrste kroz evoluciju uglavnom „prate”, odnosno da će raspodele težiti da im se što više poklope, što se može videti i sa grafika. Ova pojava se dešava zbog uticaja saradnje. To takođe znači da će se, ako se specijacija desi u jednoj vrsti, ona verovatno desiti i u drugoj.

Radi detaljnijeg ispitivanja početnih uslova pri kojima se dešava specijacija, po uzoru na (Bhattacharyay i Drossel 2005) variran je odnos standardnih devijacija takmičenja i saradnje i odnos njihovih jačina. Odlučeno je da standardna devijacija saradnje bude fiksirana na vrednost 0.1. Kako bi se videlo da li i koliko često dolazi do specijacije, za svaku od krajnjih raspodela osobina računat je Binder kumulant. Za svaku vrednost parametara simulacija je puštana za 20 različitih random seed-ova, a dobijene vrednosti su usrednjene. Za slučaj kada se obe populacije zbog načina razmnožavanja



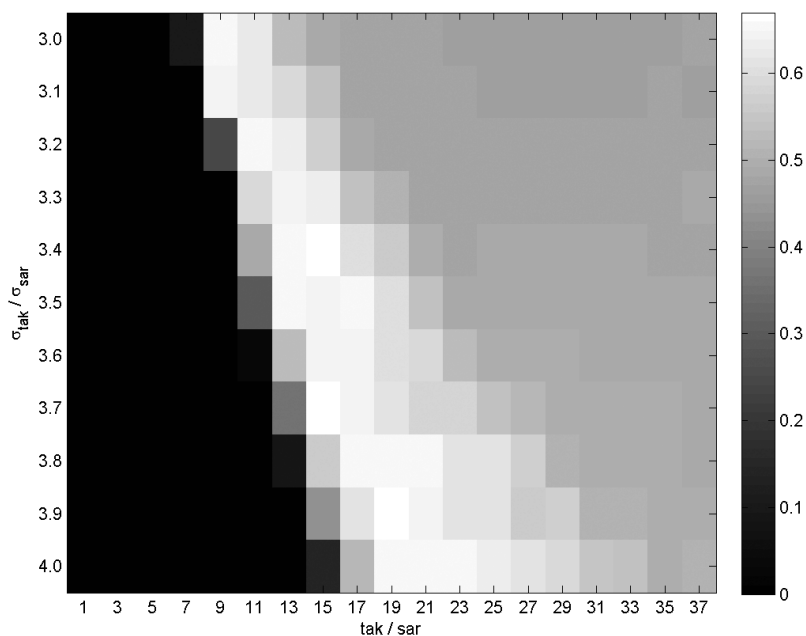
Slika 1. Primer populacija za koje nije došlo do simpatričke specijacije. Vrednosti parametara: $n_1 = n_2$, $p_p = 5\%$, $p_{mut} = 8\%$, $\sigma_{mut} = 0.05$, $\alpha_{as} = 0.5$, $p_{s2} = 0\%$, $\sigma_{sar} = 0.1$, $tak/sar = 3$, $\sigma_{sar} / \sigma_{sar} = 3$.

Figure 1. Example of populations which did not go through sympatric speciation. Parameter values: $n_1 = n_2$, $p_p = 5\%$, $p_{mut} = 8\%$, $\sigma_{mut} = 0.05$, $\alpha_{as} = 0.5$, $p_{s2} = 0\%$, $\sigma_{sar} = 0.1$, $tak/sar = 3$, $\sigma_{sar} / \sigma_{sar} = 3$.



Slika 2. Primer populacija za koje nije došlo do simpatričke specijacije. Vrednosti parametara: $n_1 = n_2$, $p_p = 5\%$, $p_{mut} = 8\%$, $\sigma_{mut} = 0.05$, $\alpha_{as} = 0.5$, $p_{s2} = 0\%$, $\sigma_{sar} = 0.1$, tak/sar = 3 (tri puta veći nego u slučaju prikazanom na slici 1), $\sigma_{tak} / \sigma_{sar} = 3$.

Figure 2. Example of populations which did not go through sympatric speciation. Parameter values: $n_1 = n_2$, $p_p = 5\%$, $p_{mut} = 8\%$, $\sigma_{mut} = 0.05$, $\alpha_{as} = 0.5$, $p_{s2} = 0\%$, $\sigma_{sar} = 0.1$, tak/sar = 3 (threefold increase compared to iteration shown in Figure 1), $\sigma_{tak} / \sigma_{sar} = 3$.



Slika 3.
Vrednosti Binder kumulanta za dve životinjske populacije (za obe je procenat jedinki koje se razmnožavaju samooplodnjom jednak nuli) u zavisnosti od odnosa jačina i standardnih devijacija takmičenja i saradnje. Vrednosti parametara: $n_1 = n_2 = 100$, $p_p = 5\%$, $p_{mut} = 8\%$, $\sigma_{mut} = 0.05$, $\alpha_{as} = 0.5$, $p_{s2} = 0\%$, $\sigma_{sar} = 0.1$.

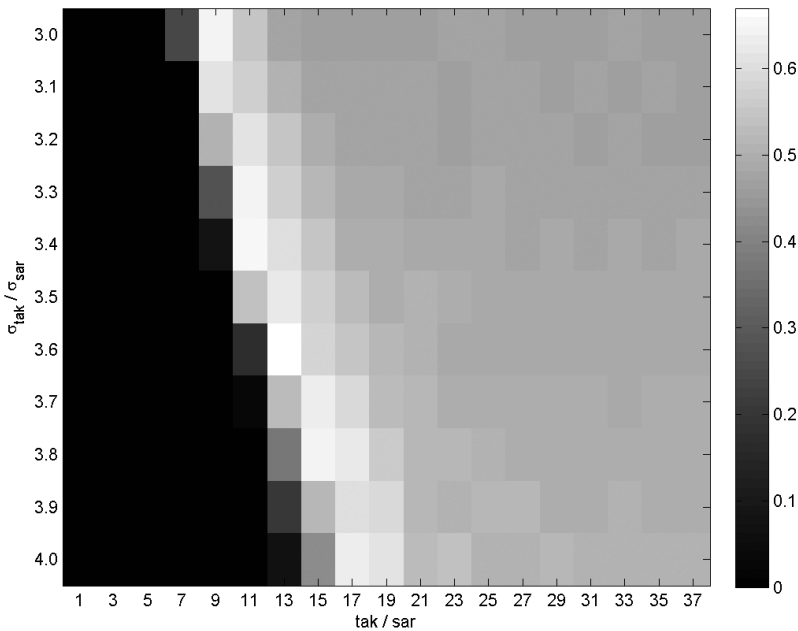
Figure 3.
Values of Binder cumulant for two animal populations (both of which have zero selfing rate) as a function of intensity ($\sigma_{tak} / \sigma_{sar}$) and standard deviation ratios (tak/sar) of competition and cooperation.

moгу interpretirati kao životinjske, dobijene vrednosti za jednu od populacija su prikazane na slici 3. Na x osi je odnos jačina takmičenja i saradnje (tak/sar), a na y osi odnos njihovih standardnih devijacija ($\sigma_{tak} / \sigma_{sar}$).

Na grafiku se grubo mogu uočiti tri podoblasti: najtamnija, koja se nalazi levo; siva, koja obuhvata gornji desni deo grafika; i najsvetlija, koja deli prethodne dve. Najtamnija predstavlja raspodele sa jednim pikom, što znači da nije došlo do razdvajanja. Siva predstavlja populacije sa asimetričnim raspodelama, sa više od dve izolovane grupe, sa jedinkama koje se nalaze na ekstremima intervala i slično. Pošto se istraživanje koncentrisalo na pronalaženje uslova za prelazak sa unimodalne distribucije na nastanak specijacije, ta zona nije razmatrana.

U okviru najsvetlije oblasti, odnosno za vrednosti Binder kumulanta blizu 2/3, dešava se ono što nazivamo simpatričkom specijacijom. Prelaz između te i susednih oblasti nije potpuno jasan jer je na grafiku prikazana srednja vrednost za 20 različitih random seed-ova, a za granične parametre se ne dobija uvek isti rezultat. Međutim, može se videti da su za određene kombinacije parametara polja potpuno bela, što znači da će se za te početne uslove specijacija desiti bez obzira na seed.

Na slici 4 su prikazani podaci u slučaju dve vrste koje se mogu interpretirati kao biljna i životinjska. Svi uslovi su bili isti kao i u prethodnom slučaju, osim što se jedinke biljne populacije u 50% slučajeva razmnožavaju samooplodnjom.



Slika 4.
Vrednosti Binder kumulanta za biljnu i životinjsku populaciju (za životinjsku je procenat jedinki koje se razmnožavaju samooplodnjom jednak nuli, dok je za biljnu 50%) u zavisnosti od odnosa jačina i standardnih devijacija takmičenja i saradnje. Vrednosti parametara: $n_1 = n_2 = 100$, $p_p = 5\%$, $p_{mut} = 8\%$, $\sigma_{mut} = 0.05$, $\alpha_{as} = 0.5$, $p_{s2} = 50\%$, $\sigma_{sar} = 0.1$.

Figure 4.
Values of Binder cumulant for one animal and one plant population (selfing rate of the animal population is zero, while 50% of plants reproduce by selfing) as a function of intensity (tak/sar) and standard deviation ratios ($\sigma_{tak} / \sigma_{sar}$) of competition and cooperation.

Može se primetiti da je na oba grafika gotovo ista granica između oblasti u kojoj su unimodalne i one u kojoj su bimodalne raspodele osobina. Iako su prethodna dva grafika na prvi pogled dosta slična, uočava se da je pojas u kome se dešava specijacija u drugom slučaju приметно uži. Na oba grafika se može uočiti da se sa povećanjem odnosa $\sigma_{tak} / \sigma_{sar}$ povećava i opseg odnosa tak/sar za koje dolazi do specijacije. Ovo zapravo znači da se sa porastom broja jedinki među kojima se dešava takmičenje, povećava i opseg odnosa jačina takmičenja i saradnje za koje je specijacija moguća.

Analiza

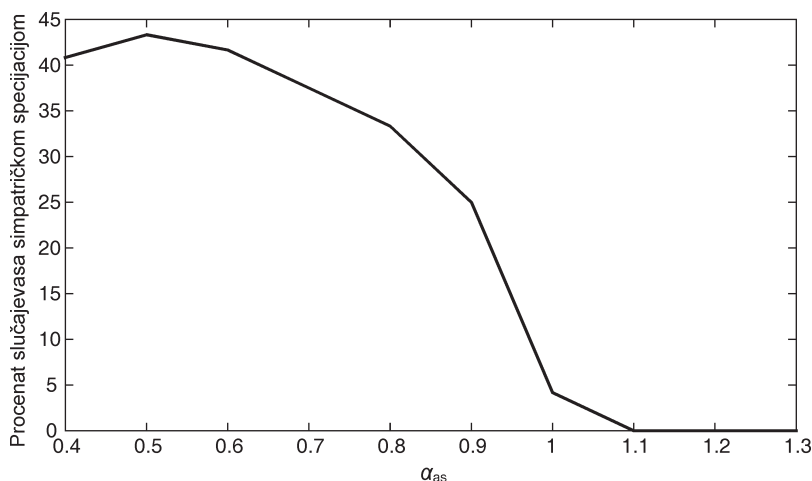
Izvršeni su testovi kojima je proverena opravdanost početnih pretpostavki.

Interval osobina. Pomeranjem granica intervala osobina sa $[-1, 1]$ na $[-2, 2]$, $[-3, 3]$ i $[-5, 5]$, utvrđeno je da one imaju uticaja samo u slučajevima kada postoje jedinke sa osobinama na ekstremima intervala. To znači da efekat pojave specijacije nije uslovljen granicama intervala, već je posledica uvedenih interakcija. Ispitano je šta se dešava i u situacijama kada postoji grupisanje jedinki na granicama, a promeni se samo interval osobina. Primećena je pojava više pikova (od kojih su neki i dalje na ekstremima) koji zadovoljavaju uslov reproduktivne izolacije. Potencijalno objašnjenje leži u tome da sila koja potiče od takmičenja prevladava i da jedinke teže da maksimalno iskoriste prostor osobina koji im je na raspolaganju.

Interakcije. Razmatrano je šta bi se desilo da se borba oko resursa ili saradnja izuzme iz modela i da taj doprinos ukupnom fitnesu bude zane-

maren. U oba slučaja je uočeno da se specijacija ne javlja u očekivanom obliku. Ako je doprinos takmičenja nula, saradnja postaje jedina sila koja deluje na sistem i on se neće značajno razlikovati od početnog (unimodalna raspodela). U slučaju da doprinos saradnje ne postoji, takmičenje je jedini faktor i svaka vrsta će se razdvojiti na nekoliko grupa tako da dolazi do gomilanja jedinki na granicama intervala. To predstavlja veštačko stvaranje ravnoteže u sistemu, a efekat granica se širenjem istih ne može ukloniti. Stoga se može zaključiti da su interakcije, odnosno i saradnja i kompeticija, neophodne za pojavu specijacije u opisanom modelu.

Asortativno parenje. Analiziran je i prelazak sa asortativnog na nasumično parenje, koje podrazumeva mogućnost razmnožavanja bilo koje dve jedinke iste vrste. Ono se u predloženom modelu ostvaruje kada je vrednost praga za asortativno parenje (α_{as}) jednaka širini intervala. U cilju provere uticaja asortativnog parenja na specijaciju, varirana je vrednost pomenutog praga (α_{as}) od 0.4 do 2 sa korakom 0.1. Simulacija je puštena za svaku od tih vrednosti α_{as} , i pri tome su menjani odnosi takmičenja i saradnje od 9 do 29 sa korakom 4 i odnosi njihovih standardnih devijacija od 3.4 do 4 sa korakom 0.2. Pomoću Binder kumulanta ispitivano je da li se specijacija desila i računat njen procenat. Postupak je ponovljen pet puta, za različite random seed-ove. Relevantan deo grafika prikazan je na slici 5.



Slika 5.

Zavisnost procenta slučajeva u kojima se desila specijacija od vrednosti praga za asortativno parenje. Vrednosti parametara: $n_1 = n_2 = 100$, $p_p = 5\%$, $p_{mut} = 8\%$, $\sigma_{mut} = 0.05$, $p_{s2} = 0\%$, $\sigma_{sar} = 0.1$.

Figure 5.

Percentage of cases in which speciation occurred as a function of threshold for assortative mating. Paramete values:

$n_1 = n_2 = 100$, $p_p = 5\%$, $p_{mut} = 8\%$, $\sigma_{mut} = 0.05$, $p_{s2} = 0\%$, $\sigma_{sar} = 0.1$.

Za vrednosti α_{as} od 1.1 do 2 ne dobija se specijacija ni u jednom slučaju. Sa grafika se može videti da je granična vrednost za dobijanje iste $\alpha_{as} = 1.0 \pm 0.1$. Ovim je pokazano da u ovakvom modelu nije moguće dobiti specijaciju kada je parenje nasumično. Takođe je pokazano da prag za asortativno parenje može biti menjan u određenim granicama, a da se pri tome ne izgubi efekat specijacije.

Mutacije. U modelu moraju postojati barem male mutacije kako bi se u sistem uvodio novi genetički materijal, ali one ne smeju biti ni prejake jer

ne bi moglo da dođe do ravnoteže. Nakon testiranja modela za različite procente jedinki koje mutiraju zaključeno je da se za vrednosti do 15% dobijaju isti rezultati, osim širine raspodela osobina jedinki. Takođe, specijacija se dešava i za male vrednosti mutacije (manje od 1%). Kako nije primećen suštinski uticaj na rezultate za vrednosti između 0.05% i 15%, za dalje ispitivanje modela procenat jedinki koje mutiraju iznosio je 8%.

Provera stabilnosti modela. Stabilnost je proverena i uvođenjem perturbacije. Ona se biološki može interpretirati kao uticaj neke ekološke katastrofe ili slično. Realizovana je tako što se osobina jedinke promeni za nasumičnu vrednost određenu normalnom raspodelom (slično mutaciji) i utiče na 5% slučajno odabranih jedinki. Za razliku od mutacija, perturbacija se dešava samo jednom – u 1000. generaciji koja je odabrana zato jer je utvrđeno da se do tada postiže ravnotežno stanje. Nakon toga, sistem je ponovo prepušten prirodnoj selekciji do 2000. generacije. Posmatrane su distribucije osobina populacija u poslednjoj generaciji sa različitim vrednostima standardnih devijacija normalne raspodele po kojima se perturbacija računa. Uočeno je da je stabilnost bimodalne raspodele očuvana za standardne devijacije koje su do 3 puta veće od standardnih devijacija mutacija. Ovo znači da se novonastale vrste održavaju uprkos relativno jakim promenama.

Zaključak

U radu je predložen jednostavan model simpatričke specijacije koji je testiran simulacijom u programskom jeziku MATLAB. Za razliku od prethodnih modela (Bhattacharyay i Drossel 2005), ovaj model osim koevolucije dve vrste povezane mutualizmom, interakcije među jedinkama, asortativnog parenja i kvantitativne genetike, posmatra jedinke individualno, čime su obuhvaćeni elementi više različitih pristupa. Interakcije, uvedene u modelu podrazumevaju takmičenje između jedinki iste vrste i saradnju između jedinki različitih vrsta.

Simulacija je potvrdila da se i sa ovakvim pretpostavkama može dobiti simpatrička specijacija. Pošto se model fokusirao na parametre koji opisuju interakcije među jedinkama, određen je opseg vrednosti za koje se dešava specijacija. Analiziran je i značaj početnih pretpostavki za pojavu specijacije i eliminsana mogućnost njenog nastanka usled veštačkog ograničenja opsega osobina ili neke druge posledice jednostavnosti modela. Dobijeno je da su ključni faktori koji u ovom modelu određuju simpatričku specijaciju asortativno parenje (nije moguće dobiti novu vrstu kada je parenje nasumično), kao i odnosi jačina komponenti interakcija i odnosi njihovih disperzija.

Ovo istraživanje bi moglo da se proširi detaljnijim opisom interakcija među jedinkama, bilo po pitanju potrošnje resursa ili mutualističkog odnosa. Moglo bi da se krene i u pravcu osnovne geografske interpretacije kretanja jedinki i stavi akcenat na dinamiku njihovih interakcija. To može biti po nekoj zamišljenoj rešetki ili čak stvarnom reljefu nekog geografskog

regiona. Takođe, po ugledu na (Bhattacharyay i Drossel 2005) moguće je početi sa više od dve različite vrste, definisati interakcije među njima i ispitivati njihovu koevoluciju.

Zahvalnost. Zahvaljujemo se našoj mentorki, Aleksandri Alorić, King's College London, na pruženoj pomoći i podršci, kao i na strpljenju za sva naša pitanja.

Literatura

- Allender C., Seehausen O., Knight M., Turner G., Maclean N. 2003. Divergent selection during speciation of Lake Malawi cichlid fishes inferred from parallel radiations in nuptial coloration. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **100** (24): 14074.
- Bhattacharyay A., Drossel B. 2005. Modeling coevolution and sympatric speciation of flowers and pollinators. *Physica A*, **345**: 159.
- Binder K. 1981. Critical Properties from Monte Carlo Coarse Graining and Renormalization. *Physical Review Letters*, **47** (9): 693.
- Bolnick D., Fitzpatrick B. 2007. Sympatric Speciation: Models and Empirical Evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **38**: 459.
- Brigatti E., Martins J. S., Roditi I. 2007. Evolution of biodiversity and sympatric speciation through competition in a unimodal distribution of resources. *Physica A*, **376**: 378.
- Doebeli M. 1996. A quantitative genetic competition model for sympatric speciation. *Journal of Evolutionary Biology*, **9**: 93.
- Doebeli M., Dieckmann U. 2000. Evolutionary branching and sympatric speciation caused by different types of ecological interactions. *The American Naturalist*, **156** (4): 77
- Hilscher R. 2004. Plug and Simulate: a study of the implications of individual mating decisions on speciation dynamics using an agent based modeling approach. Evolutionary and Adaptive Systems Group, University of Sussex, Brighton
- Luz-Burgoa K., Moss de Oliveira S., Sa Martins J. S., Stauffer D., Sousa A. O. 2003. Computer Simulation of Sympatric Speciation with Penna Ageing Model. *Brazilian Journal of Physics*, **33** (3): 623.
- Rice W., Hostert E. 1993. Laboratory Experiments on Speciation: What Have We Learnt in 40 Years? *Evolution*, **6** (3): 1637.

Modelling Coevolution of Two Species Engaged in Mutualism – Sympatric Speciation

Sympatric speciation is a mechanism through which new species evolve, while both parental and ancestral species inhabit the same geographic region. The aim of this research was to construct a simple model of sympatric speciation which applies to two species engaged in mutualism. The model is characterised by quantitative genetics, mutualistic and competitive interactions among specimen and assortative mating. Unlike previous similar models, this one is agent-based and hence assumes a finite number of individuals.

We assume that every organism has one trait value which is represented by a number in range $[-1, 1]$. Since we are working with two different species, two kinds of interactions are present. Mutualistic interactions appear among specimen from different species and can be viewed as cooperative advantage, while competitive ones appear among specimens from the same species and can be represented as foraging, fighting for habitat and dominance. For each individual, in every iterated generation both of these interactions form fitness value. Based on the fitness, all individuals are ranked and the better ones will have more chance of reproducing and having offspring. In order to mate assortatively, the difference between traits of two individuals needs to be smaller than the predefined threshold. Dynamics of the proposed model was tested via computer simulation. As an output, the simulation returned trait values of all organisms in the last generation represented by a histogram. It also returned mean fitness values throughout generations. Figures 1 and 2 show cases in which sympatric speciation did not occur and in which it occurred, respectively.

We used Binder cumulant to quantitatively describe trait distributions. Figures 3 and 4 show values of the Binder cumulant calculated for various ratios of competition and cooperation and ratios of their standard deviations. Parameter values in the case shown in Figure 3 correspond to two animal species, whereas Figure 4 shows values in the case of one animal and one plant species. Black regions of the Figures 3 and 4 represent unimodal distributions, i.e. where speciation did not occur for the corresponding set of parameters. Grey ones represent cases with asymmetric distributions, with more than two isolated peaks or with specimens on boundaries of the trait interval. Only white regions were considered further, as they represent cases in which speciation occurred (i.e. the endpoint of simulation was a symmetric bimodal distribution).

Apart from confirming that sympatric speciation is possible with the mentioned assumptions, this paper also provides a brief analysis of the conditions under which it occurred.

