

Adaptive Dynamics

Casper Koning

juli 2011

Voorwoord

Op dit moment leest u het voorwoord van mijn bachelorscriptie ter afsluiting van mijn bachelor Wiskunde. Deze scriptie is het resultaat van een onderzoek naar Adaptive Dynamics.

Allereerst wil ik opmerken hoe blij ik met het resultaat ben. Dit was de eerste keer dat ik aan een project van dergelijke omvang heb gewerkt in mijn eentje en daarom leek het er ook af en toe op alsof het nooit af zou komen. Het is echter algemeen bekend dat hoe groter de uitdaging, hoe prettiger het is wanneer deze overwonnen is.

Mijn dank gaat uit naar mijn familie die mij altijd steunt als iets even niet lukt. Verder wil ik ook mijn vrienden bedanken die vaak genoeg voor de nodige afleiding gezorgd hebben (ook wanneer dit niet erg uit kwam). Maar het meeste wil ik mijn begeleider Dr. R. Planqué bedanken voor alle hulp en tijd die hij heeft vrijgemaakt voor het begeleiden van dit project. Zonder hem zou dit werk met geen enkele mogelijkheid ontstaan zijn. Bedankt.

Ik hoop dat u net zo veel plezier heeft met het lezen van dit verslag als ik heb gehad met het maken.

Casper Koning
Juli 2011

Inhoudsopgave

1	Inleiding	7
2	Demografische tijdschaal	11
2.1	Resident-mutant model	11
2.2	Mutant geïntroduceerd	12
2.3	Invasie impliceert substitutie	14
3	Evolutionaire tijdschaal	17
3.1	De Kanonieke Vergelijking van Adaptive Dynamics	17
3.1.1	De kans P_m	18
3.1.2	De kans $P'dx'$	19
3.1.3	De kans P_s	19
3.1.4	Samenvoegen	20
3.2	Evolutionaire Evenwichten	22
4	Conclusie	27
5	Voorbeelden	29
5.1	Pessimisatie	29
5.2	Branching point	33
A	Eigenschappen van f en F	39

Hoofdstuk 1

Inleiding

Al sinds het begin van de mensheid houdt de mens zich bezig met de vraag 'waar komen wij vandaan?'. Velen theoriën zijn ontwikkeld voor het beantwoorden van deze vraag. In het begin hadden deze theoriën voornamelijk een theologische of filosofische basis. Totdat de natuurwetenschappen zich ook met deze vraag gingen bezighouden. Mensen zoals Charles Darwin met zijn *Origin of Species* waren de vaders van een compleet nieuwe theorie. De evolutietheorie. Deze theorie die uitgaat van evolutie (een geleidelijke verandering van het leven op aarde door middel van natuurlijke selectie) heeft in de loop der jaren een steeds groter draagvlak gekregen en wordt tot op heden nog uitvoerig bestudeerd.

De ontwikkelingen van de evolutietheorie manifesteren zich in de wiskunde als een toename van methodes voor het modelleren van evolutie. Zo is er ooit begonnen met het opstellen van een model voor Mendeliaanse overdracht van allelen (1865). Later (rond 1931) is deze methode door Fisher, Wright en Haldane uitgebreid naar de methode van population genetics, het bestuderen van de verdeling van genotypes op een demografische tijdschaal waarbij rekening gehouden wordt met de interacties tussen individuen. De volgende stap die genomen werd, was de overgangstap van een demografische tijdschaal naar een evolutionaire. Als resultaat werden de individual-based evolutionary models opgebouwd (door Bartlett, 1960; De Angelis en Gross, 1992; Dieckmann, 1994; Grimm en Railsback, 2005), waarbij de genotype naar fenotype map bekend geacht wordt. Helaas is het zo dat deze genotype naar fenotype map in de werkelijkheid (nog) niet bekend is, wat het noodzakelijk maakt om deze onzekerheid in een volgend model te betrekken. De fenotypische genetica boden een uitkomst en dan voornamelijk de quantitative genetics (Bulmer, 1980; Falconer, 1989). Een andere oplossing is de genetica compleet te vergeten en er van uit te gaan dat individuen zich klonaal voortplanten en daarbij of een perfecte kopie van zichzelf of een mutant die slechts op een kleine manier van zijn voorvader verschilt voortbrengt. Dit kan als we aannemen mutaties de enige oorzaak zijn van fenotypische veranderingen, dus dat alle gevolgen van interacties tussen individuen uiteindelijk uitmidelen. We beschouwen dan een phenotypisch homogene populatie die zich bij benadering klonaal voortplant. Het volgende wat we ons kunnen afvragen is welke phenotypisch homogene populatie het meest geschikt is om evolutie te modelleren. De antwoorden hier op volgen uit de evolutionary game theory (Maynard Smith en Price, 1973; Maynard Smith, 1982). Een uitbreiding van deze evolutionary game theory kwam in de vorm van de replicator dynamics (Taylor en Jonker, 1978; Schuster en Sigmund, 1983). Weer een andere invalshoek kwam in de vorm van fitness landscapes (Levins, 1968; Leon, 1974) waarbij men er van uit gaat dat we phenotypische verandering door natuurlijke selectie kunnen zien alsof een eigenschap bij elke gunstige mutatie een stapje meer naar de top van een landschap klimt, die de fitness van een soort beschrijft (de soort optimaliseert zich ten opzichte van het milieu). De Adaptive Dynamics (Dieckmann and Law, 1996; Metz et

al., 1996; Geritz et al., 1997, 1998) bouwt voort op deze visie van fitness landscapes door te realiseren dat het milieu samen met elke mutatie verandert (dus het fitness landschap verandert bij elk stapje).

approach	geno- type	pheno- type	short- term	long- term	evol. tree	det. mod.	stoch. mod.
population genetics	✓		✓			✓	✓
individual-based evolutionary models	✓	✓	✓	✓	✓		✓
quantitative genetics		✓	✓			✓	
evolutionary game theory		✓				✓	
replicator dynamics		✓	✓			✓	
fitness landscapes		✓		✓		✓	
adaptive dynamics		✓		✓	✓	✓	✓

Figuur 1.1: Een overzichtstabel die de krachten en zwakke punten van de verschillende methodes weergeeft. Een vinkje geeft aan dat de methode voor de bovenstaande doeleindes geschikt is.

Zoals waarschijnlijk wel duidelijk is, hebben alle verschillende methodes hun sterke en zwakke punten. Zo is de ene methode niet geschikt om een voorspelling op een lange (evolutionaire) tijdschaal te doen terwijl sommige methodes juist een probleem hebben wanneer de gevolgen op een kortere tijdschaal het interessegebied is. Voor een overzicht van alle mogelijkheden van de verschillende methodes, zie Figuur (1.1).

De Adaptive Dynamics zal het onderwerp van deze studie zijn en daarom is het geen slecht idee om een wat uitgebreidere omschrijving van de methode te geven. Adaptive Dynamics wordt gebruikt voor het modelleren van de verandering van een eigenschap als gevolg van mutaties en natuurlijke selectie. Zo'n eigenschap wordt een trait genoemd. Het process van Adaptive Dynamics kan in het volgende vier-stappenplan samengevat worden:

1. Kies één trait x uit waarvan we de evolutionaire verandering zullen bestuderen.
2. Stel je een monomorfe populatie voor met trait x , genaamd de resident. Introduceer vervolgens in die populatie een mutant met een iets andere trait x' en onderzoek aan welke voorwaarden de mutant moet voldoen om een groeiende populatie voort te brengen. Als een mutant hier in slaagt dan zeggen we dat de mutant de resident kan invaderen.
3. Onderzoek wat de gevolgen zijn van een invaderende mutant op het ecosysteem. Zal de mutant de resident tot uitsterven concurreren en daardoor de nieuwe resident van het systeem worden? Of zullen de mutant en de resident oneindig (op een demografische tijdschaal) samen kunnen leven waardoor er een dimorfe residente populatie kan ontstaan? Dit is belangrijk om te weten als we bedenken dat in die situatie weer een nieuwe mutant geïntroduceerd kan worden.
4. Herhaal de stappen 2 en 3 voor meerdere mutaties op een evolutionaire tijdschaal om een benadering van de evolutie van de trait x te krijgen.

De kracht van Adaptive Dynamics zit verborgen in het feit dat we bij elke mutatie meenemen dat het milieu voor de volgende mutant veranderd kan zijn.

Met het opstellen van een uitgebreide methode komen ook beperkingen die volgen uit aannames. In de Adaptive Dynamics zoals deze in dit verslag besproken wordt gaan we uit

van klonale voortplanting van de verschillende soorten zodat we de groei van elke populatie met één functie kunnen beschrijven. Hierbij verwaarlozen we elke vorm van spatiële invloeden en fysiologische structuren zoals leeftijd. Verder beperken we de mutaties die we zullen beschouwen. We nemen aan dat mutaties op een demografische tijdschaal zeer zeldzaam zijn, zodat er tussen mutaties in genoeg tijd is voor de populaties om hun demografische evenwichten aan te nemen. Ook zullen we aannemen dat mutaties zeer klein zijn, zodat we er altijd van uit kunnen gaan dat de traits x en x' bijna hetzelfde zijn. Dit heeft enkele praktische gevolgen die later duidelijk zullen worden. Als laatste beperken we ook nog de mate waarin een populatie afhankelijk is van een trait. We zullen alleen kijken naar populaties die door één enkele trait gekarakteriseerd worden. Verder zullen we ook nog aannemen dat we de traits kunnen weergeven als een scalar, zodat een mutatie maar in twee richtingen kan zijn (een grotere of een kleinere traitwaarde).

In dit verslag zullen we grotendeels de structuur van het eerder genoemde stappenplan volgen. In hoofdstuk 2 zullen we ons bezighouden met de eerste stappen die op een demografische tijdschaal plaatsvinden en in hoofdstuk 3 zullen we onze aandacht vestigen op de laatste stap waarbij we de analyse op een evolutionaire tijdschaal zullen toepassen. Vervolgens zullen we de algemene stof afsluiten met een conclusie (hoofdstuk 4), gevolgd door twee uitgebreide voorbeelden (hoofdstuk 5).

Hoofdstuk 2

Demografische tijdschaal

Omdat we geïnteresseerd zijn in de dynamica van een constant muterende traitwaarde op een evolutionaire tijdschaal moeten we eerst onderzoeken wat de gevolgen zijn van één enkele mutatie op een demografische tijdschaal. Wanneer we over deze kennis op de demografische tijdschaal beschikken kunnen we ons begrip uitbreiden tot de evolutionaire tijdschaal door een reeks van mutaties te beschouwen. Dit hoofdstuk zal gaan over het verkrijgen van deze kennis.

2.1 Resident-mutant model

We vestigen onze aandacht op een gemeenschap die bestaat uit populaties die elk gekarakteriseerd worden door (adaptieve) traits genoteerd door x en X , waarbij x de trait is waar mutaties in zullen plaatsvinden en X een vector is van andere traits die onveranderd blijven. In dit verslag zullen we vanaf nu aannemen dat X leeg is (en dus helemaal geen rol meer speelt), maar een groot deel van de resultaten is nog geldig voor het geval dat dit niet zo is. Voor de populatiegroottes van de residenten noteren we n en N , waarbij n de populatiegrootte is van de soort waarvan een mutant zal ontstaan en N een vector is van alle andere residente populatiegroottes. De populatiegrootte van de mutant noteren we als n' en zijn traitwaarde als x' . De per-capita groeisnelheid van de residente populatie n definiëren we als het verschil tussen de per-capita geboorte- (b) en per-capita sterftesnelheid (d), namelijk:

$$f(n, n', N, x, x') = b(n, n', N, x, x') - d(n, n', N, x, x'). \quad (2.1)$$

De per-capita groeisnelheid van de mutant wordt dan gegeven door $f(n', n, N, x', x)$, omdat de twee soorten n en n' aan dezelfde types intraspecifieke en interspecifieke interactie worden blootgesteld en het milieu voor beide soorten dezelfde gevolgen zal hebben (de soorten zijn immers soortgenoten met een klein verschil in karakteriserende traitwaardes). Voor de residente populaties N definiëren we op dezelfde wijze de vector van groeisnelheden $F(n, n', N, x, x')$. Dit zijn geen per-capita groeisnelheden omdat dit notationeel niet prettig is, maar dit heeft verder geen gevolgen. De demografische dynamica van deze populaties wordt dan beschreven door het zogenaamde resident-mutant model

$$\begin{aligned} \dot{n} &= n f(n, n', N, x, x'), \\ \dot{n}' &= n' f(n', n, N, x', x), \\ \dot{N} &= F(n, n', N, x, x'). \end{aligned} \quad (2.2)$$

In afwezigheid van de mutant ($n' = 0$) degeneert dit model naar het zogenaamde resident model

$$\begin{aligned}\dot{n} &= nf(n, 0, N, x, \cdot), \\ \dot{N} &= F(n, 0, N, x, \cdot).\end{aligned}\tag{2.3}$$

Dit resident model beschrijft de dynamica van de residente populaties voordat de mutant geïntroduceerd is. De per-capita groeisnelheid f en de groeisnelheid F hebben enkele (belangrijke) eigenschappen die later gebruikt worden. Deze eigenschappen worden besproken en afgeleid in Appendix A.

We nemen aan dat mutaties zo zeldzaam zijn dat de residente populaties genoeg tijd hebben om hun evenwicht in het resident model (2.3) aan te nemen (waarvan we aannemen dat deze bestaat). Dit evenwicht noteren we als

$$n = \bar{n}(x), N = \bar{N}(x)\tag{2.4}$$

en hiervoor moet gelden dat $\dot{n} = \dot{N} = 0$, dus

$$f(\bar{n}(x), 0, \bar{N}(x), x, \cdot) = 0,\tag{2.5}$$

$$F(\bar{n}(x), 0, \bar{N}(x), x, \cdot) = 0.\tag{2.6}$$

Verder nemen we aan dat (2.4) het enige strict positieve evenwicht is van het resident model (2.3).

Nu zijn we geïnteresseerd wat er gebeurt wanneer een mutant geïntroduceerd wordt in een gemeenschap die zijn evenwicht (2.4) al bereikt heeft (dit zal immers gebeuren bij zeldzame mutaties). Zal de mutante populatie in hoeveelheid toenemen? Of sterft deze juist uit? De volgende sectie zal zich richten op deze vraag.

2.2 Mutant geïntroduceerd

Wanneer we een mutant introduceren in een residente populatie die zijn evenwicht al bereikt heeft, zal de mutant in hoeveelheid zeer klein zijn. De vector met populatie grootheden zal er dan uit zien als $(n, n', N) = (\bar{n}(x), 0, \bar{N}(x))$. De populaties zullen zich dus bevinden in het gearceerde gebied van Figuur (2.1). Merk nu op dat de vlakken $n' = 0$ en $n = 0$ invariant zijn voor het resident-mutant model (2.2), omdat op het vlak $n' = 0$ het model degenereert naar het resident model (2.3) (zoals eerder al opgemerkt) terwijl het model op het vlak $n = 0$ degenereert naar

$$\begin{aligned}\dot{n}' &= n'f(n', 0, N, x', \cdot), \\ \dot{N} &= F(0, n', N, \cdot, x').\end{aligned}\tag{2.7}$$

De vergelijkingen (2.7) zijn niets anders dan het eerste resident model (2.3) met de rollen van n en x verwisseld voor n' en x' , vanwege (A.5). Dus ook nu hebben we weer een uniek en strict positief evenwicht, namelijk:

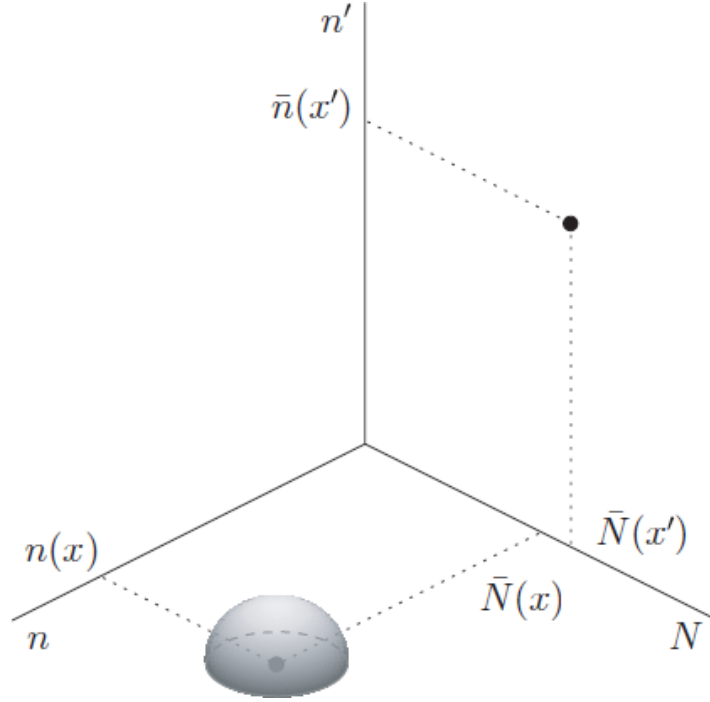
$$n' = \bar{n}(x'), N = \bar{N}(x').\tag{2.8}$$

Het volledige resident-mutant model (2.2) heeft dus twee evenwichten, namelijk:

$$(n, n', N) = (\bar{n}(x), 0, \bar{N}(x))\tag{2.9}$$

en

$$(n, n', N) = (0, \bar{n}(x'), \bar{N}(x')).\tag{2.10}$$



Figuur 2.1: Wanneer een mutant geïntroduceerd wordt in een residente populatie die zijn evenwicht al bereikt heeft zullen de populatiegroottes van het resident-mutant model zich in het gearceerde gebied bevinden.

In deze twee evenwichten (2.9 en 2.10) is altijd of de resident of de mutant uitgestorven. Het onderzoeken van het succes van de mutant kan lokaal dus gereduceerd worden tot het onderzoeken van de stabiliteit van de evenwichten. Als eerste zullen we ons beperken tot het onderzoeken van de stabiliteit van het evenwicht (2.9) door middel van linearisatie. De Jacobiaan van het resident-mutant model (2.2) geëvalueerd in het evenwicht (2.9) wordt gegeven door

$$J(x, x') = \begin{bmatrix} J_r(x) & \dots \\ 0 & \lambda(x, x') \end{bmatrix}, \quad (2.11)$$

waarbij $J_r(x)$ de Jacobiaan is van het resident model (2.3) (geëvalueerd in het evenwicht (2.4)) en

$$\lambda(x, x') = f(0, \bar{n}(x), \bar{N}(x), x', x), \quad (2.12)$$

dus eigenlijk niets anders dan de initiële per-capita groeisnelheid van de mutant wanneer de residenten in hun evenwichtstoestand zitten. Vanaf dit moment wordt (2.12) de invasie eigenwaarde genoemd (het is immers een eigenwaarde van de Jacobiaan). De matrix $J_r(x)$ heeft enkel negatieve eigenwaarden, dus de stabiliteit van het evenwicht (2.9) wordt slechts bepaald door het teken van de invasie eigenwaarde (2.12), namelijk:

$$\text{Het evenwicht (2.9) is stabiel} \Leftrightarrow \lambda(x, x') < 0, \quad (2.13)$$

$$\text{Het evenwicht (2.9) is instabiel} \Leftrightarrow \lambda(x, x') > 0. \quad (2.14)$$

Dus de stabiliteit van het evenwicht (2.9) hangt volledig af van of de mutante populatie kan groeien wanneer deze nog slechts in kleine aantallen is.

Wanneer we de stabiliteit van het evenwicht (2.10) onderzoeken vinden we hetzelfde met slechts de rollen van $J_r(x)$ en $\lambda(x, x')$ verruild voor $J_r(x')$ en $\lambda(x', x)$.

We hebben nu enkele eisen voor de stabiliteit van de evenwichten (2.9 en 2.10). De volgende sectie zal een verband tussen de stabiliteit van de twee evenwichten opstellen, namelijk dat er altijd één evenwicht stabiel is en één instabiel en dat een invaderende mutant (een mutant die kan groeien) onder enkele voorwaarden altijd de resident zal verdringen.

2.3 Invasie impliceert substitutie

Ondanks dat er een stelling bestaat die zegt dat invasie ook daadwerkelijk substitutie als gevolg heeft (zie [1], Appendix B), zullen we hier toch een klein stuk er aan wijden om dit geloofwaardig te maken. Hiervoor zullen we ons verdiepen in de eigenschappen van de invasie eigenwaarde (2.12).

De eerste eigenschap van de invasie eigenwaarde (2.12) is dat $\lambda(x, x) = 0$ ('mutanten' met dezelfde traitwaarde kunnen niet invaderen). Deze eigenschap volgt direct uit de definitie, de eigenschappen (A.1 en A.3) van de functie f die in Appendix A afgeleid zijn en de eigenschappen van het evenwicht (2.5), namelijk:

$$\begin{aligned}\lambda(x, x) &\stackrel{def}{=} f(0, \bar{n}(x), \bar{N}(x), x, x) \\ &\stackrel{A.3}{=} f(\bar{n}(x), 0, \bar{N}(x), x, x) \\ &\stackrel{A.1}{=} f(\bar{n}(x), 0, \bar{N}(x), x, \cdot) \stackrel{2.5}{=} 0.\end{aligned}\tag{2.15}$$

Sterker nog, als $x' = x$ dan zijn alle punten

$$(n, n', N) = ((1 - \phi)\bar{n}(x), \phi\bar{n}(x'), (1 - \phi)\bar{N}(x) + \phi\bar{N}(x')) \text{ met } 0 \leq \phi \leq 1 \tag{2.16}$$

op het segment dat de twee evenwichten (2.9 en 2.10) verbind een evenwicht. Dit komt doordat

$$\begin{aligned}f((1 - \phi)\bar{n}(x), \phi\bar{n}(x'), \bar{N}(x), x, x) &\stackrel{A.4}{=} f(\bar{n}(x), 0, \bar{N}(x), x, x) \\ &\stackrel{A.1}{=} f(\bar{n}(x), 0, \bar{N}(x), x, \cdot) \\ &\stackrel{2.5}{=} 0\end{aligned}\tag{2.17}$$

en op analoge wijze

$$F((1 - \phi)\bar{n}(x), \phi\bar{n}(x'), \bar{N}(x), x, x) = 0. \tag{2.18}$$

Al deze evenwichten zijn neutraal stabiel omdat de invasie eigenwaarde (2.12) in dit geval verdwijnt en de overige eigenwaardes zijn de negatieve eigenwaardes van de matrix $J_r(x)$. Dus wanneer x' in de buurt van x is, zullen er in ieder geval geen banen van dit segment (2.16) aflopen.

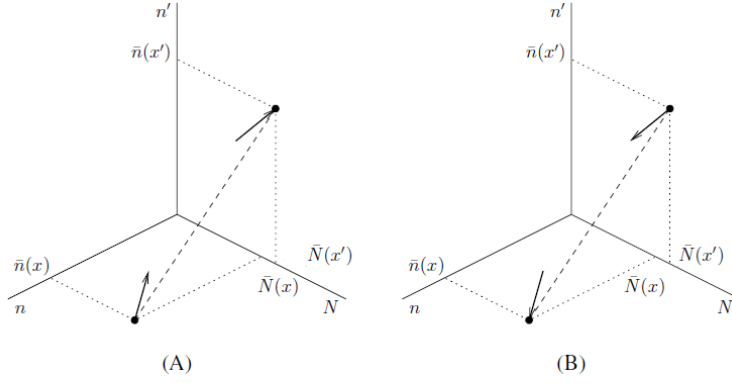
De tweede eigenschap leest

$$\lambda(x, x') = -\lambda(x', x) \tag{2.19}$$

als x in de buurt van x' ligt (wat onder de aanname van kleine mutaties wel degelijk het geval is). Intuïtief staat hier niets bijzonders, want dit zegt alleen maar dat de relatieve fitness van een soort gekarakteriseerd door een trait x ten opzichte van een soort gekarakteriseerd door een trait x' het tegenovergestelde is wanneer de rollen omgedraaid zijn. Het gevolg hiervan is dat altijd één van de twee evenwichten (2.9 en 2.10) stabiel is en één instabiel.

Als we de eigenschappen (2.15 en 2.19) combineren kunnen we concluderen dat in het algemeen geldt dat

$$\frac{\partial}{\partial x'} \lambda(x, x')|_{x'=x} \neq 0. \tag{2.20}$$



Figuur 2.2: De stabiliteit van de evenwichten (2.9) en (2.10) van het resident-mutant model (2.2). In (A) is 2.12 positief en daardoor het evenwicht (2.9) instabiel en het evenwicht (2.10) stabiel. In (B) is 2.12 negatief en daardoor het evenwicht (2.9) stabiel en het evenwicht (2.10) instabiel. De pijlen geven de richting van de dynamica in de buurt van het evenwicht aan. De stippellijn is het segment (2.16) van neutraal stabiele evenwichten dat de andere twee evenwichten verbindt.

Hier verwaarlozen we het niet generieke geval waarin (2.20) wel gelijk is aan nul. Deze gevallen zullen later terug komen in sectie 3.2 en een belangrijke rol spelen in het concept van evolutionaire evenwichten.

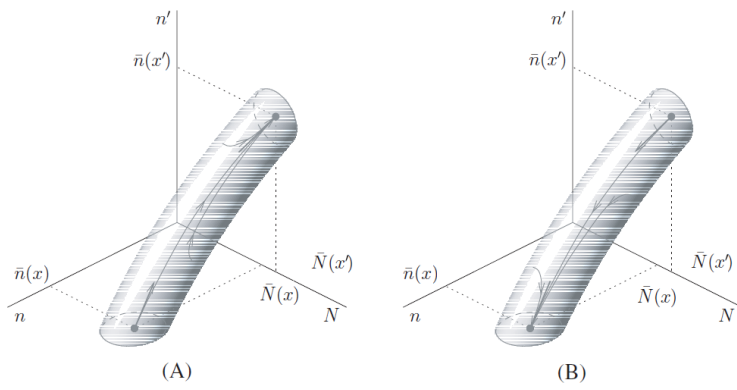
Als we nu van de invasie eigenwaarde (2.12) een Taylorexpanisie nemen rondom $x' = x$ en rekening houden met de eigenschappen (2.15 en 2.20) dan vinden we

$$\lambda(x, x') = \frac{\partial}{\partial x'} \lambda(x, x')|_{x'=x} (x' - x) + O(|x' - x|^2). \quad (2.21)$$

Dit betekent dat de stabiliteit van de evenwichten (2.9 en 2.10) alleen afhangt van het teken van $\frac{\partial}{\partial x'} \lambda(x, x')|_{x'=x} (x' - x)$, voor x' dicht genoeg bij x . Nog veel interessanter is dat de invasie eigenwaarde van $O(|x' - x|)$ is en dus kleiner dan de absolute waarden van de reële delen van alle andere eigenwaardes is. Dit betekent dat de dynamica van het resident-mutant model (2.2) in de buurt van de evenwichten (2.9 en 2.10) in de richting van de eigenvector behorende bij de invasie eigenwaarde langzamer gaat dan in alle andere richtingen (de e -macht behorende bij die vector van de oplossing wordt minder snel nul). Als we dit combineren met de eigenschappen van het segment (2.16) dan weten we dat de lokale dynamica is zoals in Figuur (2.2).

Uiteindelijk zullen we toch grijpen naar de eerder genoemde 'Invasion implies substitution' stelling. Deze stelling zegt dat onder de huidige aannames er een invariant gebied is te vinden die de evenwichten (2.9 en 2.10) verbindt zodat alle banen die in dit gebied beginnen in het stabiele evenwicht eindigen, zie ook Figuur (2.3).

We hebben nu een begrip opgebouwd van de gevolgen van het introduceren van een mutant met traitwaarde x' in een residente populatie met traitwaarde x . We weten dat wanneer een mutant succesvol is (als hij kan invaderen) dat dan de mutant de resident ook zal verdringen en zelf de plaats van resident zal innemen. We kunnen nu een stap nemen naar de evolutionaire tijdschaal waar we ons voornamelijk bezig zullen houden met de gevolgen van een hele reeks willekeurige mutaties. Dit is dan ook wat er in het volgende hoofdstuk gebeurt.



Figuur 2.3: *Het resultaat van de 'Invasion Implies Substitution' stelling. Het gearceerde gebied is het invariante gebied waar banen niet uit kunnen ontsnappen.*

Hoofdstuk 3

Evolutionaire tijdschaal

3.1 De Kanonieke Vergelijking van Adaptive Dynamics

Vanaf dit moment laten we de analyse op een demografische tijdschaal achter ons en stappen we over op de evolutionaire tijdschaal. Dit doen we omdat de evolutie van de trait x het gevolg is van een hele reeks mutaties die stuk voor stuk hun gevolgen hebben op de demografische tijdschaal en deze reeks van mutaties niet te bevatten zijn wanneer we blijven rondlopen op een demografische tijdschaal. Net zoals eerder kijken we alleen naar extreem kleine en zeldzame mutaties, zodat we de resultaten uit Hoofdstuk 2 kunnen gebruiken.

We zijn geïnteresseerd in $\dot{x}$, de verandering van de traitwaarde x in de (evolutionaire) tijd. Aangezien de evolutionaire verandering van stochastische aard is (geboortes, sterftes en mutaties zijn kansprocessen) kunnen we $\dot{x}$ alleen interpreteren in de zin van verwachtingswaardes, namelijk:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \lim_{dt \rightarrow 0} \frac{\mathbb{E}[x(t+dt) - x(t)]}{dt} \\ &= \lim_{dt \rightarrow 0} \int_{-\infty}^{\infty} (x' - x) P(x, x', dt) dx'.\end{aligned}\tag{3.1}$$

In deze vergelijking (3.1) is

$$P(x, x', dt) dx' \tag{3.2}$$

de kans dat een gemeenschap die gekarakteriseerd wordt op tijdstip t door de trait x later op het tijdstip $t + dt$ gekarakteriseerd zal zijn door een traitwaarde tussen x' en $x' + dx'$.

Voordat we de integraal in (3.1) uit kunnen rekenen moeten we eerst de kans (3.2) bepalen. Deze kans (3.2) kunnen we als het product van drie verschillende kansen schrijven, namelijk:

$$P(x, x', dt) dx' = P_m(x, dt) P'(x, (x' - x)) P_s(x, x') dx', \tag{3.3}$$

waarbij

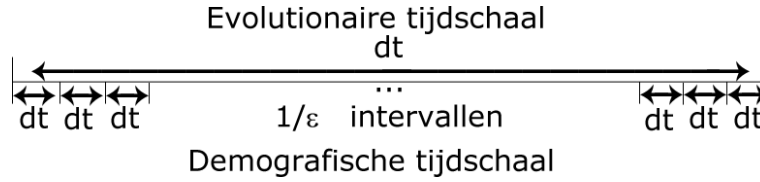
1. P_m , de kans dat een mutatie plaatsvindt in het tijdsinterval $[t, t + dt]$.
2. $P' dx'$, de kans dat de trait van een mutant tussen x' en $x' + dx'$ zal zitten.
3. P_s , de kans dat de mutant met de resident vervangt in het ecosysteem.

Deze drie kansen kunnen we elk afzonderlijk uitrekenen en dit is dan ook wat we in de volgende secties 3.1.1, 3.1.2 en 3.1.3 zullen doen. Vervolgens zullen we deze gebruiken om de kans (3.2) te bepalen en uiteindelijk de integraal in (3.1) uit rekenen in de sectie 3.1.4.

3.1.1 De kans P_m

We gaan nu de kans P_m (de kans dat een mutatie plaatsvindt in het tijdsinterval $[t, t + dt]$) afleiden.

Aangezien $[t, t + dt]$ een tijdsinterval op een evolutionaire tijdschaal is en mutaties op de demografische tijdschaal plaatsvinden (mutaties kunnen ontstaan bij geboortes) moeten we ergens een onderscheid tussen de twee tijdsschalen maken. Hiervoor introduceren we de tijdschalende factor ϵ , die zoals altijd klein en positief is en die we uiteindelijk naar nul gaan sturen in een limietproces om de tijdsschalen volledig te scheiden. We nemen dus aan dat een kleine hoeveelheid dt van evolutionaire tijd gelijk is aan een grote hoeveelheid demografische tijd dt/ϵ , waarbij we dus het evolutionaire tijdsstapje op kunnen delen in $1/\epsilon$ tijdstapjes ter grootte van dt op de demografische tijdschaal (Zie ook Figuur (3.1)).



Figuur 3.1: Schematische weergave van de verhoudingen tussen de evolutionaire- en de demografische tijdschaal. Een tijdstapje dt op de evolutionaire tijdschaal is gelijk aan dt/ϵ tijd op de demografische tijdschaal.

Definieer $\epsilon\mu(x)$ als de kans op een mutatie in de trait x , gegeven een geboorte. Hier houdt de factor ϵ er rekening mee dat mutaties extreem zeldzaam zijn op de demografische tijdschaal. Neem vervolgens aan dat de traits die de populatie karakteriseren onafhankelijk muteren, zodat de kans op twee mutaties van $O(\epsilon^2)$ is en zal verdwijnen in het limietgeval ($\epsilon \rightarrow 0$). De kans op een mutatie in een klein demografisch tijdsstapje dt wordt dan gegeven door

$$\epsilon\mu(x)P(\text{geboorte}), \quad (3.4)$$

waarbij $P(\text{geboorte})$ de kans op één geboorte is in zo'n klein tijdsintervalletje op de demografische tijdschaal. We kijken hier niet naar meer geboortes omdat de kans op meerdere geboortes van $O(dt^2)$ is (en deze zal dus verdwijnen in de limiet (3.1)). De kans op één geboorte in een tijdstapje dt wordt gegeven door

$$P(\text{geboorte}) = b(\bar{n}(x), 0, \bar{N}(x), x, \cdot)\bar{n}(x)dt + O(dt^2), \quad (3.5)$$

namelijk de geboortesnelheid van de residente populatie die zijn evenwicht in het resident model al bereikt heeft, geschaald over het tijdstapje dt plus nog de kans op een geboorte van $O(dt^2)$ (die volgt uit een geboorte wanneer de residente populatie nog niet in evenwicht is). Dus, in elk van de $1/\epsilon$ tijdsintervalletjes op de demografische tijdschaal die het evolutionaire tijdsintervalletje $[t, t + dt]$ samenstellen ontstaat er een mutatie in de trait x met kans

$$\epsilon\mu(x)b(\bar{n}(x), 0, \bar{N}(x), x, \cdot)\bar{n}(x)dt + O(dt^2). \quad (3.6)$$

Verder nemen we aan dat de mutaties in de intervalletjes op demografische tijdschaal onafhankelijk van elkaar plaatsvinden, zodat meer dan één mutatie in het interval op evolutionaire tijd van $O(dt^2)$ is en dus geen bijdrage geeft aan de limiet (3.1). Dus, omdat er maar één mutatie in het tijdsinterval $[t, t + dt]$ plaats kan vinden, wordt de kans op een mutatie in het evolutionaire tijdsinterval gegeven door $1/\epsilon$ keer de kans dat er een mutatie optreedt in maar één van alle $1/\epsilon$ intervalletjes op de demografische tijdschaal, namelijk:

$$\begin{aligned} 1/\epsilon & \cdot [\epsilon\mu(x)b(\bar{n}(x), 0, \bar{N}(x), x, \cdot)\bar{n}(x)dt + O(dt^2)] \\ & \cdot [1 - \epsilon\mu(x)b(\bar{n}(x), 0, \bar{N}(x), x, \cdot)\bar{n}(x)dt + O(dt^2)]^{(1/\epsilon-1)}. \end{aligned} \quad (3.7)$$

Echter, alleen de termen die lineair zijn in dt zullen niet verdwijnen in de limiet (3.1) en dus kunnen we net zo goed voor de kans op een mutatie in het evolutionaire tijdsinterval $[t, t + dt]$ schrijven:

$$P_m(x, dt) = \mu(x)b(\bar{n}(x), 0, \bar{N}(x), x, \cdot)\bar{n}(x)dt. \quad (3.8)$$

3.1.2 De kans $P'dx'$

We gaan nu enkele essentiële eigenschappen van de kans $P'dx'$ (de kans dat de trait van een mutant tussen x' en $x' + dx'$ zal zitten) afleiden die nodig zijn voor de uiteindelijke berekening in sectie 3.1.4.

We nemen aan dat er al een mutatie plaatsvindt in de trait x (deze kans zit immers al in P_m), dus we hoeven ons alleen te concentreren op de grootte van de mutationale stap ($x' - x$). We nemen aan dat deze mutationale stap beschreven wordt door een stochast onder een geschikte kansdichtheid P' . Verder nemen we aan dat de mutatie geen voorkeur heeft van richting, zodat de verdeling van $(x' - x)$ symmetrisch rond nul is en dus dat

$$\mathbb{E}(x') = x. \quad (3.9)$$

Het is best mogelijk dat de dichtheid P' beïnvloed wordt door de huidige waarde voor de trait x , dus we moeten een familie van verdelingen bekijken die geparametriseerd is door x , zeg $P'(x, (x' - x))$. Net zoals eerder bij de kans op een mutatie willen we nu ook nog dat de grootte van de mutatie extreem klein is. Hiervoor gebruiken we weer de tijdschalende factor ϵ en definiëren we $\epsilon\sigma(x)$ voor de standaardafwijking van $P'(x, (x' - x))$. Onze gewenste familie van kansdichtheden $P'(x, (x' - x))$ kunnen we dan eenvoudig vinden door een geschikte kansverdeling, zeg $D(x, (x' - x))$, met standaardafwijking $\sigma(x)$ te herscalen:

$$P'(x, (x' - x)) = \frac{1}{\epsilon} D\left(x, \frac{(x' - x)}{\epsilon}\right). \quad (3.10)$$

De variantie van de mutationale stapgrootte $(x' - x)$ (en dus ook van de familie van dichtheden) wordt dan gegeven door

$$\begin{aligned} \text{Var}(x' - x) &= \mathbb{E}[(x' - x)^2] - \mathbb{E}[(x' - x)]^2 \\ &\stackrel{3.9}{=} \mathbb{E}[(x' - x)^2] \\ &= \int_{-\infty}^{\infty} (x' - x)^2 P'(x, (x' - x)) dx' \\ &\stackrel{3.10}{=} \int_{-\infty}^{\infty} (x' - x)^2 \frac{1}{\epsilon} D\left(x, \frac{(x' - x)}{\epsilon}\right) dx' \\ &= \epsilon^2 \int_{-\infty}^{\infty} \left(\frac{x' - x}{\epsilon}\right)^2 \frac{1}{\epsilon} D\left(x, \frac{(x' - x)}{\epsilon}\right) dx' \\ &= \epsilon^2 \int_{-\infty}^{\infty} \left(\frac{x' - x}{\epsilon}\right)^2 D\left(x, \frac{(x' - x)}{\epsilon}\right) d\left(\frac{x' - x}{\epsilon}\right) \\ &= \epsilon^2 \sigma^2(x). \end{aligned} \quad (3.11)$$

De eigenschappen die we in deze sectie afgeleid hebben zijn voldoende om het gewenste resultaat in sectie 3.1.4 af te leiden.

3.1.3 De kans P_s

We gaan nu de kans P'_s (de kans dat de mutant de resident vervangt in het ecosysteem) afleiden. Eerder (in sectie 2.3) hebben we al afgeleid dat een mutant met traitwaarde x' de

resident met traitwaarde x zal vervangen, dan en slechts dan als $\frac{\partial}{\partial x'}\lambda(x, x')|_{x'=x}(x' - x) > 0$. Men zou dan verwachten dat de kans dat de mutant de resident vervangt gegeven wordt door

$$\begin{cases} 1 & \text{als } \frac{\partial}{\partial x'}\lambda(x, x')|_{x'=x}(x' - x) > 0 \\ 0 & \text{anders} \end{cases}. \quad (3.12)$$

In die afleiding hebben we echter verwaarloosd dat een mutant accidenteel toch nog kan uitsterven wanneer het nog in kleine aantallen aanwezig is (bijvoorbeeld bij een natuurramp). In deze sectie zullen we dit niet doen.

Accidentele uitsterving kan alleen plaatsvinden als de mutant in kleine aantallen aanwezig is, dus de kans dat een mutante populatie aan dit fenomeen ontsnapt kunnen we ook zien als de kans dat een mutante populatie een zekere grote populatiegrootte bereikt. Hiervoor zullen we de kans dat een populatie een zekere grootte I bereikt bekijken en vervolgens de limiet $I \rightarrow \infty$ nemen voor deze kans.

In Appendix C van [1] wordt bewezen dat de kans dat een mutante populatie van 1 naar I individuen groeit (als de mutatie gunstig is) gegeven wordt door

$$\frac{1 - \frac{\lambda_d(x, x')}{\lambda_b(x, x')}}{1 - \left(\frac{\lambda_d(x, x')}{\lambda_b(x, x')}\right)^I}, \quad (3.13)$$

waarbij

$$\begin{aligned} \lambda(x, x') &= f(0, \bar{n}(x), \bar{N}(x), x', x) \\ &= b(0, \bar{n}(x), \bar{N}(x), x', x) - d(0, \bar{n}(x), \bar{N}(x), x', x) \\ &= \lambda_b(x, x') - \lambda_d(x, x'). \end{aligned} \quad (3.14)$$

De kans dat de mutant de resident vervangt wordt nu gegeven door het product van de kansen (3.12) en (3.13) waarbij ook nog de limiet van $I \rightarrow \infty$ genomen wordt, oftewel:

$$P_s(x, x') = \lim_{I \rightarrow \infty} \frac{1 - \frac{\lambda_d(x, x')}{\lambda_b(x, x')}}{1 - \left(\frac{\lambda_d(x, x')}{\lambda_b(x, x')}\right)^I} \cdot \begin{cases} 1 & \text{als } \frac{\partial}{\partial x'}\lambda(x, x')|_{x'=x}(x' - x) > 0 \\ 0 & \text{anders} \end{cases}. \quad (3.15)$$

Wanneer we deze limiet (3.15) uitwerken vinden we

$$P_s(x, x') = \begin{cases} \frac{\lambda(x, x')}{\lambda_b(x, x')} & \text{als } \frac{\partial}{\partial x'}\lambda(x, x')|_{x'=x}(x' - x) > 0 \\ 0 & \text{anders} \end{cases}. \quad (3.16)$$

3.1.4 Samenvoegen

Nu we de drie kansen P_m , $P'dx'$ en P_s bepaald hebben kunnen we eindelijk de limiet (3.1) uitrekenen.

Als we (3.3) substitueren in (3.1) dan vinden we

$$\dot{x} = \lim_{dt \rightarrow 0} \frac{1}{dt} \int_{-\infty}^{\infty} (x' - x) P_m(x, dt) P'(x, (x' - x)) P_s(x, x') dx'. \quad (3.17)$$

Vervolgens kunnen we (3.8) gebruiken om (3.17) te vereenvoudigen tot

$$\dot{x} = \mu(x) b(\bar{n}(x), 0, \bar{N}(x), x, \cdot) \bar{n}(x) \int_{-\infty}^{\infty} (x' - x) P'(x, (x' - x)) P_s(x, x') dx'. \quad (3.18)$$

Als we dit niet al eerder voor het gemak gedaan hadden, dan zou dit tevens het punt zijn waarop we alle delen van $O(dt)$ verwaarloosd zouden hebben in de limiet $dt \rightarrow 0$. Merk nu op dat we het integratiegebied kunnen aanpassen, omdat er een deel is waar (3.16) gelijk aan nul is. Wanneer (2.20) positief is dan hoeven we slechts te integreren van x tot ∞ en wanneer (2.20) negatief is, dan zal het integratiegebied $(-\infty, x)$ zijn. Dus wanneer we (3.16) in (3.18) substitueren dan krijgen we

$$\dot{x} = \mu(x)b(\bar{n}(x), 0, \bar{N}(x), x, \cdot)\bar{n}(x) \int_{x[-\infty]}^{\infty[x]} (x' - x)P'(x, (x' - x)) \frac{\lambda(x, x')}{\lambda_b(x, x')} dx' \quad (3.19)$$

wanneer (2.20) positief/[negatief] is. Hierna zullen we gebruik maken van de eerste orde Taylor expansie

$$\frac{\lambda(x, x')}{\lambda_b(x, x')} = \frac{1}{\lambda_b(x, x)} \frac{\partial}{\partial x'} \lambda(x, x')|_{x'=x} (x' - x) + O(|x' - x|^2), \quad (3.20)$$

waarbij we gebruikt hebben gemaakt van het feit dat $\lambda(x, x) = 0$ (zie 2.15). Als we deze Taylor expansie (3.20) gebruiken en ook nog de termen van $O(|x' - x|^2)$ verwaarlozen (dit mag alleen omdat $(x' - x)$ willekeurig klein wordt in het limietgeval $\epsilon \rightarrow 0$), dan is (3.19) te vereenvoudigen tot

$$\dot{x} = \mu(x)\bar{n}(x) \frac{\partial}{\partial x'} \lambda(x, x')|_{x'=x} \int_{x[-\infty]}^{\infty[x]} (x' - x)^2 P'(x, (x' - x)) dx'. \quad (3.21)$$

Hier hebben we ook gebruikt gemaakt van het feit dat $b(\bar{n}(x), 0, \bar{N}(x), x, \cdot) = \lambda_b(x, x')$ (zie 3.14). Merk nu op dat de integraal in (3.21) niets anders is dan $\frac{1}{2}\epsilon^2\sigma^2(x)$, de helft van de variantie van de kansverdeling $P'(x, (x' - x))$ (deze was namelijk symmetrisch rond nul waar $x' = x$, zie sectie 3.1.2), dus

$$\dot{x} = \epsilon^2 \frac{1}{2} \mu(x) \sigma^2(x) \bar{n}(x) \frac{\partial}{\partial x'} \lambda(x, x')|_{x'=x}. \quad (3.22)$$

Nu kunnen we een nieuwe tijdsvariabele $\tau = \epsilon^2 t$ introduceren zodat

$$\frac{dx}{d\tau} = \frac{dx}{dt} \frac{dt}{d\tau} = \frac{1}{\epsilon^2} \frac{dx}{dt}, \quad (3.23)$$

waardoor we de factor ϵ^2 uit (3.22) kwijt raken. Voor notationeel gemak zullen we dit echter niet doen en gewoon de factor ϵ^2 wegstrepen uit (3.22) zodat we het eindproduct van deze reeks van afleidingen krijgen, namelijk de kanonieke vergelijking van Adaptive Dynamics:

$$\dot{x} = \frac{1}{2} \mu(x) \sigma^2(x) \bar{n}(x) \frac{\partial}{\partial x'} \lambda(x, x')|_{x'=x}. \quad (3.24)$$

Deze vergelijking vertelt ons hoe de traitwaarde x verandert door een lang evolutionair proces bestaande uit willekeurige mutaties die met snelheid $\mu(x)\bar{n}(x)$ en een variantie $\sigma^2(x)$ in grootte plaatsvinden. Van de mutaties zal slechts de helft gunstig zijn en voor substitutie kunnen zorgen (de mutaties zijn symmetrisch rond de oorspronkelijke traitwaarde en ze zijn slechts gunstig aan één kant). Zelfs wanneer een mutatie gunstig is garandeert dit nog niet dat de mutant de resident zal vervangen, omdat deze nog steeds acccidenteel kan uitsterven aangezien de mutant nog slecht in kleine aantallen aanwezig is. De kans dat de mutant ontsnapt aan deze accidentele extinctie is proportioneel aan zijn fitness ten opzichte van de resident, namelijk $\frac{\partial}{\partial x'} \lambda(x, x')|_{x'=x}$.

De volgende secties zullen zich bezighouden met bestuderen van de dynamica van deze kanonieke vergelijking (3.24).

3.2 Evolutionaire Evenwichten

In de vorige sectie hebben we de kanonieke vergelijking van Adaptive Dynamics (3.24) afgeleid. Deze niet-lineaire differentiaalvergelijking vertelt ons hoe x zich in de continue evolutionaire tijd ontwikkelt. Doordat de vergelijking niet-lineair is, is het heel logisch om te verwachten dat de evolutionaire dynamica hetzelfde ingewikkelde gedrag kan vertonen als andere niet-lineaire vergelijkingen zoals evolutionaire evenwichten, evolutionaire cycli enzovoorts. Deze sectie zal zich bezighouden met het vinden en classificeren van paren (x, x') waarvoor $\dot{x}$ in evenwicht is ($\dot{x} = 0$), want dit zijn immers de punten waarvoor dit gedrag ontstaat.

Het vinden van paren (x, x') waarvoor $\dot{x}$ in evenwicht is, is zeer eenvoudig:

$$\dot{x} = 0 \Leftrightarrow \frac{\partial}{\partial x'} \lambda(x, x')|_{x'=x} = 0, \quad (3.25)$$

want alle andere termen $\mu(x)$, $\sigma^2(x)$ en $\bar{n}(x)$ uit de vergelijking (3.24) zijn positief.

Het classificeren van de evenwichten kost echter wat meer moeite: Het gedrag in de buurt van een evenwicht $\bar{x}$ kunnen we bestuderen door middel van linearisatie, maar omdat

$$0 \stackrel{2.15}{=} \frac{\partial}{\partial x} \lambda(x, x) = \frac{\partial}{\partial x} \lambda(x, x')|_{x'=x} + \frac{\partial}{\partial x'} \lambda(x, x')|_{x'=x} \quad (3.26)$$

en een evolutionair evenwicht juist een punt is waar de eerste afgeleide naar x' van de invasie eigenwaarde verdwijnt (zie 3.25) betekent dit dat

$$\frac{\partial}{\partial x} \lambda(x, \bar{x})|_{x=\bar{x}} = \frac{\partial}{\partial x'} \lambda(\bar{x}, x')|_{x'=\bar{x}} = 0. \quad (3.27)$$

Dit maakt het noodzakelijk om de tweede orde afgeleiden te bestuderen. Sterker nog, de Taylor expansie van de invasie eigenwaarde rond $(\bar{x}, \bar{x})$ wordt gegeven door

$$\begin{aligned} \lambda(x, x') &= \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} \lambda(x, \bar{x})|_{x=\bar{x}} (x - \bar{x})^2 \\ &+ \frac{\frac{\partial^2}{\partial x \partial x'} \lambda(x, x')|_{x'=x=\bar{x}} (x - \bar{x})(x' - \bar{x})}{\frac{\partial^2}{\partial x^2}} \\ &+ \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x'^2} \lambda(x, x')|_{x'=x} (x' - \bar{x})^2 \\ &+ O(\|(x - \bar{x}, x' - \bar{x})\|^3), \end{aligned} \quad (3.28)$$

waarbij de nulde orde afgeleide in (3.28) weggevallen is door (2.15) en de eerste orde afgeleiden door (3.27).

Voor het bestuderen van de tweede orde afgeleiden merken we nog een eigenschap op die volgt uit een extra keer differentieren van (3.26), namelijk:

$$\frac{\partial^2}{\partial x^2} \lambda(x, x')|_{x'=x} + 2 \frac{\partial^2}{\partial x \partial x'} \lambda(x, x')|_{x'=x} + \frac{\partial^2}{\partial x'^2} \lambda(x, x')|_{x'=x} = 0. \quad (3.29)$$

Als we het volgende definiëren

$$c_{11} = \frac{\partial^2}{\partial x^2} \lambda(x, x')|_{x'=x} \quad \text{en} \quad c_{22} = \frac{\partial^2}{\partial x'^2} \lambda(x, x')|_{x'=x}, \quad (3.30)$$

dan kunnen we vanwege (3.29) zeggen dat

$$c_{12} = c_{21} = -\frac{1}{2}(c_{11} + c_{22}), \quad (3.31)$$

waarbij c_{12} en c_{21} gedefinieerd zijn als de gemengde tweede orde afgeleiden. Dit stelt ons in staat om langs de diagonaal $x = x'$ onze aandacht te beperken tot het bestuderen van c_{11} en c_{22} , omdat $c_{12} = c_{21}$ dan ook meteen bekend zijn. Verder zijn we alleen geïnteresseerd in het gedrag langs de diagonaal (omdat we hebben aangenomen dat mutaties klein zijn) dus we kunnen deze eigenschap altijd gebruiken.

We hebben nu de volledige gereedschapskist tot onze beschikking om evolutionaire evenwichten te classificeren. We zullen deze punten classificeren aan de hand van het gedrag in de buurt van het singuliere punt. Deze classificaties komen op een natuurlijke wijze voort uit de volgende vier vragen die wij zullen stellen:

1. Als de resident een trait waarde $\bar{x}$ heeft, kunnen mutanten met een trait waarde daar in de buurt nog steeds invaderen?
Deze vraag met nee beantwoorden is niets anders dan zeggen dat $\bar{x}$ een steady state van de Adaptive Dynamics is.
2. Als de resident een trait waarde in de buurt van $\bar{x}$ heeft, zijn succesvolle mutanten dan dichterbij $\bar{x}$ of juist verder weg?
Hier vragen we ons niets anders af dan of x naar het singuliere punt $\bar{x}$ toe zal convergeren of juist er van af.
3. Zijn er paren van traitwaardes (x, x') zodat zowel $\lambda(x, x') > 0$ als $\lambda(x', x) > 0$. Hier vragen we ons af of wederzijdse invasie mogelijk is. Als dit het geval is kan het zijn dat de Invasion Implies Substitution stelling niet meer werkt en dat er een dimorfe residente populatie kan ontstaan in plaats van dat een succesvolle mutant de plek van de resident overneemt.
4. Kan een mutant met trait waarde $\bar{x}$ invaderen als de resident een traitwaarde daar in de buurt heeft?
Het nut van deze vraag is misschien ver te zoeken, maar wanneer deze beantwoordt wordt en alle resultaten worden samengevoegd zorgt het stellen van deze vraag er voor dat we een mooi symmetrisch plaatje krijgen. Dit is ook de enige reden om deze vraag mee te nemen.

Het beantwoorden van deze vier vragen stelt ons in staat acht verschillende gebieden in het c_{11}, c_{22} -vlak aan te geven waar het gedrag in de buurt van het evenwicht verschillend is (Zie Figuur (3.2)). De antwoorden zijn als volgt:

1. Als een resident een traitwaarde $\bar{x}$ heeft en mutanten met een traitwaarde x' (in de buurt van $\bar{x}$) kunnen invaderen, dan moet $\lambda(\bar{x}, x') > 0$ voor x' groter of kleiner dan $\bar{x}$ en omdat $\lambda(\bar{x}, \bar{x}) = 0$ betekent dit dat de invasie eigenwaarde als functie van x' een lokaal minimum heeft in $\bar{x}$ langs de lijn $x = \bar{x}$. De eis hiervoor is

$$c_{22} = \frac{\partial^2}{\partial x'^2} \lambda(x, x')|_{x=x'=\bar{x}} > 0. \quad (3.32)$$

Wanneer een mutant niet kan invaderen dan heeft de invasie eigenwaarde op dezelfde manier juist een lokaal maximum in $\bar{x}$ en de eis hiervoor is

$$c_{22} < 0. \quad (3.33)$$

2. Als succesvolle mutanten dichterbij $\bar{x}$ liggen, dan moet de richting van de verandering van de traitwaarde $(\lambda(x, x')|_{x'=x})$ positief zijn als $x < \bar{x}$ en negatief als $x > \bar{x}$. Dus er moet gelden dat

$$\frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{\partial}{\partial x'} \lambda(x, x')|_{x'=x} \right) |_{x=\bar{x}} < 0. \quad (3.34)$$

Maar wanneer we dit uitwerken zien we dat

$$\frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{\partial}{\partial x'} \lambda(x, x') \Big|_{x'=x} \right) \Big|_{x=\bar{x}} = \left(\frac{\partial^2}{\partial x \partial x'} \lambda(x, x') + \frac{\partial^2}{\partial x'^2} \lambda(x, x') \right) \Big|_{x'=x=\bar{x}} \quad (3.35)$$

en door (3.30) en (3.31) betekent (3.34) niets anders dan

$$c_{11} > c_{22} \quad (3.36)$$

3. We zijn op zoek naar de eis waarvoor zowel $\lambda(x, x')$ als $\lambda(x', x)$ groter dan nul is voor (x, x') dicht bij $(\bar{x}, \bar{x})$. Merk hiervoor op dat het omwisselen van x en x' niets anders is dan een spiegeling in de 45° -lijn in het x, x' -vlak. Als we vervolgens weer opmerken dat $\lambda(\bar{x}, \bar{x}) = 0$, dan kunnen we concluderen dat $\lambda(x, x') > 0$ én $\lambda(x', x) > 0$ als de invasie eigenwaarde een (lokaal) minimum heeft in $(\bar{x}, \bar{x})$ langs de -45° -lijn (namelijk $x' = 2\bar{x} - x$). Dus voor de tweede afgeleide moet gelden dat

$$\frac{d^2}{dx^2} \lambda(x, (2\bar{x} - x)) > 0. \quad (3.37)$$

Maar

$$\begin{aligned} \frac{d^2}{dx^2} \lambda(x, (2\bar{x} - x)) &= \frac{d}{dx} \left[\frac{d}{dx} \lambda(x, (2\bar{x} - x)) \right] = \\ \frac{d}{dx} \left[\frac{\partial}{\partial x} \lambda(x, (2\bar{x} - x)) + (-1) \frac{\partial}{\partial x'} \lambda(x, (2\bar{x} - x)) \right] &= \\ \frac{\partial^2}{\partial x^2} \lambda(x, (2\bar{x} - x)) - 2 \frac{\partial^2}{\partial x \partial x'} \lambda(x, (2\bar{x} - x)) + \frac{\partial^2}{\partial x'^2} \lambda(x, (2\bar{x} - x)) \end{aligned} \quad (3.38)$$

en door (3.30) en (3.31) betekent (3.37) niets anders dan

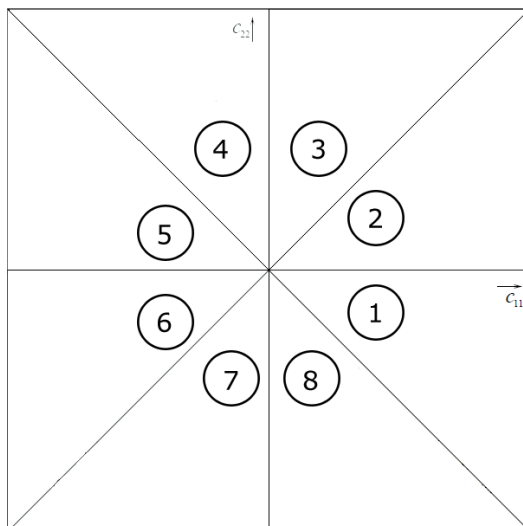
$$c_{11} > -c_{22}. \quad (3.39)$$

4. Als een mutant met traitwaarde $\bar{x}$ een resident kan invaderen als deze een traitwaarde in de buurt van $\bar{x}$ heeft, dan moet de invasie eigenwaarde als functie van x langs de lijn $x' = \bar{x}$ positief zijn in de buurt van $\bar{x}$. Verder gebruiken we weer de eigenschap $\lambda(\bar{x}, \bar{x}) = 0$ om op te merken dat de invasie eigenwaarde als functie van x langs de lijn $x' = \bar{x}$ een minimum in $\bar{x}$ moet hebben. De eis hiervoor is

$$c_{11} > 0. \quad (3.40)$$

We hebben nu vier scheidingslijnen in het $c_{11}, c_{22} - vlak$ die het vlak opdelen in achter verschillende gebieden waar het gedrag rond de singuliere punten anders is, namelijk de scheidingslijnen $c_{22} = 0$, $c_{11} = c_{22}$, $c_{11} = 0$ en $c_{11} = -c_{22}$ (Zie Figuur (3.2)).

Het gedrag rond het singuliere punt $\bar{x}$ in de gebieden (5), (6), (7) en (8) is eenvoudig uit te leggen: In de gebieden (5) en (6) divergeert de traitwaarde van het singuliere punt $\bar{x}$ af terwijl de traitwaarde juist naar $\bar{x}$ toe convergeert in de gebieden (7) en (8) waar vervolgens de evolutie stopt (voor een voorbeeld van monomorfe convergentie, zie sectie 5.1). Het gedrag rond het singuliere punt $\bar{x}$ in de gebieden (1), (2), (3) en (4) is echter wat gecompliceerder omdat dit de gebieden zijn waar coexistentie mogelijk is (want daar geldt dat $c_{11} > -c_{22}$). Wanneer coexistentie optreedt hebben we niet meer te maken met een monomorfe residente populatie, maar een dimorfe waarbij het noodzakelijk is om nieuwe vergelijkingen op te stellen voor de verandering van de traitwaardes (traitwaardes is nu meervoud omdat beide traitwaardes van de residenten elk apart veranderen).



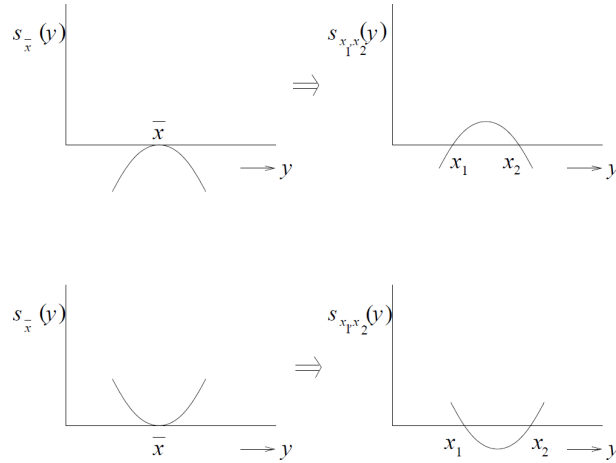
Figuur 3.2: De acht verschillende gebieden in het c_{11}, c_{22} -vlak die ontstaan door de scheidinglijnen $c_{22} = 0$, $c_{11} = c_{22}$, $c_{11} = 0$ en $c_{11} = -c_{22}$.

Als coexistentie plaatsvindt zullen we te maken hebben met twee residente populaties n_1 en n_2 met traitwaardes x_1 en x_2 gevolgd door een mutant n' met traitwaarde x'_1 of x'_2 die ontstaan is door een mutatie in de traitwaarde x_1 of in de traitwaarde x_2 respectievelijk. De verandering van de traitwaardes zal dan gegeven worden door

$$\begin{cases} \dot{x}_1 &= \frac{1}{2}\mu(x_1)\sigma^2(x_1)\bar{n}_1(x_1, x_2)\frac{\partial}{\partial x'_1}\lambda(x_1, x_2, x'_1)|_{x'_1=x_1}, \\ \dot{x}_2 &= \frac{1}{2}\mu(x_2)\sigma^2(x_2)\bar{n}_2(x_1, x_2)\frac{\partial}{\partial x'_2}\lambda(x_2, x_1, x'_2)|_{x'_2=x_2}. \end{cases} \quad (3.41)$$

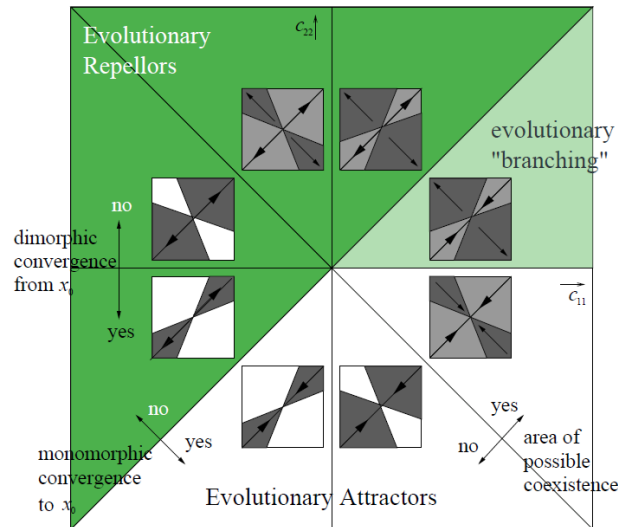
Het is logisch om te verwachten dat $\lambda(x_1, x_2, x_1) = 0 = \lambda(x_2, x_1, x_2)$ en door continuïteit heeft $\lambda(x_1, x_2, x')$ dan als functie van x' een maximum/[minimum] tussen x_1 en x_2 in als $\lambda(\bar{x}, x')$ een maximum/[minimum] heeft in $\bar{x}$ (Zie Figuur (3.3)). In het geval van een maximum betekent dit dan een mutant succesvol is als zijn traitwaarde tussen x_1 en x_2 in zit en dan zal de mutant een van de twee (of zelfs allebei) residenten vervangen. Als reeks van mutaties zullen we dan zien dat de dynamica van de traits dan in $\bar{x}$ eindigt en we spreken dan van een convergerend dimorfisme. In het geval van een minimum is een mutant juist succesvol als het buiten het interval (x_1, x_2) (of (x_2, x_1)) ligt en zal een divergerend dimorfisme het resultaat zijn van een reeks van mutaties.

Als we de bekende eigenschappen gebruiken, dan zien we dat het geval van het convergerende dimorfisme plaatsvindt in gebied (1) terwijl er in de gebieden (2), (3) en (4) er sprake is van een divergerend dimorfisme. Verder onderscheiden de gebieden (2), (3) en (4) zich van elkaar doordat in het monomorfe geval er bij de gebieden (3) en (4) sprake is van divergentie van het evenwicht $\bar{x}$ af terwijl in het gebied (2) monomorfe convergentie naar $\bar{x}$ plaatsvindt. Dus in de gebieden (3) en (4) kan er alleen een dimorfe populatie ontstaan wanneer de dynamica in het punt $\bar{x}$ begint waarna de traitwaardes van de dimorfe populatie van het punt af divergeren. Door dit gedrag, dat lijkt alsof het alleen mogelijk is door creatie, dragen de evenwichten in de gebieden (3) en (4) ook wel de naam 'Gardens of Eden'. In het gebied (2) zal er eerst monomorfe convergentie naar het evenwicht $\bar{x}$ zijn, opgevolgd door dimorfe convergentie van $\bar{x}$ af. Door dit gedrag dragen de singuliere punten die in het gebied (2) vallen de naam 'Branching points'. Een voorbeeld van een branching point wordt gegeven in de sectie 5.2.



Figuur 3.3: De verandering van de invasie eigenwaarde in een monomorfe residente populatie naar die van een dimorfe residente populatie. In dit figuur wordt voor de traitwaarde van de mutant y genoteerd en de invasie eigenwaarde wordt aangegeven als de functie s .

Een overzicht van de verschillende gebieden en hun gedrag in de buurt van hun evenwichten wordt gegeven in Figuur (3.4). Nu we begrijpen hoe we evolutionaire evenwichten kunnen vinden en classificeren beschikken we over genoeg kennis om dit hoofdstuk af te sluiten.



Figuur 3.4: Classificaties van de evolutionaire evenwichten. De kleine figuren binnen de acht verschillende gebieden geven in het lichtgrijs de paren (x, x') waar één van de twee invasie eigenwaarden $\lambda(x, x')$ en $\lambda(x', x)$ positief is, in het donkergrijs de paren (x, x') waar beiden invasie eigenwaarde positief zijn en in het wit waar ze beiden negatief zijn. De pijlen geven de richting van de evolutie van de trait weer.

Hoofdstuk 4

Conclusie

In hoofdstuk 2 hebben we een methode ontwikkelt waardoor we op een eenvoudige manier de gevolgen van een mutatie in een traitwaarde x kunnen bestuderen. Hiervoor hebben we het resident-mutant model (2.2) geïntroduceerd. Dit model dat de twee evenwichten 2.9 en 2.10 heeft, heeft de aardige eigenschap dat de stabiliteit van deze evenwichten zeer eenvoudig te bepalen is door middel van de invasie eigenwaarde (2.12). De stabiliteit van de evenwichten bepaalt tevens of het voor de mutant mogelijk is de residente populatie te invaderen. Dit is als deze eigenwaarde positief is. Omdat de invasie eigenwaarde niets anders is dan de initiële groeisnelheid van de mutant kunnen we concluderen dat een mutant een resident kan invaderen als deze in staat is te groeien wanneer deze nog slechts in kleine aantallen aanwezig is. Verder hebben we in sectie 2.3 ook een begrip van de mogelijke gevolgen van deze invasie opgebouwd. Wanneer de invasie eigenwaarde aan enkele eisen voldoet is het mogelijk om te concluderen dat een invaderende mutant altijd de resident zal vervangen. Dit is belangrijk om te weten, omdat het daardoor duidelijk wordt dat het milieu waar een volgende mutant aan blootgesteld wordt veranderd is ten opzichte van de eerste mutant (de traitwaarde van de resident is iets veranderd).

In hoofdstuk 3 gebruiken we de in hoofdstuk 2 verkregen kennis om de gevolgen van een reeks van mutaties op een langere tijdschaal te bestuderen. In de eerste sectie 3.1 vinden we misschien wel het belangrijkste resultaat uit dit verslag, namelijk de afleiding van de ODE die de gerichte evolutie van de trait x als reeks van mutaties op een langere tijdschaal beschrijft (de kanonieke vergelijking van Adaptive Dynamics (3.24)). Net als bij andere ODE's is het ook bij deze mogelijk dat er een evenwicht aanwezig is. Hoe de evolutie van de trait in de buurt van een evenwicht $\bar{x}$ verloopt vereist een analyse op het niveau van tweede orde afgeleiden. De analyse van deze tweede orde afgeleiden wordt uitvoerig besproken in sectie 3.2. In diezelfde sectie hebben we het vlak van zuivere dubbele afgeleiden (gedefinieerd als het c_{11}, c_{22} -vlak) op weten te splitsen in acht verschillende gebieden waar de evolutie van de trait verschillend is (zie Figuur (3.2)). In sommige gebieden is de evolutie heel eenvoudig: in de gebieden (7) en (8) treedt een monomorfe convergentie naar het evolutionaire evenwicht $\bar{x}$ op, waar vervolgens de evolutie tot een stilstand komt. In de gebieden (5) en (6) is er juist een monomorfe divergentie van het evolutionaire evenwicht $\bar{x}$ af. In andere gebieden kan de evolutie een wat complexer gedrag vertonen omdat het daar mogelijk is dat coexistentie van twee soorten met verschillende traitwaarden in de buurt van $\bar{x}$ kan plaatsvinden. In die gebieden ((1),(2),(3) en (4)) is het mogelijk dat een mutant van een monomorfe residente populatie met een traitwaarde in de buurt van $\bar{x}$ niet in staat is om de residente populatie te verdringen. Het gevolg is dan dat er een dimorfe residente populatie ontstaat en het noodzakelijk wordt om twee ODE's op te stellen die de verandering van de twee verschillende traits beschrijven. Vervolgens kunnen de twee verschillende traitwaarden van het evenwicht $\bar{x}$ af divergeren (gebieden (2), (3) en

(4)) of juist weer naar het evenwicht toe convergeren waarna weer een monomorfe residente populatie zal ontstaan met traitwaarde $\bar{x}$ en de evolutie tot een stilstand komt (gebied (1)). De eenvoud van het bereiken van een evenwicht waar een divergerend dimorfisme op kan treden verschilt sterk. In de gebieden (3) en (4) kan de residente populatie alleen in de buurt van het evenwicht $\bar{x}$ komen door dit als beginvoorwaarde te nemen (al ware het creatie) omdat in het monomorfe geval sprake is van een divergentie van het evenwicht af. In het gebied (2) wordt het evenwicht $\bar{x}$ in het monomorfe geval een stuk makkelijker bereikt omdat de traitwaarde daar naar het evenwicht toe convergeert.

Met de kennis van Adaptive Dynamics die we nu opgebouwd hebben, beschikken we over een krachtige gereedschapskist voor het modelleren van evolutionaire processen. Een dergelijke uitspraak zou weinig geloofwaardigheid hebben als we deze kracht niet zouden demonstreren. Daarom hebben we twee eenvoudige voorbeelden in het hoofdstuk 5 bijgevoegd die beiden zeer verschillend van aard zijn en toch hele interessante resultaten opleveren.

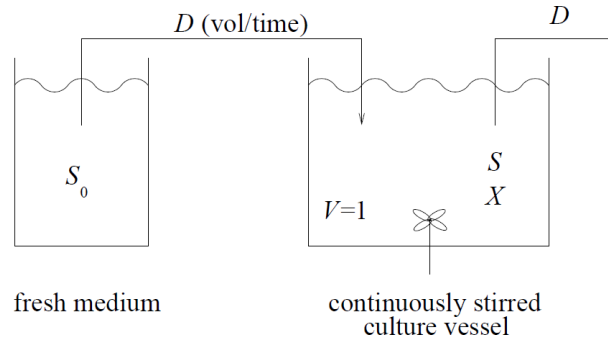
Deze conclusie zou niet compleet zijn zonder aan te kaarten waar de zwakke punten en mogelijkheden tot verbetering van Adaptive Dynamics liggen. Ten eerste is het noodzakelijk op te merken dat we in het gehele verslag uit gegaan zijn van klonale voortplanting en spatiële uniformiteit zodat de groei van de populaties in één enkele vergelijking te omschrijven is. In veel gevallen zijn dit reële aannames, maar er zullen ook genoeg situaties zijn waar men hier vraagtekens bij kan zetten. Ook hebben we aangenomen dat er in het resident model (2.3) maar één evenwicht is terwijl er genoeg groeifuncties f bestaan die meerdere evenwichten toe zouden kunnen laten. Verder hebben we onze aandacht geconcentreerd op populaties die gekarakteriseerd werden door één enkele scalaire trait. Dit kan natuurlijk alleen maar waar zijn in zeer eenvoudige modelsituaties. Verdere ontwikkelingen in de Adaptive Dynamics zouden dus rekening kunnen houden met vectoren van karakteriserende traits en meerdimensionale traits. Ook hebben we de aanname gemaakt dat mutaties zeldzaam en klein zijn, maar ook deze aanname hoeft niet altijd waar te zijn (genen van bacteriën muteren veel sneller met grotere gevolgen). Op deze manier zijn er genoeg aspecten te vinden die nog ruimte voor verbetering bieden in de Adaptive Dynamics. Gecombineerd met de nu al sterke resultaten kunnen we er van uit gaan dat Adaptive Dynamics in de toekomst zal evolueren tot een extreem sterke methode voor het modelleren van evolutie.

Hoofdstuk 5

Voorbeelden

5.1 Pessimisatie

In dit voorbeeld zullen we een model van een chemostaatcultuur bekijken. Verderop in het voorbeeld zullen we een trade-off verband aannemen voor de omzet efficiëntie en de opname efficiëntie waaruit een interessant fenomeen genaamd het pessimisatie principe zal volgen. Het voorbeeld komt grotendeels uit [2] waardoor sommige figuren de notatie uit dit boekje dragen.



Figuur 5.1: *De chemostaatcultuur.*

We bekijken een chemostaatcultuur met volume $V = 1$ waarbij de concentratie organismen aangegeven wordt met X en de concentratie voedingsbodem in de cultuur met S . De cultuur wordt bevoorrad met een concentratie S_0 verse voedingsbodem met een snelheid D . Met dezelfde snelheid D wordt er vloeistof uit de cultuur gepompt (een uniform mengsel van S en X) zodat het volume van de cultuur gelijk blijft. Zie Figuur (5.1) voor een schematische weergave van dit model. We nemen aan dat de snelheid waarmee elk organisme voedingsbodem opneemt wordt beschreven met een Holling type 2 functie $g(S) = \frac{aS}{1 + ahS}$ (waarbij a de snelheid is waarin de organismen voeding vinden en h^{-1} de opname snelheid is) en dat opgenomen voeding direct wordt omgezet in nieuwe organismen met omzet efficiëntie η . We kunnen het model dan als een systeem van ODE's als volgt schrijven:

$$\begin{cases} \dot{S} &= DS_0 - DS - g(S)X, \\ \dot{X} &= -DX + \eta g(S)X. \end{cases} \quad (5.1)$$

Dit evenwicht heeft een niet triviaal evenwicht (waar $X \neq 0$), namelijk

$$(\bar{S}, \bar{X}), \quad (5.2)$$

waarbij belangrijk is dat $g(\bar{S}) = \frac{D}{\eta}$ en $\bar{S} < S_0$ en $\bar{X}$ beiden positief zijn.

Als we nu de omzet efficiëntie η als een adaptieve trait opvatten en een mutant X' introduceren met omzet efficiëntie η' , dan verandert het model (5.1) naar

$$\begin{cases} \dot{S} &= DS_0 - DS - g(S)X, & -g(S)X', \\ \dot{X} &= & -DX + \eta g(S)X, \\ \dot{X}' &= & -DX' + \eta' g(S)X'. \end{cases} \quad (5.3)$$

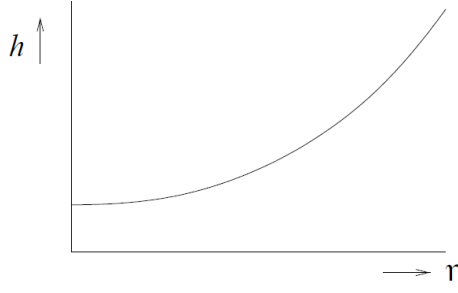
Dit model heeft twee evenwichten, namelijk

$$(\bar{S}_\eta, \bar{X}, 0) \text{ met } g(\bar{S}_\eta) = \frac{D}{\eta} \quad (5.4)$$

en

$$(\bar{S}_{\eta'}, 0, \bar{X}') \text{ met } g(\bar{S}_{\eta'}) = \frac{D}{\eta'} \quad (5.5)$$

waarbij het nu noodzakelijk is om een onderscheid te maken tussen $\bar{S}_\eta$ en $\bar{S}_{\eta'}$ omdat deze van de waarde van η afhangen.



Figuur 5.2: Grafische weergave van het trade-off verband tussen de omzet efficiëntie h^{-1} en de opname efficiëntie η .

De Jacobiaan van het model (5.3) geëvalueerd in het evenwicht (5.4) wordt gegeven door

$$\begin{bmatrix} -D & -\frac{D}{\eta} & -\frac{D}{\eta} \\ \frac{\eta a X}{(1 + ahS)^2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{\eta' (D)}{\eta} - D \end{bmatrix} \quad (5.6)$$

Deze Jacobiaan heeft drie eigenwaarden, namelijk

1. $\lambda(\eta, \eta') = \eta' g(\bar{S}_\eta) - D = -\frac{D(\eta - \eta')}{\eta},$
2. $-\frac{1}{2} \frac{D(1 + ah\bar{S}_\eta) + \sqrt{D^2(1 + ah\bar{S}_\eta)^2 - 4a\bar{X}}}{1 + ah\bar{S}_\eta},$
3. $-\frac{1}{2} \frac{D(1 + ah\bar{S}_\eta) - \sqrt{D^2(1 + ah\bar{S}_\eta)^2 - 4a\bar{X}}}{1 + ah\bar{S}_\eta}.$

We zien dat de reële delen van de tweede en derde eigenwaarde altijd negatief zijn (merk hiervoor op dat $\text{abs}(\sqrt{D^2(1 + ah\bar{S})^2 - 2a\bar{X}}) < \text{abs}(D(1 + ah\bar{S}))$), dus de stabiliteit van het evenwicht is alleen afhankelijk van het teken van de invasie eigenwaarde

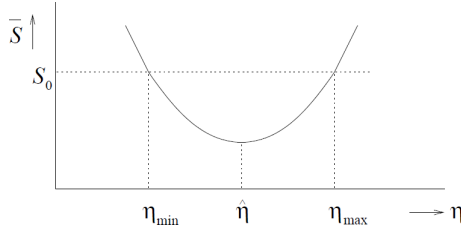
$$\lambda(\eta, \eta') = \eta' g(\bar{S}_\eta) - D = -\frac{D(\eta - \eta')}{\eta}. \quad (5.7)$$

Het evenwicht (5.4) is dan stabiel als $\lambda(\eta, \eta') < 0$ en instabiel als $\lambda(\eta, \eta') > 0$.

Op dezelfde manier kunnen we ook afleiden dat het evenwicht (5.5) stabiel is als $\lambda(\eta', \eta) < 0$ en instabiel als $\lambda(\eta', \eta) > 0$ en als we dit vervolgens combineren met de eigenschap

$$\text{sign}(\lambda(\eta', \eta)) = -\text{sign}(\lambda(\eta, \eta')) \quad (5.8)$$

dan kunnen we concluderen dat altijd maar één van de twee evenwichten (5.4) en (5.5) stabiel is en de andere dan altijd instabiel is. Verder kunnen we ook nog een invariant gebied vinden waar de pijlen naar binnen staan en de evenwichten in liggen, dus de dynamica zal altijd in het stabiele evenwicht eindigen. Dit is dus een eenvoudig voorbeeld waar wel degelijk invasie substitutie impliceert.



Figuur 5.3: De evenwichtssituatie voor de voedingsbodem $\bar{S}$ als functie van de omzet efficiëntie η . De enige geldige populaties zijn populaties met een omzet efficiëntie in het interval $(\eta_{\min}, \eta_{\max})$ omdat moet gelden dat $\bar{S} < S_0$.

Als we nog eens de eisen voor de stabiliteit van het evenwicht (5.5) bekijken, dan zien we dat de mutant succesvol is als $\eta' > \eta$. Dit zou betekenen dat een reeks van gunstige mutaties de waarde van η steeds groter maakt. Dit komt doordat we tot nu toe hebben aangenomen dat er geen kosten zijn voor de mutant om zijn traitwaarde te verhogen, wat natuurlijk niet heel realistisch is. Hierom zullen we vanaf dit moment aannemen dat er een trade-off verband aanwezig is tussen de omzet efficiëntie η en opname efficiëntie h^{-1} , dus dat een toename in η resulteert in een afname van h^{-1} (zie Figuur (5.2)). Hiervoor wordt het noodzakelijk de notatie $h = h(\eta)$ in te voeren.

Vanaf nu is het nodig om een omschrijving van $\bar{S}$ te hebben, deze omschrijving is

$$\bar{S} = \frac{1}{a(\frac{\eta}{D} - h(\eta))}. \quad (5.9)$$

Als we (5.9) combineren met de vorm van $h(\eta)$, dan kunnen we concluderen dat $\bar{S}$ als functie van η een dalparabool is, zie Figuur (5.3). Verder zien we dat de lijn $\bar{S} = S_0$ er voor zorgt dat slechts een eindig interval van η -waardes zorgt voor een geldige populatie (want $\bar{S} < S_0$ was een eis voor het bestaan van een niet triviaal evenwicht). We definiëren dit eindige interval als $(\eta_{\min}, \eta_{\max})$ en we definiëren de waarde van η waarin $\bar{S}$ zijn minimum bereikt als $\hat{\eta}$. Merk nu eerst twee dingen op:

1. $S \mapsto \frac{aS}{1 + ahS}$ is een monotoon stijgende functie,

$$2. \quad \eta \frac{a\bar{S}_\eta}{1 + ah(\eta)\bar{S}_\eta} - D = 0, \text{ onafhankelijk van } \eta.$$

Merk vervolgens op dat de invasie eigenwaarde nu gegeven wordt door

$$\lambda(\eta, \eta') = \eta' g(\bar{S}_\eta) - D = \eta' \frac{a\bar{S}_\eta}{1 + ah(\eta')\bar{S}_\eta} - D, \quad (5.10)$$

dan kunnen we de eerste twee genoemde eigenschappen gebruiken om in te zien dat $\lambda(\eta, \eta') > 0$ als $\bar{S}_{\eta'} < \bar{S}_\eta$, want door de tweede eigenschap geldt dat $\lambda(\eta', \eta') = 0$ en de rest volgt uit het monotoon stijgend zijn van $\frac{aS}{1 + ahS}$ als functie van S . Een mutant is dus succesvol als $\bar{S}_{\eta'} < \bar{S}_\eta$. Dit heeft als gevolg dat een reeks van succesvolle mutaties $\bar{S}_\eta$ naar het minimum $\bar{S}_{\hat{\eta}}$ zal dwingen (zie nogmaals Figuur (5.3)).

We hebben nu dus gezien dat de evolutie als gevolg van succesvolle mutaties er voor zorgt dat wanneer er een trade-off verband tussen η en h^{-1} aanwezig is, de staat van de voedingsbodem naar zijn minimum gedreven wordt. Dus blijkbaar heeft het optimaal aanpassen van de organismen aan het milieu het gevolg dat het milieu zelf juist steeds slechter en slechter wordt. Dit wordt ook wel het pessimisatie principe genoemd.

5.2 Branching point

In dit voorbeeld zullen we een simpel competitie model bekijken en hierin een branching point vinden. Vervolgens laten we zien hoe hieruit sympatrische speciatie (het ontstaan van nieuwe soorten zonder een geografische isolatie) kan volgen. Het voorbeeld komt grotendeels uit [3] waardoor sommige figuren een andere notatie aanhouden dan dat in dit verslag gedaan wordt. Het model ziet er als volgt uit:

$$\frac{1}{n_i} \frac{dn_i}{dt} = r \left(1 - \frac{\sum_j a(x_i, x_j) n_j}{K(x_i)} \right), \quad (5.11)$$

waarbij n_i de populatiegrootte van de i -de soort is, r de constante growth rate is, x_i de trait waarde die bepaalt welk deel van een resource continuum de i -de populatie kan gebruiken, $a(x_i, x_j) = e^{-\frac{1/2(x_i - x_j)^2}{\sigma^2}}$ de Gaussische competitie functie is en $K(x_i) = (1 - x_i^2)_+$ de carrying capacity van de i -de soort.

Laten we nu het meest simpele geval bekijken waarbij één residente populatie (met populatiegrootte n en trait waarde x) aanwezig is en een mutant geïntroduceerd wordt (met populatiegrootte n' en trait waarde x'). Het model reduceert dan tot

$$\begin{cases} \dot{n} &= nr \left(1 - \frac{a(x, x)n + a(x, x')n'}{K(x)} \right), \\ \dot{n}' &= n'r \left(1 - \frac{a(x', x')n' + a(x', x)n}{K(x')} \right). \end{cases} \quad (5.12)$$

Dit model (5.12) heeft twee evenwichten, namelijk

$$(n, n') = (K(x), 0) \quad (5.13)$$

en

$$(n, n') = (0, K(x')). \quad (5.14)$$

De Jacobiaan, geëvalueerd in het evenwicht (5.13), wordt gegeven door

$$J(x, x') = \begin{bmatrix} -r & ra(x, x') \\ 0 & r \left(1 - \frac{a(x', x)K(x)}{K(x')} \right) \end{bmatrix} \quad (5.15)$$

De eigenwaardes van deze Jacobiaan (5.15) worden gegeven door de constante negatieve eigenwaarde $\lambda = -r$ en de invasie eigenwaarde $\lambda(x, x') = r \left(1 - \frac{a(x', x)K(x)}{K(x')} \right)$. De mutant kan invaderen als het evenwicht (5.13) instabiel is (dan is tevens het evenwicht (5.14) stabiel), dit is het geval als er tenminste één eigenwaarde van de Jacobiaan in dat evenwicht niet-negatief is. Dit betekent dat de mutant kan invaderen als het een positieve fitness ten opzichte van de resident of positieve invasie eigenwaarde heeft. Dus

$$\begin{aligned} \text{De mutant kan invaderen} &\Leftrightarrow \lambda(x, x') > 0, \\ \text{De mutant zal uitsterven} &\Leftrightarrow \lambda(x, x') < 0. \end{aligned} \quad (5.16)$$

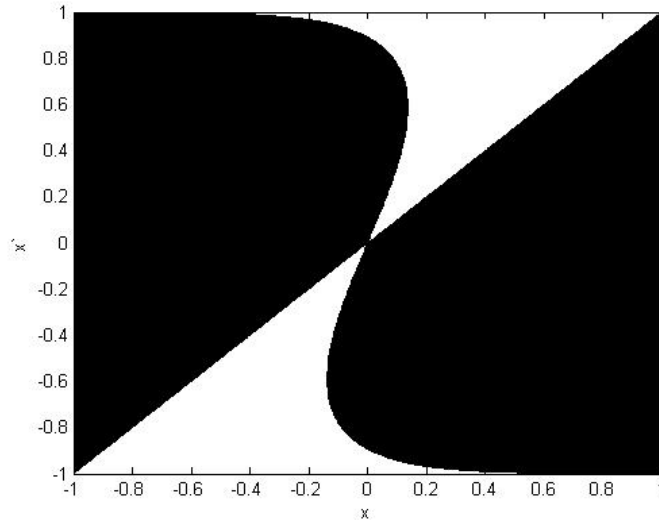
Wanneer de mutant kan invaderen zal het ook de resident tot uitsterven dwingen en zijn positie in het ecosysteem overnemen (door de 'Invasion Implies Substitution' stelling).

We kunnen nu onderzoeken wanneer de mutant succesvol is door de invasie eigenwaarde voor verschillende waarden van x en x' uit te rekenen en vervolgens te bepalen voor welke waarden deze groter is dan nul. Dit is eenvoudig weer te geven in een figuur door een punt (x, x') te kleuren wanneer $\lambda(x, x') > 0$ en anders ongekleurd te laten. Zo'n figuur noemen

we een Pairwise Invasibility Plot (PIP) en een simulatie voor dit model staat weergegeven in Figuur (5.4). We zien hier dat residente populaties met een traitwaarde $x < x^* = 0$ altijd geïnvadeerd kunnen worden door een mutante populatie met een grotere traitwaarde x' . Dus wanneer de residente populatie links van x^* begint met zijn traitwaarde zal een reeks van mutaties er voor zorgen dat de traitwaarde van de residente populatie steeds meer naar rechts op zal schuiven naar x^* zelf. In het geval van residente populaties met een traitwaarde $x > x^*$ zal de evolutie juist de andere kant op plaatsvinden. Wanneer de evolutie het punt x^* bereikt hebben we echter niet meer genoeg aan Figuur (5.4) om te voorspellen wat er gebeurt. In het punt (x^*, x^*) houdt de gericht evolutie namelijk op (x^* is een evolutionair evenwicht) omdat er geldt

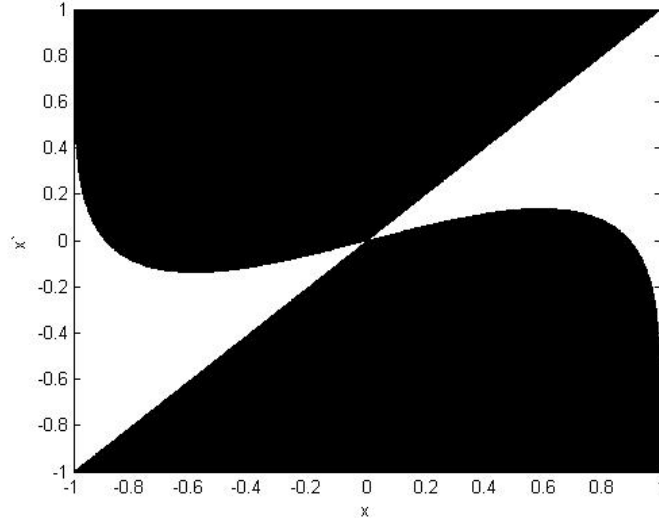
$$\frac{\partial}{\partial x'} \lambda(x, x')|_{x=x'=x^*} = 0. \quad (5.17)$$

Als we willen onderzoeken wanneer de resident de mutant zou kunnen invaderen dan is dit



Figuur 5.4: *Numerieke simulatie van de waarden van de invasie eigenwaarde van het model (5.12) met $r = 1$ en $\sigma = 0.5$. Het zwarte gebied zijn de paren (x, x') waarvoor $\lambda(x, x') > 0$, dus de paren (x, x') waarvoor de mutant succesvol de resident kan invaderen.*

niets anders dan de rollen van x en x' in de invasie eigenwaarde om te draaien en de PIP analyse opnieuw uit te voeren. Hetzelfde kunnen we bereiken door het PIP te spiegelen in de 45° lijn. We vinden dan het PIP zoals in Figuur (5.5). Dit is interessant om te weten wanneer we willen onderzoeken of er mogelijkheid is voor de resident en mutant om elkaar te invaderen, ook wel samenleven. Om de paren (x, x') te vinden waarvoor coëxistentie mogelijk is voor de resident en mutant hoeven we niets anders te doen dan de doorsnijding te nemen van de zwarte delen van de twee PIP's (Figuur (5.4) en Figuur (5.5)), want voor coëxistentie moeten beide invasie eigenwaardes positief zijn. Als resultaat vinden we dan Figuur (5.6). We zien dus dat in (of in de buurt van) het singuliere punt x^* een kleine mutatie er voor kan zorgen dat de traitwaardes in het gebied van coëxistentie terecht komen. Sterker nog wanneer we naar de invasie eigenwaarde kijken van de mutant als de resident traitwaarde x^* heeft (zie Figuur (5.7)), dan zien we dat elke mutant kan invaderen zolang deze niet dezelfde traitwaarde heeft als de resident en aangezien de verticale lijn door het punt (x^*, x^*) in de PIP van Figuur (5.6) grotendeels in het zwarte gebied ligt zal een kleine mutatie er altijd voor zorgen dat het paar van traitwaardes in het gebied van



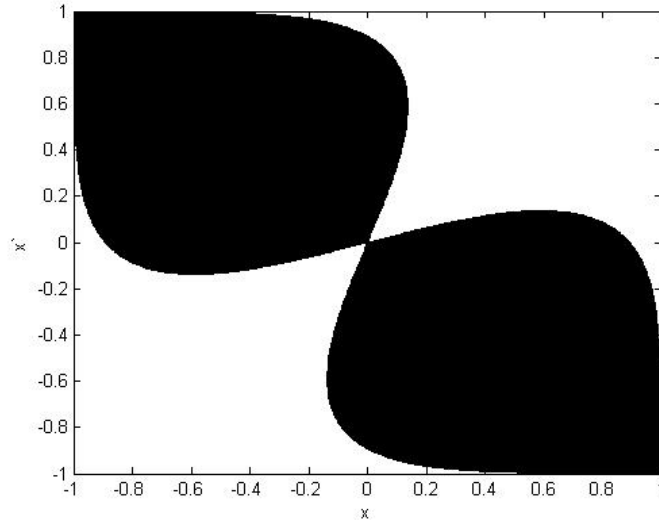
Figuur 5.5: Numerieke simulatie van de waarden van de invasie eigenwaarde van het model (5.12) met $r = 1$ en $\sigma = 0.5$. Het zwarte gebied zijn de paren (x, x') waarvoor $\lambda(x', x) > 0$, dus de paren (x, x') waarvoor de resident succesvol de mutant kan invaderen.

coexistentie terecht komt. Het paar van traitwaarden zal echter meestal al eerder in het gebied van coexistentie terecht komen dan in het singuliere punt, doordat mutaties altijd met eindige stappen plaatsvinden.

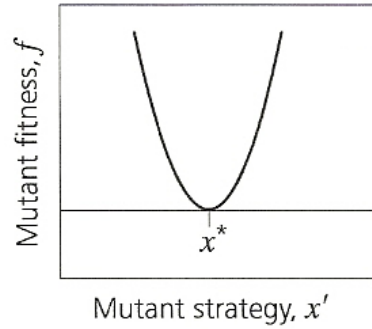
Wanneer het gebied van coexistentie eenmaal bereikt is hebben we niet meer te maken met een monomorfe residente populatie, maar met een dimorfe residente populatie met bijna dezelfde traitwaarden. Als we voor deze twee verschillende populaties n_1 en n_2 noteren voor de populatiegrootte, x_1 en x_2 voor de traitwaarden en voor de mutant de oorspronkelijke notatie aanhouden (n' en x'), dan ziet het nieuwe model er nu zo uit:

$$\begin{aligned} \dot{n}_1 &= n_1 r \left(1 - \frac{a(x_1, x_1)n_1 + a(x_1, x_2)n_2 + a(x_1, x')n'}{K(x)} \right), \\ \dot{n}_2 &= n_2 r \left(1 - \frac{a(x_2, x_2)n_2 + a(x_2, x_1)n_1 + a(x_2, x')n'}{K(x)} \right), \\ \dot{n}' &= n' r \left(1 - \frac{a(x', x')n' + a(x', x_1)n_1 + a(x', x_2)n_2}{K(x')} \right). \end{aligned} \quad (5.18)$$

Van dit model (5.18) kunnen we weer de invasie eigenwaarde voor de mutant vinden, dit zullen we echter voor het gemak niet doen. Merk wel op dat de invasie eigenwaarde weer een dalparabool is (net zoals in Figuur (5.7)), maar nu met twee nulpunten, namelijk x_1 en x_2 die beiden in de buurt van het singuliere punt x^* zitten (Zie Figuur (5.8)). We zien dus dat succesvolle mutanten in het dimorfe geval mutanten zijn waarvan de traitwaarde buiten het interval $[x_1, x_2]$ ligt. Als een mutant succesvol is kan het de dimorfe populatie invaderen en zal het één van de twee residente populaties verdringen en zijn plaats overnemen, welke van de twee residenten dit is, is afhankelijk van of de traitwaarde links of rechts van het interval $[x_1, x_2]$ ligt: wanneer $x' < x_1$ dan zal n_1 uitsterven en als $x' > x_2$ dan zal n_2 uitsterven. Wanneer dit proces herhaald wordt zorgt dit er voor dat de residente traitwaarden steeds verder uit elkaar gaan liggen (zie Figuur 5.9). Ook deze dimorfe populaties kunnen weer een evenwicht bereiken. Dit kan een stabiel evenwicht zijn voor de traitwaarden, maar het zou ook weer een branching point kunnen zijn waardoor er nog een vertakking in de traitwaarden plaats kan vinden en er een trimorfe residente populatie



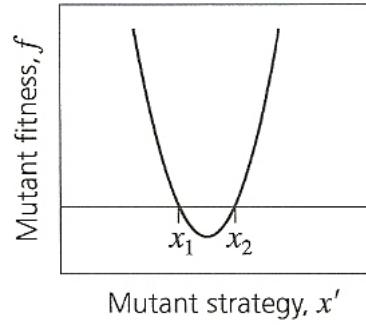
Figuur 5.6: Numerieke simulatie van de waarden van de invasie eigenwaardes van het model (5.12) met $r = 1$ en $\sigma = 0.5$. Het zwarte gebied zijn de punten (x, x') waarvoor $\lambda(x, x') > 0$ en $\lambda(x', x) > 0$. In dit gebied is samenleving mogelijk.



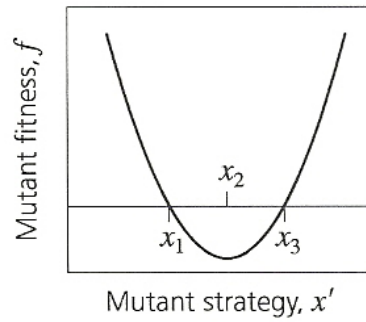
Figuur 5.7: De vorm van de invasie eigenwaarde (aangegeven met de 'mutant fitness, f ') in een monomorfe residente populatie met een traitwaarde in de buurt van het evenwichtspunt $x^* = 0$.

zal ontstaan (zie Figuur (5.10), zoals in [4]). Dit zullen we nu echter niet verder bespreken.

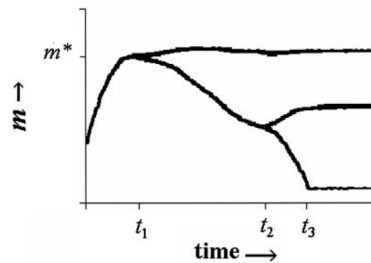
Samenvattend, wanneer we met een monomorfe residente populatie beginnen met traitwaarde x dan zal een reeks van mutaties en substituties van resident er voor zorgen dat de traitwaarde van de resident steeds meer de singuliere traitwaarde x^* bereikt. Uiteindelijk ligt de traitwaarde van de resident zo dicht bij de singuliere traitwaarde dat een mutatie het paar van traitwaardes in het gebied waar coexistentie mogelijk is kan plaatsnemen. Als dit eenmaal het geval is hebben we te maken met een dimorfe residente populatie. Vervolgens zal weer een reeks van mutaties en substituties van de residenten plaatsvinden die de traitwaardes steeds verder uit elkaar dwingt. Dit is een voorbeeld van sympatrische speciatie: een dimorfe uniform verdeelde residente populatie die niet gescheiden is door geografische barrières waarvan de twee traits steeds verder uit elkaar gaan liggen.



Figuur 5.8: De vorm van de invasie eigenwaarde (aangegeven met de 'mutant fitness, f ') in een dimorfe residente populatie waarbij beide populaties een traitwaarde in de buurt van het evenwichtspunt $x^* = 0$ hebben. Merk op dat alleen mutanten met een traitwaarde buiten het (x_1, x_2) -interval een positieve invasie eigenwaarde hebben en kunnen invaderen.



Figuur 5.9: De vorm van de invasie eigenwaarde (aangegeven met de 'mutant fitness, f ') in een dimorfe residente populatie nadat één nieuwe gunstige mutatie heeft plaatsgevonden. De nieuwe mutant heeft de resident met traitwaarde x_2 vervangen in het systeem.



Figuur 5.10: Numerieke simulatie waarin meerdere vertakkingen in de traitwaardes plaatsvinden zoals uitgevoerd in [4]. Op tijdstip t_1 bereikt de traitwaarde m het eerste singuliere punt m^* waar een vertakking plaatsvindt en op tijdstip t_2 vindt een tweede vertakking plaats. Op tijdstip t_3 wordt een stabiel trimorfisme bereikt.

Appendix A

Eigenschappen van f en F

In deze appendix zullen we enkele eigenschappen van de functies f en F afleiden. Deze eigenschappen zijn belangrijk in het bestuderen van het resident-mutant model (2.2).

Als een mutante populatie uitgestorven is, dan heeft deze populatie natuurlijk geen effect meer op de per-capita growth rate van de resident. Het interessante hier aan is dat de waarde van de karakteriserende trait van deze mutant dan ook geen rol meer speelt. Wiskundig leest dit als

$$f(n, 0, N, x, x') = f(n, 0, N, x, \cdot), \quad (\text{A.1})$$

wat tevens de eerste speciale eigenschap van f is.

Wanneer een mutant precies dezelfde waarde heeft voor de karakteriserende trait als de resident ($x' = x$), dan spreken we eigenlijk over maar één populatie met de som van de afzonderlijke populatiegroottes als populatiegrootte ($n + n'$) en met de per-capita growth rate $f(n + n', 0, N, x, \cdot)$. Dan moet dus gelden dat

$$\begin{aligned} (\dot{n} + \dot{n}')|_{x'=x} &= nf(n, n', N, x, x) + n'f(n', n, N, x, x) \\ &= (n + n')f(n + n', 0, N, x, \cdot). \end{aligned} \quad (\text{A.2})$$

Dit betekent dat de afzonderlijke per-capita growth rates van de resident en mutant hetzelfde zijn, namelijk

$$f(n, n', N, x, x) = f(n', n, N, x, x). \quad (\text{A.3})$$

Sterker nog, er geldt:

$$f(n, n', N, x, x) = f((1 - \phi)(n + n'), \phi(n + n'), N, x, x), \quad (\text{A.4})$$

met $0 \leq \phi \leq 1$. Aangezien f gedefinieerd is als het verschil is van de functies b en d gelden dezelfde eigenschappen ook voor deze functies.

Voor de functie F kunnen we dezelfde eigenschappen, maar de functie F heeft nog één extra eigenschap: De groei van een populatie die met twee soorten interactie vertoont is niet afhankelijk van de volgorde waarin deze verschillende populaties bekeken worden, dus

$$F(n, n', N, x, x') = F(n', n, N, x', x). \quad (\text{A.5})$$

Bibliografie

- [1] Fabio Dercole en Sergio Rinaldi, '*Analysis of Evolutionary Processes: The Adaptive Dynamics Approach and Its Applications*' (2008)
- [2] Odo Diekmann, '*A Beginner's Guide To Adaptive Dynamics*' (2004)
- [3] Stefan A. H. Geritz, Éva Kisdi, Géza Meszéna en Johan A. J. Metz, *Hoofdstuk 4 van 'Adaptive Speciation'* (2003)
- [4] Stefan A. H. Geritz, Ed van der Meijden, Johan A. J. Metz, '*Evolutionary Dynamics of Seed Size and Seedling Competitive Ability*' (1999)