ELMÉLETI EVOLÚCIÓBIOLÓGIA

1. előadás (02.07.)

Tudományos kutatások alapján a Föld kb $4,5 \cdot 10^9$ éves

Az evolúció hosszú idejű dolog.

Az, hogy egy ág végebbi, nem biztos, hogy korábban van
(pl.: bálnák fejlődése)

ok: A különböző törzsek NEM egymásból fejlődtek, hanem egy közös ősből váltak le.

Történelmi áttekintés:

· J.B. Lamarck: Az első kiírt volt, aki modern fejlődéselméletet alkotott
szerinte két hajtóerő: · komplexitás növelés
· adaptáció során szerzett tulajdonságok öröklése.

mindkét elve ma már elavult, de a köztudatban benne vannak.

· Darwin: A fajok eredete (1859)

· Az evolúció gondolata addigra már benne volt a köztudatban, de csak elvont elmélet szintjén

· Darwin tudományos érveket sorakoztatott fel az evolúció mellett.

· újdonság: természetes szelekció.

oroz: a zsiráf nyaka nem azért lesz hosszabb, mert nyújtogatja, hanem azért mert a hosszabb nyakú mutációnak több utódjuk van.

· legfontosabb ellenérv: kis lépések problémája

hogy alakul ki a génekben bonyolult szerv? sok mutációnak kell egyszerre fellépni, hogy fitness előny legyen.

Válasz: Ilyen is vannak köztes lépések (pl. planária, nautilusz)

A valószínűség általában kicsi, de a „legrövidebb úton" kell törekedni.

Példa: szárazföldi négylábúak végtagjai

Azt látjuk, hogy a végtagok felépítése hasonló a különböző fajoknál

Nyilván nem azért, mert hasonló a funkció, de egy ember kéz nagyon nem hasonló hasonlóbb mint egy madár szárny vagy egy cetuszony.

ok: volt egy közös ős, és annak a mellső végtagjai alakultak

⇒ analógia ≠ homológia
↑ azonos funkció
↑ azonos leszármazás

Bojtosúszós hal: a négylábúak feltehetőleg ismert legközelebbi rokona
felfedezés: 1938.

Egyedfejlődés és evolúció

Embrionális állapotban hasonlítanak a hal embriójára
Ez azért van, mert ha egy egyedfejlődés egyik korai lépését megváltoztatnák, a összes többinek nem lenne értelme, ezért nem annyira szelektálódnak.
⇒ Azok a mutációk lesznek hatékonyak amik az egyedfejlődés késői lépését módosítják.

pl.: Láttuk, hogy mi lett a kopoltyúívekből.
Látható, hogy a kis lépésekből nem az optimális fejlődik ki, hanem egy adott korlát és keret megvalósulása szerint.

ELM EVOL

2. előadás (02.14.)

Legegyszerűbb populációnövekedés:

$\frac{dn_i}{dt} = r_i n_i$ feltettük: • minden egyed ugyanolyan, ezért ugyanúgy születnek és halnak meg az egyedek

megoldás: $n_i(t) = n(0)\, e^{r_i t}$

$r_i > 0 \to$ növekedés

$r_i < 0 \to$ kihalás

két populáció aránya: $\frac{d}{dt}\left(\frac{n_i}{n_j}\right) = (r_i - r_j)\,\frac{n_i}{n_j}$

Tanulság:
- a fitness fogalmát az r_i-vel érdemes azonosítani, mert ez dönti el, hogy kit szorít ki kié.
- az exp növekedés nem maradhat fenn hosszabban
  $\Rightarrow$ r_i időben változik.
  $\Rightarrow$ Nem az nyer, aki kezdetben gyorsabban szaporodik, hanem az, akinek az r-je lassabban csökken 0-ra.

Bevezetve a relatív gyakoriságot: $p_i = \frac{n_i}{n}$ ahol $n = \sum_i n_i$

egy x mennyiség populációátlaga: $\bar{x} = \sum_i p_i x_i$

A p_i-kre a növekedés: $\underline{\frac{dp_i}{dt} = (r_i - \bar{r})\, p_i}$ replikátor egyenlet

spec eset $L = 2$ egyed: $p_1 = p$, $p_2 = 1-p$, $s = r_1 - r_2$

$$\frac{dp}{dt} = s\,p\,q$$

replikátor: bármi, ami lemásolja magát

Tetszőleges X mennyiségre belátható, hogy

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = Cov(r, x) \quad \text{Price-egyenlet}$$

tehát egy jellemző átlaga akkor állandó, ha a jellemző és a fitness függetlenül változnak. Ha valamilyen tulajdonság korrelál a fitnesszel, nyilván arra tolódik el.

Azt láthatjuk, hogy ez lassú, de kb 10 generáció alatt egy $Var(x)$-el változhat

Fischer - alaptétel:

Ha az r-re alkalmazzuk a Price-egyenletet

$$\frac{d\bar{r}}{dt} = V_r \quad \text{ahol} \quad V_r = \sum_i p_i (r_i - \bar{r})^2 = \mathrm{Var}_i(r) \geq 0$$

$\Rightarrow$ Tehát a kollektív fitness nem csökkenhet.

DE! Már a Price-egyenletben is feltettük, hogy az x_i-k változatlanul öröklődnek, de ez nincs így. A fitness is lehet kisebb az utódoknál, mint a szülőknél akár mutációk akár külső körülmények miatt.

ELM EVOL

3. előadás (02.21.)

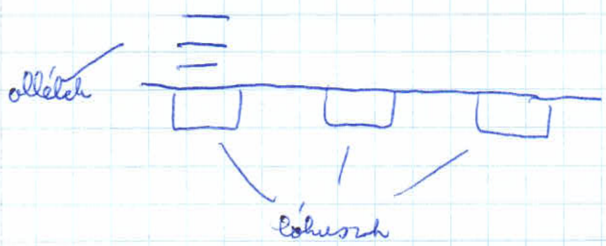
A reprodukció több szinten történik: gének, sejtek, egyedek ...

Az öröklődés mai alakja a Mendeli öröklődés. (diploid géntovábbadás)

Következmény: • tanult tulajdonságok nem íródnak vissza a génbe.

• nincs keveredés, hanem a domináns gén határozza meg a tulajdonságot

Ki kéne találni azon egyedek öröklődését, amik ilyen diploid egyedekből állnak.



Legegyszerűbb eset: 1 lókusz, 2 allél

A replikátorok dinamikája múltkorról: $\frac{dn_i}{dt} = r_i n_i$

vagy $\frac{dp_i}{dt} = (r_i - \bar{r}) p_i$

gyakran nem folytonos időre van szükség, hanem diszkrét lépésekre. Ekkor

$N_i(t+1) = w_i N_i(t)$ ← ez szintén exp növekedést ad

Ekkor $\Delta p_i = \frac{w_i}{\bar{w}} p_i - p_i = \frac{w_i - \bar{w}}{\bar{w}} p_i$

A Price-egyenlet: $\Delta \bar{x} = \sum_i \Delta p_i \cdot x_i = \frac{1}{\bar{w}} \mathrm{Cov}(w, x)$

Nézzük a diploid reprodukciót!

Legyen az $\{i\,j\}$ genotípus fitnesse: w_{ij}! (Túlélési szelekció)

Az i allél túlélésének a fitnesse: $w_i = \sum_j p_j w_{ij}$ ($w_{12} = w_{21}$)

Jelöljük: $p := p_1$, $q := p_2 = 1-p$. A két fitnesz különbsége:

$$s = w_1 - w_2 = (p w_{11} + q w_{12}) - (p w_{21} + q w_{22}) = \cdots$$

$$= \frac{w_{11} - w_{22}}{2} + 2\left(\frac{1}{2} - p\right)\left(w_{12} - \frac{w_{11} + w_{22}}{2}\right)$$

↖ emiatt, a fitnesz különbség függ a korábbi gyakoriságtól

A második tag mindkét tényezője lehet + is –, tehát a helyzet bonyolultabb annál, minthogy a jobb kiszorítja a rosszabbat.

DE! Ha $w_{12} \in [w_{11}, w_{22}]$, akkor épp ez történik.

w_{12} értéke alapján 3 eset van: lásd jegyzet.

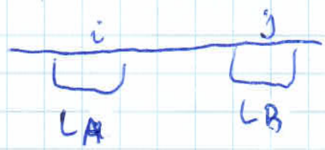
Több lókusz esete:

két n_1 és n_2 allélű lókusz nem különbözik annyira a n_1+n_2 allélű 1-lókuszú eset.

DE! Ha a két lókusz teljesen független (pl. különböző kromoszómán) akkor ez nem bonyolult dolog sem, mert alkalmazhatóak, mert nem u.a. gamétakombináció megy tovább, ami addig jelen volt „rekombináció”

Mi értelme ennek?

TFH 2 lókusz, és nincs szelekció



P_{ij}: annak valószínűsége, hogy LA-n van i és LB-n j allél.

$$P_{ij}' = (1-r) P_{ij} + r\, p_i^A p_j^B$$

ahol r a rekombináció valószínűsége

$$p_i^A = \sum_j P_{ij} \quad \text{és} \quad p_j^B = \sum_i P_{ij}$$

$(LD)_{ij} = P_{ij} - p_i^A \cdot p_j^B$ ← az együttes előfordulás mennyire különbözik a marginálisok szorzatának értékétől.

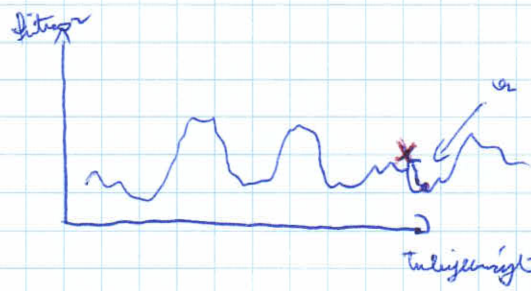
$$P_{ij}' - p_i^A \cdot p_j^B = (1-r) P_{ij} - (1-r) p_i^A \cdot p_j^B$$

$$\Rightarrow (LD)_{ij}' = (1-r)(LD)_{ij}$$

Tehát ha $r > 0$, akkor (LD) csökken és a nullához közelít, azaz, hogy a lókuszokon való előfordulás egymástól független legyen.

ELMEVOL
4. előadás (02.28.)

Állítás: A mutáció elég ahhoz, hogy különböző fajok együttéljenek csak a minimálmodellt nézzük.

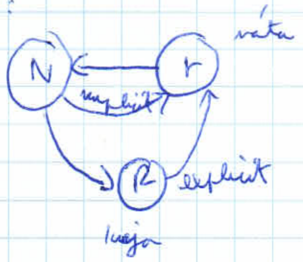


ez lesz az út, és nem találja meg a legoptimálisabb állapotát.

DE ha a mutáció egy elég (pl. valószínűségi cucc), akkor kialakulhat az együttélés

replikátor: absztrakt fogalom, az ami képes önmagát létrehozni
(pl. gén, klónális, faj)

modell:

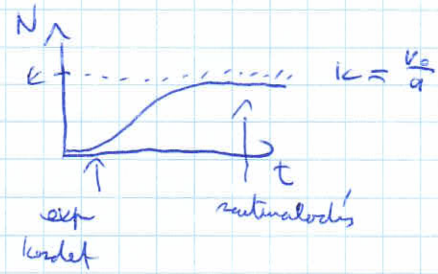


(ha a táplálék tengerét kivesszük, az az exp. növekedés)

Lotka - Volterra - modell

$$r(N) = r_0 - aN$$

$$\frac{dN}{dt} = r(N)\cdot N = (r_0 - aN)\,N$$



Több faj esete:

$$\left.\begin{aligned} r_1(N_1,N_2) &= r_{10} - a_{11}N_1 - a_{12}N_2 \\ r_2(N_1,N_2) &= r_{20} - a_{21}N_1 - a_{22}N_2 \end{aligned}\right\} \Rightarrow \underline{r}(\underline{N}) = \underline{r}_0 - \underline{\underline{a}}\,\underline{N}$$

innentől u. a.

invázió elemzés

pl.: adaptív radiáció (a galapagosi pintyek esete)

$N_1(0) = K_1$

$N_2(0) \approx 0$

$$\Rightarrow \quad K_1 = \frac{r_{10}}{a_{11}} \qquad K_2 = \frac{r_{20}}{a_{22}}$$

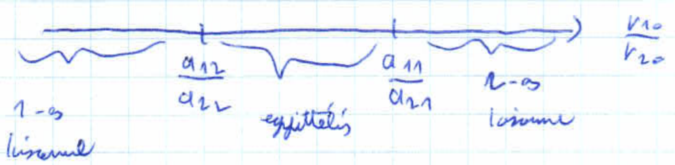
$$r_2(K_1, 0) = r_{20} - a_{21}\frac{r_{10}}{a_{11}} \underset{?}{>} 0 \iff \frac{r_{20}}{r_{10}} \underset{?}{>} \frac{a_{21}}{a_{11}}$$

ugyanez fordítva:

$$r_1(0, K_2) = r_{10} - a_{12}\frac{r_{20}}{a_{22}} \underset{?}{>} 0 \iff \frac{r_{10}}{r_{20}} \underset{?}{>} \frac{a_{22}}{a_{12}}$$

kölcsönös invázió: $\underline{\frac{a_{12}}{a_{22}} < \frac{r_{10}}{r_{20}} < \frac{a_{11}}{a_{21}}}$

Ez az együttélés feltétele, azaz, hogy terjedjenek a fajok egymás populációjában.

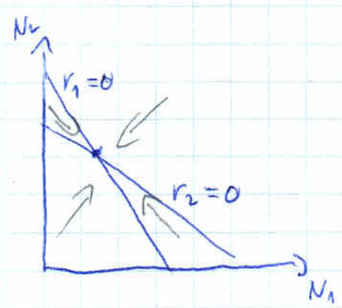


a feltétele ennek: $\frac{a_{12}}{a_{22}} < \frac{a_{11}}{a_{22}} \Rightarrow a_{12}a_{21} < a_{11}a_{22} \Rightarrow \det \underline{a} > 0$

interpretáció: a fajok közötti versengés legyen kisebb, mint a fajon belüli, különben esélytelen az együttélés

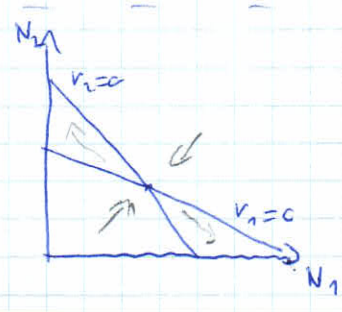
pl.: • különböző madarak, különböző csőrrel, ezért nincs táplálék-beli kompetíció

• ugyanolyan növények, amik egyetlen dologban különböznek



Az izoklinák metszése egy stabil fixpont.

itt instabil fixpont van.



A két előző rajzolt eset közötti különbség éppen a

$\det \underline{\underline{a}} > 0$ feltétel.

Ha $\det \underline{\underline{a}} > 0 \Rightarrow$ stabil fixpont

ha $\det \underline{a} < 0 \Rightarrow$ instabil fixpont

(A Lotka–Volterra alapegyenletéből tanult)

ELMEVOL
5. előadás (03.07.)

Az eddigiekben azt tettük fel, hogy a populáció elég nagy ahhoz, hogy a dinamika determinisztikus legyen. Kis létszámnál sztochasztikus.
Mindenhol a mutáns mindig kis létszámú.

Gondolatkísérlet: (~~...~~ coalescence)

Legyen valami, ami egyénileg szexuálisan öröklődik
(pl.: mitokondrium, Y-kromoszóma, vezetéknév)

N-féle változat van, mennyi lesz t idő múlva?

1-hez tart annak a valószínűsége, hogy $t \to \infty$-ben N-nél kevesebb lesz.

"majdnem biztos"

Amikor már csak $N-1$ van, az elv ugyanaz, ezért hosszú idő után már csak 1 marad.

DE! mindig jönnek be mutációk.
Ideális esetben a mutációk kiegyenlítik a kieséseket, de idő után az összes élő közös őse 1.

Az evolúció neutrális elmélete

(Motoo Kimura)

Miért van annyi mutáns jelen? Mert van egy csomó olyan mutáns, ami nem hoz sem előnyt, se hátrányt.

3 féle mutáns van:
- a hátrány kiszelektálódik
- a gyakori elterjed, ezért néha az olyan, ami jobb mint a többi de korábban nem volt
- a neutrálisak elvileg bármeddig jelen lehet

Molekuláris óra:
Mennyi az esélye egy neutrális mutáns után, hogy ő adja a további jövő utódait? $\frac{1}{N}$, lévén egyenlő valószínűsége lehet a jelenlegitől kezdve

matematikailag leírva:

μ: mutációs ráta $\Rightarrow$ $N\mu$: mutánsok számának várható értéke

A mutánsok közül ezek $\frac{1}{N}$-edik fixálódik, tehát

$\frac{1}{N} \cdot N\mu = \mu$: fixálódó mutánsok várható száma.

Ezzel a valséggel cserélődnek le a gének neutrálisan

$\Rightarrow$ Az „óraműszerű" genetikai mutációk zömmel neutrális, ami adott időközönként automatikusan történik

$\Rightarrow$ génszekvenciák összehasonlításával megállapítható, hogy ezt faj mennyire van messze.

pl.: Mi különbözteti meg az embert a csimpánztól? A génszekvenciák van egy csomó különbség, de melyik a lényeges?

<u>Elágazó folyamatok elmélete</u>: matematikai ág, ami ezzel is meg a repedésekkel is foglalkozik, meg minden olyannal, ahol elágazás van.

Ha az utódok száma véletlen, akkor valami kérdés, hogy az utódok meddig maradnak fenn.

Az utódszám legyen Poisson-eloszlás: $p_k = e^{-\lambda} \frac{\lambda^k}{k!}$

P_t: Az a valség, hogy létezik t idő múlva

$Q_t = 1 - P_t$: nem létezik

rekurzív alakban: $Q_t = \sum_{k=0}^{\infty} p_k Q_{t-1}^k$ $\leftarrow$ Az első generációs leányok kihalási valsége.

$\uparrow$ az első lépésben keletkező szám

$$Q_t = \sum_{k=0}^{\infty} e^{-\lambda} \frac{\lambda^k}{k!} Q_{t-1}^k = e^{-\lambda} \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(\lambda Q_{t-1})^k}{k!} = e^{-\lambda} e^{\lambda Q_{t-1}} =$$

$$= e^{-\lambda(1-Q_{t-1})} = e^{-\lambda P_{t-1}}$$

$$\underline{P_t = 1 - e^{-\lambda P_{t-1}}}$$

$t \to \infty$ esetén $\lim_{t\to\infty} P_t = P$ $P = 1 - e^{-\lambda P}$

$\lambda \leq 1 \Rightarrow P = 0 \Rightarrow$ kihal

nincs analitikus megoldás ☹

$\lambda > 1 \Rightarrow P > 0 \Rightarrow$ véges valséggel megmarad

TFH $\lambda \gtrsim 1 \Rightarrow p \gtrsim 0$

sorbafejtetve: $p = 1 - e^{-\lambda p} \approx 1 - (1 - \lambda p + \frac{1}{2}\lambda^2 p^2) =$

$= -\frac{1}{2}\lambda^2 p^2 + \lambda p$

$\Rightarrow (-1+\lambda)p = \frac{1}{2}\lambda^2 p^2 \Rightarrow \underline{p = \frac{2(\lambda - 1)}{\lambda^2}} \approx 2(\lambda - 1)$

Visszatérés ahhoz, hogy egy idő után minden egyed u.a. 2-nek az utódja.
Ez mennyi idő alatt történik meg?

g_t: van közös ős t-ben

$g_t = \frac{1}{N} + (1 - \frac{1}{N}) g_{t-1}$ ← vagy nem közös az apa, de voltak

↑ vagy csak (mert közös az apa)

$t \to \infty$ esetén tudni, hogy $g_t \to 1$

$h_t = 1 - g_t = (1 - \frac{1}{N})(1 - g_{t-1}) = \underbrace{(1 - \frac{1}{N})}_{< 1} h_{t-1} \Rightarrow h_t \to 0$

$\Rightarrow h_t = (1 - \frac{1}{N})^t =$

$=$ nagy N-re $= e^{-\frac{t}{N}}$ tehát exp csillapodás, és az

időállandó $\lambda = \frac{1}{N}$

ELMEVOL
6. előadás (03.21.)

Génhelyettesítés random modellel

A múltkor láttuk, hogy egy neutrális mutáns fennmaradása $\frac{1}{N}$.

Absztrakt mennyiség: $\phi(p,x,t)$: Az a valószínűség, hogy p-ből x-be megyünk t-ben.

A diffúziós egyenlet általánosan: $\frac{\partial n(x,t)}{\partial t} = D\frac{\partial^2 n(x,t)}{\partial x^2}$

megoldása a Gauss szétterülése

Alt. RF esetén a lényegeloszlás felé megy a random

Ha a két irány nem ekvivalens:

$$\frac{\partial n(x,t)}{\partial t} = D\frac{\partial^2 n(x,t)}{\partial x^2} - V\frac{\partial n(x,t)}{\partial x}$$

TFH: D és V helyfüggő, ekkor is behozhatjuk a diff-operátorba

$$\frac{\partial n(x,t)}{\partial t} = \frac{\partial^2}{\partial x^2}\left(D(x)\,n(x,t)\right) - \frac{\partial}{\partial x}\left(V(x)\,n(x,t)\right) \leftarrow \text{Fokker-Planck-egyenlet.}$$

A mi esetünkben:

$$\frac{\partial \phi(x,p,t)}{\partial t} = \frac{1}{2}\frac{\partial^2}{\partial x^2}\left(D(x)\,\phi(p,x,t)\right) + \frac{\partial}{\partial x}\left(M(x)\,\phi(p,x,t)\right)$$

[Levezetés a jegyzetben]

$$\phi(p,x,t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi Dt}}\, e^{-\frac{(p-x)^2}{2Dt}}$$

Ha a szelekciós előny s, a mutációs ráta: $M(x) = \langle \delta x \rangle = s\,x(1-x)$

$(s \ll 1)$ mert $x' = \frac{x(1+s)}{x(1+s)+(1-x)}$

A diffúzió abból jön, hogy véletlen szülők utódjainak generációja binom.

$$D(x) = \langle \delta x^2 \rangle = \frac{x(1-x)}{N}$$

Mi a valsége, hogy x fixálódik?

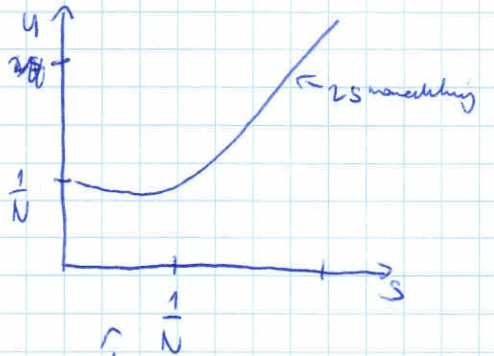
$u(p) = \phi(p,1,\infty)$, $u(0)=0$, $u(1)=1$

$$\frac{1}{2} D(p)\frac{\partial^2 u}{\partial p^2} + M(p)\frac{du}{dp} = 0 \quad \Rightarrow \quad u(p) = \frac{\int_0^p G(x)\,dx}{\int_0^1 G(x)\,dx}$$

ahol $G(x) = e^{-2\int_0^x \frac{M(x')dx'}{D(x')}}$

kiszámolva a mutáns kifejeződését:

$$u\left(p=\frac{1}{N}\right) = \begin{cases} 2s & \text{ha } sN \gg 1 \\ \frac{1}{N} & \text{ha } sN \ll 1 \end{cases}$$



ebben a tartományban a mutáns neutrálisnak tekinthető

$\Rightarrow$ komoly esély van arra, hogy a szelekció ne számítson

Fixálódás várható ideje neutrális mutánsnál:

$v(p,t) = \phi(p,1,t)$ $\qquad T(p) = \int_0^\infty t \frac{\partial v(p,t)}{\partial t}\,dt$

$$\Rightarrow \quad \bar{t}(p) = \frac{T(p)}{u(p)}$$

kiszámolva: $T(p) = -2N(1-p)\ln(1-p)$

$\bar{t}(p) \xrightarrow[p\to 0]{} 2N$ (diploid populációnál még egy 2-es szorzó)

ELM EVOL

7. előadás (03.28.)

Az előzőek alapján a szelekció jelenléte lassítja az evolúciót, mert a kevesebb neutrális mutáció miatt ~~csökk~~ a mutációs ráta

az előző óra végén, meg itt mutatott mindenféle törzsfát

<u>Nagy átmenetek</u>

Naivan azt gondolná, hogy a fitness folyamatosan emelkedik, de láttuk, hogy nem.

Különböző komplexitású élőlények vannak, de ezek nem evolválnak egyformán.

A komplexitás ugrásszerűen nő. Miért? Hogyan?

pl.: prokarióta → eukarióta
egysejtű → soksejtű
individuum → kolónia

Nem tudunk erről semmit. (nagyon semmit)

ELM EVOL
8. előadás (04.04.)

A virulencia evolúciója (Szöllősi tartotta)

Vannak hordozók és parazitáik (ez úgy van az élet kialakulása óta fejlődésük során)

Adaptív immunrendszer: a számot megjegyzi a támadót, amit védődni az által ~ 500 millió éves (gerincesek)

$\Rightarrow$ A paraziták is legalább 500 millió évesek, hiszen mostanáig nem lenne adaptív immunrendszer

CRISPR/CAS rendszer: ez a bakteriális immunrendszer és 3 milliárd éves

virulencia: A gazda fitneszének csökkenése a fertőzés által

Mivel a fitnesznek nincs túl exakt def-je ezért az esetben különbözőt szoktak jelenteni

általános elv: minél a parazita a gazda organizmus, nem érdeke megölni.

pl.: a HIV az megöl, de a főemlősöktől jött és a régieket nem öli meg, azok hibernálták

Egy modellezés matematikailag rövid időskálán

kétféle gazda: nem fertőzött, fertőzött

nem fertőzöttnél: k születési ráta, u halálozási ráta

fertőzött: ha találkoznak egy nem fertőzöttel β ráta átadás
$u + v$ megbalázási ráta

Rátaegyenletek (kinetikai leírás):

nem fertőzött: $\frac{dx}{dt} = k - u\,x(t) - \beta \cdot y(t) \cdot x(t)$

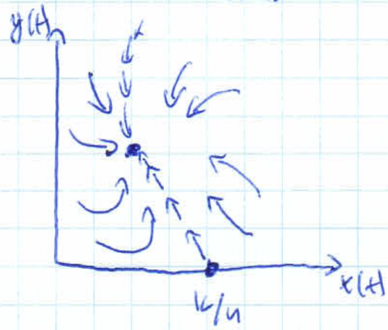
fertőzött: $\frac{dy}{dt} = -(u+v)\,y(t) + \beta \cdot y(t) \cdot x(t)$

stac megoldás: $\dot{x} = \dot{y} = 0$

- $x_1^* = \frac{k}{u}$ $y_1^* = 0$
- $x_2^* = \frac{u+v}{\beta}$ $y_2^* = \frac{k - u x_2^*}{\beta x_2^*}$

mivel az ábrán, ha $y > 0$, tehát

$$\frac{k - u x_2^*}{\beta x_2^*} > 0 \Rightarrow \frac{\beta}{u+v} \frac{k}{u} > 1 \leftarrow \text{járvány feltétele}$$



Akárhol van a kezdeti pont, mindenképpen elterjed.

DE nem el van hanyagolva a sztochasztikus

Általánosan: $\underline{r} = \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix}$, $\dot{\underline{r}} = F(\underline{r})$

sorfejtés a stac pont körül: $\dot{\underline{r}} = F(\underline{r}_1^*) + D_{\underline{r}_1^*} F \cdot \underline{r}$

ahol $D_{\underline{r}_1^*} F$ a Jacobi-determináns az $\underline{r}_1^*$-ban.

Ha a legnagyobb r.é. valósrésze pozitív, akkor instabil
ha negatív akkor stabil

Jelenleg:
$$\left.\begin{aligned} \dot{x} &= k - ux - \beta y x \\ \dot{y} &= (u+v) y + \beta y x \end{aligned}\right\} \Rightarrow D_{r_1^*} F = \begin{pmatrix} -u - \beta y_1^* & -\beta x_1^* \\ \beta y_1^* & \beta x_1^* - (u+v) \end{pmatrix} =$$

$$= \begin{pmatrix} -u & -\beta \frac{k}{u} \\ 0 & \beta \frac{k}{u} - (u+v) \end{pmatrix}$$

A r.é.k: $-u$, $\beta \frac{k}{u} - (u+v)$

Akkor instabil az r_1^*, ha $\beta \frac{k}{u} - (u+v) > 0$

$\leftrightarrow$ u.a. feltétel, hogy y_2^* pozitív legyen.
$\Rightarrow$ ha létezik terjedéses fixpont, akkor el is terjed

reprodukciós ráta: $R_0 = \left.\frac{\partial \dot{y}}{\partial y}\right|_{\substack{x = x^* \\ y = 0}} = \frac{\beta}{u+v} \frac{k}{u}$

átlagos élettartam: $\frac{1}{u+v}$

fertőzési ráta: $\beta \frac{k}{u} \cdot 1$

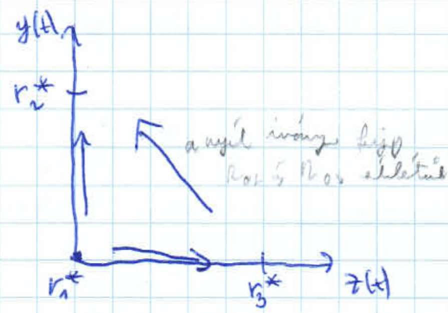
Kérdés: hogy evolválódik a parazita?

modell: egyszerre kétféle vírus: v_y, v_z

$$\left.\begin{aligned}
\dot{x} &= k - ux - \beta_y y x - z x \\
\dot{y} &= -(u+v_y) y + \beta_y y x \\
\dot{z} &= -(u+v_z) z - \beta_z z x
\end{aligned}\right\}$$

Stac. megoldások:
- $x_1^* = \frac{k}{u}$, $y_1^* = 0$, $z_1^* = 0$
- $x_2^* = \frac{u+v}{\beta_y}$ $\quad y = \frac{k - u x_2^*}{\beta_y x_2^*}$ $\quad z = 0$
- $x_3^* = \frac{u+v}{\beta_z}$ $\quad y = 0$ $\quad z = \frac{k - u x_3^*}{\beta_z x_3^*}$

⇒ két vírus csak akkor tud együtt élni, ha minden paraméter azonos.



- r_1^* csak akkor stabil, ha R_{0y} és R_{0z} is < 1.
- r_2^* és r_3^* közül csak az egyik stabil, az amelyiknek nagyobb az R_0.

tanulság: ha jön egy parazita-mutáns, akkor vagy kihal azonnal vagy átveszi a gazdát az eredetitől.

⇒ R_0 nő az evolúció során.

DE a parazita eleszi a gazda erőforrásait, egyúttal ha túl sok lesz csökken a fitness ⇒ β és v nem függetlenül változnak, korreláltan

~~β és v független egymástól ...~~

TFH. $\beta = a v^c$ akkor a $R = \frac{\beta}{u+v}\frac{k}{u}$-nak van egy maximuma ha $c<1$.

$v_{opt} = \frac{cu}{c-1}$

ELM EVOL

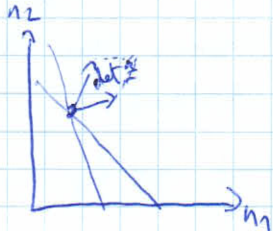
9. előadás (04.11.)

Lotka-Volterra-egyenlet: $\underline{r} = \underline{r}_0 - \underline{\underline{a}}\,\underline{n}$

egyensúly: $\underline{r} = 0 = \underline{r}_0 - \underline{\underline{a}}\,\underline{n}^e \Rightarrow \underline{n}^e = \underline{\underline{a}}^{-1}\underline{r}_0 \Rightarrow \det \underline{\underline{a}} > 0$

együttélés feltétele

$\Delta \underline{n}^e = \underline{\underline{a}}^{-1}\Delta \underline{r}_0$ 2D-ben:



$\underline{r}(\underline{n}) = 0$

$\underline{r}(\underline{n}+\delta\underline{n}) - \delta\underline{r} = 0$

$\underline{r}(\underline{n}) + \frac{\partial r}{\partial n}\delta\underline{n} - \delta\underline{r} = 0 \Rightarrow \delta\underline{n} = \left(\frac{\partial \underline{r}}{\partial \underline{n}}\right)^{-1}\delta\underline{r}$

(ez most csak az előzőnek a levezetése volt, nem tudom minek.)

a lényeg: $\underline{n}$ függ $\underline{r}$-től, de $\underline{r}$-t viszont befolyásolja $\underline{n}$.

Ennek leírása sok féle módon lehet:
- közvetlenül $r(n)$-nel
- köztes változóval: $R(\underline{n})$; $r(R)$.

A köztes változóval

$$a_{ij} = \frac{\partial r_i}{\partial n_j} = \frac{\partial r_i}{\partial \underline{R}} \frac{\partial \underline{R}}{\partial n_j}$$

← Ez azt jelenti, hogy $\underline{R}$ van függő ként n_j-től u. i., mert ahhoz $\det a > 0$ kell. legyen r_i-nek $\underline{R}$-től

$\Rightarrow \dim \underline{R} \geq \dim \underline{n}$

kompetitív kizárás: ha két faj verseng, nem élhetnek együtt

más megfogalmazás: nem élhet együtt több faj, mint ahány féle forrás (táplálék) van.

ez a megfelelője a $\dim R \geq \dim n$ egyenletnek.

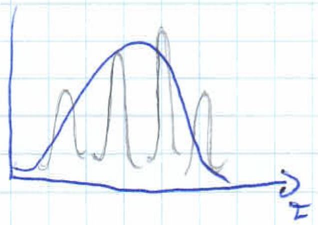
DE az R_i elég elvont eset, emiatt ez gyakorlatban ellenőrizhetetlen.

PLUSZ: ez az egész csak kompetitív közelítés esetén igaz.

Állítás: a túlélő fajok eloszlása nem lesz folytonos

pl.: t nagyság

csőrméret



Azt gondolnánk, hogy lesz a természetben folytonos eloszlás a csőrökben, de valójában lesz különböző együttélő fajok nagyon más csőrméret eloszlással.

TFH: két faj csőrméret eloszlása $u_i(z)$, $u_j(z)$

ekkor $$a_{ij} \sim \frac{\int u_i(z)\, u_j(z)\, dz}{\int |u_i(z')|^2 dz' \cdot \int |u_j(z'')|^2 dz''}$$ (ez a LV-egyenletbe jön elvileg)

Emiatt a minimális átfedésre törekednek

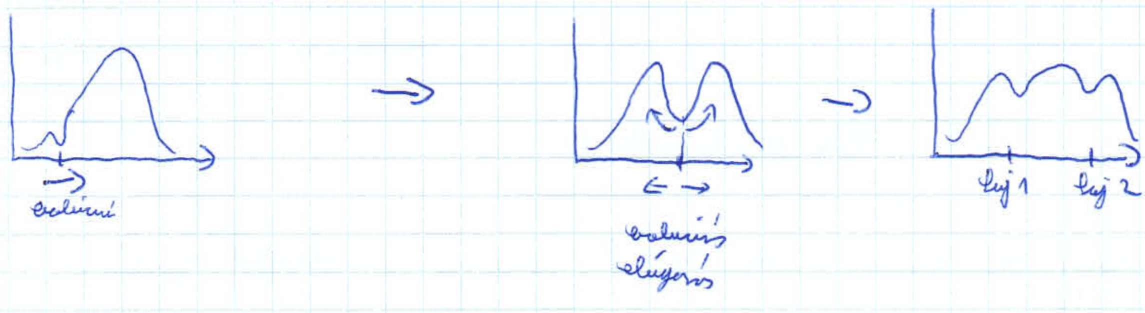
A legegyszerűbb szelekciós egyenlet:

$$\frac{d}{dt}\frac{n_1}{n_2} = (r_1-r_2)\frac{n_1}{n_2}$$ gyakoriságfüggetlen esetben: $r_1-r_2 = \text{const}$

$$\Rightarrow \frac{n_1}{n_2}(t) = \frac{n_1}{n_2}(0)\, e^{(r_1-r_2)t}$$

a gyakoriságfüggés esetén az van, hogy a ritka fajnak előnye van abból, hogy ritka. Ennek kezdése bonyi.

TFH van egy adott csőrméret, ez csökkenti a nagyok számát:



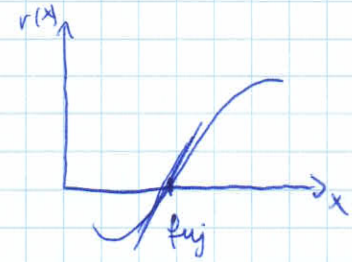
Ernst-Mayr: ő vezette be a biológiai fajfogalmat.

régen azt mondták, hogy akik párosodnak, utódképes utód jön, de külön fajok tudnak párosodni.

EM szerint az elszigetelt gén-poolok alkotják a fajokat.

allopatrikus fajképződés ⟷ szimpatrikus fajképződés ⟷ ⟷ ökológiai fajképződés

Na most, egyensúlyban a a fitness c.

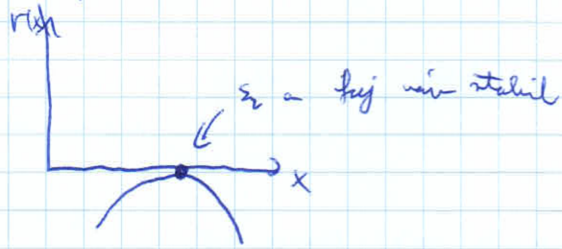


← itt van egy gradiens, tehát a növelő x elvileg terjedhet, de akkor az ott csökkenti az v(x)-t.

A kérdés, hogy az x+Δx-ű faj ki tudja-e szorítani az x-et, egy különbözőben is szaporodásban. Ez sok mindentől is függ.

Ez a direkcionális evolúció. (azaz, hogy a növekvő fitness irányában megyünk!)

Meddig tart a direkcionális evolúció? amíg el nem ér egy maximumot.



ELMEVOL

10. előadás (04.25.)

Populációs szétválás

Ha a populációban valaki kitalálná, hogy nem párosodik bárkivel, az elég nagy hátrány lenne, ezért a párosodási preferenciát külső tényező kell okozza $\Rightarrow$ allopatrikus szétválás

DE tudunk szimpatrikus fajképződésről is:

Lehetséges mechanizmus: adaptív fajszétválás (XX. sz. végétől)

LV-modell:

$$r_i = r_{i0} - \sum_j a_{ij} n_j$$

DE mi van, ha a változó folytonos (pl.: mag- és csőrméret)

$$r(x) = r_0(x) - \int a(x-y)\, n(y)\, dy$$

ahol $a(x)$ maximuma $x=0$-ban van

$$= r_0 - a * n$$

ES esetén: $r(x) = 0 = r_0 - a * n \Rightarrow a * n = r_0$

$$\Rightarrow \tilde{n} = \frac{\tilde{r}_0}{\tilde{a}}$$

TFH minden Gauss! DE ahhoz, hogy $\tilde{n}$ ne szálljon el a nagy frekvenciákon, az kell, hogy $\tilde{a}$ lassabban csengjen le mint $\tilde{r}_0$. $\Rightarrow \sigma_{r_0} > \sigma_a$

σ_{r_0}: mageloszlás

σ_a: csőrmérethez tartozó táplálékszélesség.

Továbbá: $\sigma_n^2 = \sigma_{r_0}^2 - \sigma_a^2 > 0$

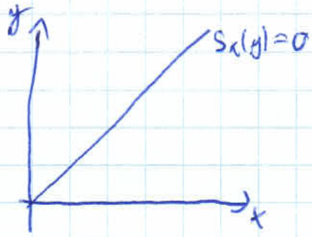
Itt nem látni, hogy a folytonos eloszlásból diszkrét lesz, de a diszkrét eloszlást közelítő folytonos eloszlást képzeljük, tehát megtörtént a fajszétválás (Szabó, Meszéna, 2006)

A szelekciós analitikus modellje:

Legyen egy fajlagos tulajdonság, és vizsgáljuk meg, hogy egy másik mutánst egy másik populációban el tud-e terjedni.

$S_x(y)$: Az y terjedésének rátája x környezetben.

def szerint $S_x(x) = 0$.

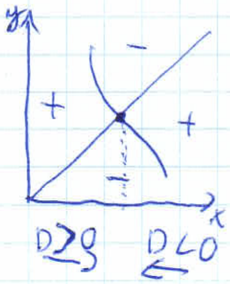


Ha vonal alatt −, akkor az ES x nő

Ha vonal alatt +, akkor az ES x csökken

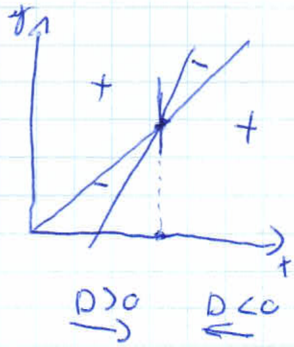
$$D(x) = \left.\frac{\partial S_x(y)}{\partial y}\right|_{y=x}$$: rögzített fitness-gradiens.

Az ES pont ott lesz, ahol az $x=y$ vonal mentén is előjel váltás van.



← Ez stabil

DE! Ez → problémás



A második esetben a szing. pontban ugyan elvileg konvergál az evolúció, de fölötte és alatta is előnyös mutánsok vannak. Tehát a pont konvergenciastabil, de nem evolúciósan stabil.

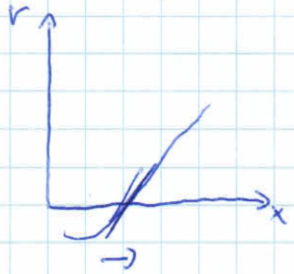
A $D(x)$-t deriválva:

$$\frac{dD(x)}{dx} = \left.\frac{\partial^2 S_x(y)}{\partial y\, \partial x}\right|_{y=x} + \left.\frac{\partial^2 S_x(y)}{\partial y^2}\right|_{y=x}$$

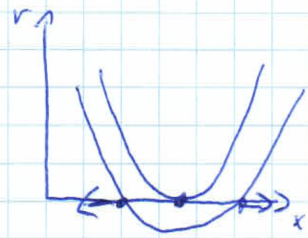
→ konv. stabil, ha $\frac{dD}{dx} < 0$

Vagy:

Legyen egy $r(x)$ fv. Ennek a deriváltja + vagy −, a fejlődés iránya „egyértelmű”.



direkcionális



miután elértük egy 0-deriváltú helyre, és feltéve, hogy az egy minimum állapot az a $r(x)$ - fv., ha történik mi (pl.: legjobban nagy) akkor két ESS állapotot stabilizál meg, ami elfelé tart.

Persze diploid esetben bonyolultabb, amit nem biztos, hogy értem, de ennek modellek, amiket erre is szeleltálnak

ELMEVOL
11. előadás (05.02.)

„A szexuális reprodukció igencsak költséges dolog."

olyan hipotézt négy ez az elterjedtebb a rekombinációs előny miatt

DE ez egy hosszútávú előny a pillanatnyi 2-es nováció ellen.

Sz. Kondrashov adta a aktuálisan magyarázatot:

A sok gén, de kis egyed populációban egyre kisebbre le tud csökkeni
a fitnesz a gyors mutáció miatt
Ha viszont szexuális a szaporodás, akkor valahol jelen van a kiindulási genállomány

↑ Ez a „Müller racket"

Sz.K. azt mondta, hogy ha lineárisnál gyorsabban nő a mutációk száma,
akkor van baj, de a rekombináció itt jön be. (Vagy ami ilyesmi)

Ez a modell mért jó, mert nem hosszútávú előnyt ad, hanem már a
jelenben előnye van.

Megfigyelés: Minden eukarióta élőlény tud szexuálisan szaporodni
(néhány viszont aszexuálisan is)

anizogamia: az a csoda, hogy kétféle egyed van, egy önmagu tulajával
nem tudnak szaporodni

mikro- és makrogaméta: kicsi hímivarsejt és nagy petesejt

Fisher, Haldane, Wright ← ők voltak a modern matematikai
evolúcióbiológia megalapozói.

A szexuális arány kialakulása:

TFH van egy mechanizmus, hogy mi FFI vagy NŐ lesz-e. Van egy gén, ami
eldönti, egy bizonyos ilyen vagy olyan legyen. Mire szelektálódik ez az gén?

Játékelméletileg adódik, hogy az optimális nem arány 50% legyen.
Az a gén, ami növeli a kisebbség arányát, mindenáron a kisebbségen keresztül
⟹ addig nő a létszám, amíg el nem éri a egyensúlyt.

Ez a Fisher-szabály

Haldane - szabály: ha két faj hibridizálódik, akkor időnként inkább felléphet problémák az utódnál (pl.: öszvér)

- - - - - - - - - - - - - - - - -

Csoportszelekció ellentmondásai:

- Azt gondolnánk, hogy minél több utódot nevel valaki, annál sikeresebb,
DE megfigyelés, hogy a nagy élőlények kevesebb utódot hoznak, mint a kisebbek,
de könnyebb faj pl.: elefánt - egér, sas - énekesmadár.

Sokáig elfogadott, de hibás magyarázat: csoportszelekció
A sok utódot hozó elefánt katasztrófa, hiszen kipusztítja az élőhelyét
DE! Lehet, hogy a sokutódos elefánt kihalt volna, de előbb kiszorította volna a kevés utódost
(falu legelőjének a tragédiája)

A valódi magyarázat: nem az számít, hogy hány utód van, hanem az a szaporodó utódok száma
Az egérnek azért van több utódja, mert a kisegér túlélését sokkal kevésbé garantálni, mint a nagy elefántnak.

„A csoportszelekció azért nem jó, mert a csoportelőnyös viselkedés csoporton belül hátrányt nevel" John Maynard Smith

DE ez csak olyan mintán igaz, hogy a csoport érdeke nem írja felül az egyéni érdeket,
(csoport szintű szelekció) (egyed szintű szelekció)
akkor hiszen a csoporton belüli kooperációt bizonyítottan elősegíti és létezik

- r-K szelekció: amikor az $\dot{N} = rN$ helyett $\dot{N} = r(1-\frac{N}{K})N$ van.
Előbbi esetben az r növelésére van szelekció, utóbbi esetben K-ra.
Azt gondoltuk, hogy akkor az r és K szelekció átmenet, de így nem lenne egy univerzális tér.
Mostanra rájöttünk, hogy a legjobb a legáltalánosabb, hogy a téma $\dot{N} = r(N) \cdot N$
így mindig az r-re szelektálódik, ahol $r = r_0 - aN$ és $K = \frac{r_0}{a}$
Végeredményben mindig van egy végső állapot, amin a szelekció hat, és annak lehetnek domináns fajai és független paraméterei

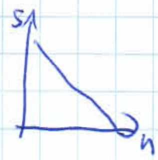
Tehát több paraméter van.

Pl.: Tojások száma : $m = n \cdot s$

n : kikelő tojások száma
s : fiókák felnövekedési aránya

Az s az nem egy valószínűségi cucc, amire nem tud hatással lenni.

De n és s összefügg pl. lineárisan:



$\Rightarrow$

$\Rightarrow$ ez egy optimális n.

bonyolítsuk! Vannak időskori tojásrakások is, ezek az újabbal együtt adnak többet

$$\lambda = m + p = n\,s(n) + p(n)$$ ezt kell maximálni

$$\frac{d\lambda}{dn} = s(n) + n\,s'(n) + p'(n)$$ „ezt lehet egyezni ..."

• rokonszelekció : érdemes-e a saját fitnesszem rovására egy másik egyed fitnesszét növelni?

Akkor érdemes, ha rokonok, és valószínűleg nála viseli az én génemet.

Hamilton-szabály : $rB > C$ kell teljesüljön a rokonszelekcióhoz

r: rokonsági fok
B: benefit
C: cost

ELM EVOL

12. előadás (05.09.)

Evolúciós játékelmélet

Nash-egyensúly: az az állapot, amikor senki sem tud úgy változtatni, hogy abból előnye származzon.

JMS. (biológus fizikus): ~~ah~~ ő alkotta meg az ezzel játékot.

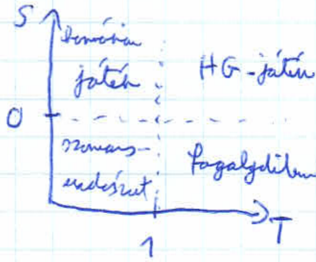
Evolúciósan stabil stratégia: A Nash-egyensúly evolúciós megfelelője. Olyan stratégia, amikor más nem tud egy másikat elterjedni

Példák: ultimátum játék, fogolydilemma, ismétléses fogolydilemma, héja-galamb játék

HG-játék:

		ellenfél	
		D	C
én	D	Punish	Temptation
	C	Sucker	Reward

Legyen $P=0$, $R=1$



„szarvasvadászatnál mindkettő" ESS

fogolydilemma az D az ESS

Az ismételt fogolydilemmában valójában nincs ESS, de jó közelítés a TFT

A héja galamb játékban nincs ESS

Vegyük most a HG-játékot, ahol p valószínűséggel G, $1-p$-vel H.

„kevert stratégia" - Én q-val játszom G-t.

Az $\underline{\underline{M}}$ mátrix szorozódik. A stratégiák nyeresége: $\underline{\underline{M}}\cdot\begin{pmatrix}1-p\\ p\end{pmatrix}$

Várható kifizetés: $(1-q,\ q)\,\underline{\underline{M}}\begin{pmatrix}1-p\\ p\end{pmatrix} \equiv K_p(q)$

Mivel $K_p(q)$ lineáris, ezért vagy csak a tiszta stratégiák közül nagy-

A lineáris együttható a p-től függ, így létezik egy olyan p^* hogy a $k_{p^*}(q)$ ne függjön q-tól. Mi ilyenkor az ESS? Egy stratégia nem tudja p^*-t legyőzni, tehát az lesz az ESS.

Peter Turchin & ő foglalkozott ilyesmivel, át adom [illegible]