

UN MODEL DE COMPETICIÓ AMB SELECCIÓ DEPENDENT DE LES FREQUÈNCIES I DE LA DENSITAT

JORDI OCAÑA

En aquest treball es planteja un model general de competició entre el individus preadults - d'una població i es determina l'expressió de l'eficàcia biològica de tots el genotips possibles, és a dir, la probabilitat que un individu arribi a sobreviure fins a la fase adulta i contribueixi amb els seus gamets a la formació de la generació següent, condicionat al fet que és portador de determinat genotip.

Aquesta eficàcia és dependent de les freqüències dels diversos genotips i de la densitat de població: Assimptòticament és una funció exponencial negativa del producte entre la densitat i la freqüència acumulada del genotip i de tots els superiors.

1. INTRODUCCIÓ.

Un dels problemes més interessants que té plantejats la Genètica de Poblacion és l'explicació dels alts graus de polimorfisme genètic observat a les poblacions naturals.

L'explicació seleccionista clàssica del manteniment del polimorfisme es basa en la superioritat dels heterozigots. Raonaments no massa ben fonamentats des del punt de vista probabilístic /6/ apunten cap al fet que la selecció, si actua sobre un nombre alt de loci, imposa una mortalitat que seria insuportable a la majoria de poblacions. Això a portat a la definició de conceptes com els de selecció "tova" i "dura" /6/, /7/ -- relacionats amb conceptes implicats en l'estratègia ecològica de les poblacions (selecció k i R , granulació del medi, .../2/).

Un exemple clar de selecció tova es la selecció per rangs ordenats. /8/ l'ha estudiada teòricament, però amb una visió "clàssica" en el sentit que l'ordenació dels genotips és respecte de la proporció de loci heterozigòtics. Al present treball s'analitza un esquema selectiu d'aquest mateix tipus -- però sota un plantejament més general. --- Aquest ha estat l'esquema de selecció que --

ha estat simulat a /4/ amb l'obtenció de fortes evidències que en combinació amb un medi subdividit i heterogeni pot explicar el manteniment d'alts graus de polimorfisme.

Tractarem d'obtenir expressions explícites -- per l'eficàcia biològica d'un genotip sota aquest model de selecció. En fer-ho es comprovarà que implica dependència de les eficàcies biològiques respecte de la freqüència -- dels diversos genotips presents i de la densitat.

2. PLANTEJAMENT DEL MODEL.

Sigui G el conjunt de tots els genotips que es poden formar a partir dels gamets produïts per una població diploide a la qual s'estudien L ($L > 1$) loci. A cada $g \in G$ li correspon -- un fenotip mètric $X(g)$ (que pot ser multivariable $X = (X_1, \dots, X_c)$) corresponent al fenotip mitjà de tots els individus portadors -- del genotip g . Cada fenotip té associat un -- valor adaptatiu que es pot caracteritzar pel valor pres per una funció $a: \mathbb{R}^c \rightarrow \mathbb{R}$, --- $a(X(g))$. Per tant es pot parlar del valor -- adaptatiu de genotip $g: S(g) = a(X(g))$. En --

Jordi Ocaña - Departament de Bioestadística - Facultat de Biologia - Universitat de Barcelona
Av. Diagonal, 637-647 - Barcelona. 28

Article rebut el Febrer de 1983.

particular a pot ser certa funció f , decreixent, de la distància entre el fenotip $X(g)$ i cert fenotip hipotètic òptim 0 : $f(d(X(g), 0))$. Aquest és el cas de les simulacions finites descrites a /4/.

Si L és finit, el nombre de genotips diploïdes possibles és també finit i igual a $m = 2^L \times (2^L + 1) / 2$ i per tant el recorregut $S(G)$ de la funció S també serà finit. Sigui $S(G) = \{s_1, \dots, s_n\}$ amb $n < m$. Considerem aquests valors ordenats de més gran a més petit $s_1 > s_2 > \dots > s_n$. G està dividit en n classes excloents A_1, \dots, A_n , amb $A_\ell = S^{-1}(\{s_\ell\})$, $(\ell = 1, \dots, n)$ de genotips segons el seu valor adaptatiu. Sigui p_ℓ la proporció de genotips formats de la classe A_ℓ : $p_\ell = P(A_\ell)$.

Volem deduir una expressió general per calcular la viabilitat d'un genotip qualsevol $g \in A_1$, és a dir, la probabilitat que un individu portador de g arribi a la fase adulta com a individu reproductor. Considerem que es compleixen les condicions: 1) el medi és dividit en K "unitats de medi" que poden ser ocupades per un i solament un preadult, 2) els preadults són generats amb genotip pertanyent a la classe i segons una probabilitat $p_i = P(A_i)$, constant a cada generació (depèn només de les freqüències genotípiques de la generació anterior), 3) es generen N preadults amb total independència i un després de l'altre, i es "col.loquen", un cop generats, en una de les K unitats de medi, totalment a l'atzar, és a dir, amb probabilitat $1/K$ per a cada "unitat de medi" 4) si la unitat de medi on ha arribat el nou preadult (de genotip g) és ja ocupada per un altre (de genotip g') ambdós competent segons l'esquema: si $S(g) > S(g')$ el nou substitueix a l'anterior ocupant, el qual desapareix, en cas contrari roman l'anterior ocupant i es perd el nou. Aquesta competició és l'única força selectiva present.

3. EFICACIA DELS GENOTIPS.

Considerem un concret dels N preadults produïts, el qual pertany a la classe ℓ . Introduïrem la notació següent: $a_{\ell i}$ indicarà l'esdeveniment "el preadult concret (dels N produïts) de la classe ℓ ($\ell = 1, \dots, n$) segueix --

present a la població després de l'instant i ($i = 1, \dots, N$)". $a_{\ell N}$ voldrà dir, per tant, que aquell preadult ha arribat a la fase adulta. $P(a_{\ell N})$ és la viabilitat W d'un zigot qualsevol amb genotip pertanyent a la classe ℓ . Indiquem com $a_{\ell i}^0$ l'esdeveniment consistent en l'arribada al medi del preadult de la classe ℓ a l'instant i . $P(a_{\ell N} / a_{\ell i}^0)$ és la probabilitat de supervivència fins a adult, del preadult de la classe ℓ si ha arribat a l'instant i . Per la fórmula de les probabilitats totals

$$W_\ell = \sum_{i=1}^N P(a_{\ell i}^0) P(a_{\ell N} / a_{\ell i}^0)$$

$P(a_{\ell i}^0)$ és igual a $1/N$, constant, ja que el preadult pot arribar al medi en un qualsevol dels N instants. Per tant

$$W_\ell = \frac{\sum_{i=1}^N P(a_{\ell N} / a_{\ell i}^0)}{N} \quad (1)$$

La presència del preadult després de l'instant N si fou introduït a l'instant i implica la permanència a tots els instants intermitjos, per tant

$$P(a_{\ell N} / a_{\ell i}^0) = P(a_{\ell i} / a_{\ell i}^0) P(a_{\ell i+1} / a_{\ell i}) \dots P(a_{\ell N} / a_{\ell N-1}) \quad (2)$$

on $P(a_{\ell i} / a_{\ell i}^0)$ és la probabilitat d'establiment del nou individu. Indicant com A_{ri} la presència d'un preadult del tipus r ($r = 1, \dots, n$) a la unitat de medi on arriba el nou preadult estudiat, i com \bar{A}_i l'absència de cap ocupant anterior, i tenint en compte que l'arribada de nous individus a una unitat de medi és independent de la presència o absència d'altres, podem escriure

$$P(a_{\ell i} / a_{\ell i}^0) = \sum_{r=1}^n P(A_{ri}) P(a_{\ell i} / a_{\ell i}^0 \cap A_{ri}) + P(\bar{A}_i) P(a_{\ell i} / a_{\ell i}^0 \cap \bar{A}_i) \quad (3)$$

amb

$$P(a_{\ell i} / a_{\ell i}^0 \cap A_{ri}) = \begin{cases} 0 & \text{si } r \leq \ell \\ 1 & \text{si } r > \ell \end{cases}$$

i

$$P(a_{\ell i} / a_{\ell i}^0 \cap \bar{A}_i) = 1$$

donat l'esquema segons el qual es realitza - la competició. Com que $P(\bar{A}_i) = 1 - \sum_{r=1}^n P(A_{ri})$ obtenim immediatament, a partir de (3), l'expressió:

$$P(a_{\ell i}/a_{\ell i}^0) = \sum_{r=\ell+1}^n P(A_{ri}) + 1 - \sum_{r=1}^n P(A_{ri}) = 1 - \sum_{r=1}^{\ell} P(A_{ri}) \quad (4)$$

Igualment, si indiquem com A_{rj}^0 l'arribada (a la unitat de medi ocupada pel preadult estudiant) d'un preadult de la classe r a l'instants j i com \bar{A}_j^0 l'absència d'arribada de cap competidor a l'instants j, podem escriure

$$P(a_{\ell j+1}/a_{\ell j}) = \sum_{r=1}^n P(A_{rj}^0) P(a_{\ell j+1}/a_{\ell j} \cap A_{rj}^0) + P(\bar{A}_j^0) P(a_{\ell j+1}/a_{\ell j} \cap \bar{A}_j^0) \quad (5)$$

$$\text{que } P(A_{rj}^0) = \frac{1}{K} p_r = \frac{p_r}{K}$$

$$P(a_{\ell j+1}/a_{\ell j}) = 1 - \frac{1}{K} \sum_{r=1}^{\ell} p_r = 1 - \frac{Q_{\ell-1}}{K} \quad (7)$$

amb $Q_{\ell} = \sum_{r=1}^{\ell} p_r$, constant per tota arribada j ($j=i+1, \dots, N$).

Si substituïm (4) i (7) a (1) obtenim

$$w_{\ell} = (1 - \sum_{r=1}^{\ell} P(A_{ri}^0)) (1 - \frac{Q_{\ell-1}}{K})^{N-1} \quad (8)$$

Cal conèixer la probabilitat $P(A_{ri}^0)$ de presència d'un preadult de la classe r a l'instants i, a la unitat de medi considerada. Les probabilitats $(P(A_{1i}), P(A_{2i}), \dots, P(A_{ni}), P(\bar{A}_i))$ es poden considerar les probabilitats d'estat a l'instants i d'un procés markovià amb matriu de transició

$$\begin{matrix} & A_{1j+1} & A_{2j+1} & A_{3j+1} & \dots & A_{nj+1} & \bar{A}_{j+1} \\ \begin{matrix} A_{1j} \\ A_{2j} \\ A_{3j} \\ \vdots \\ A_{nj} \\ \bar{A}_j \end{matrix} & \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ P(A_{1j+1}^0) & 1-P(A_{1j+1}^0) & 0 & \dots & 0 & 0 \\ P(A_{1j+1}^0) & P(A_{2j+1}^0) & 1-(P(A_{1j+1}^0)+P(A_{2j+1}^0)) & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \dots & \vdots & \vdots \\ P(A_{1j+1}^0) & P(A_{2j+1}^0) & P(A_{3j+1}^0) & \dots & 1-\sum_{r=1}^{n-1} P(A_{rj+1}^0) & 0 \\ P(A_{1j+1}^0) & P(A_{2j+1}^0) & P(A_{3j+1}^0) & \dots & P(A_{nj+1}^0) & 1-\sum_{r=1}^n P(A_{rj+1}^0) \end{pmatrix} \end{matrix}$$

on

$$P(a_{\ell j+1}/a_{\ell j} \cap A_{rj}^0) = \begin{cases} 0 & \text{si } r < \ell \\ 1 & \text{si } r \geq \ell \end{cases}$$

$$P(a_{\ell j+1}/a_{\ell j} \cap \bar{A}_j^0) = 1$$

$$i \quad P(\bar{A}_j^0) = 1 - \sum_{r=1}^n P(A_{rj}^0)$$

de manera que, en substituir a (5) obtenim

$$P(a_{\ell j+1}/a_{\ell j}) = 1 - \sum_{r=1}^{\ell-1} P(A_{rj}^0) \quad (6)$$

A_{rj}^0 implica l'ocurrència conjunta de dos esdeveniments independents: l'arribada del nou individu produït a l'instants j precisament a una unitat de medi concreta (amb probabilitat $1/K$) i que aquest individu sigui de tipus r (amb probabilitat p_r), de manera

i estat inicial $P_0 = (0, 0, \dots, 0, 1)$ ja que en principi el medi és buit. Efectivament, suposant els tipus de genotips ordenats de superior a inferior valor adaptatiu, la transició $A_{rj} \rightarrow A_{sj+1}$ només es produirà si a l'instants j+1 arriba un $s < r$ i $A_{rj} \rightarrow A_{rj+1}$ si no n'arriba cap de nou o un d'inferior o igual. Substituint pels valors de $P(A_{rj+1}^0)$ obtenim la matriu de transició, constant per tot instants:

$$\begin{matrix}
 & A_{1j+1} & A_{2j+1} & A_{3j+1} & \dots & A_{nj+1} & \bar{A}_{j+1} \\
 A_{1j} & \left(\begin{array}{cccccc}
 1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\
 \frac{p_1}{K} & 1 - \frac{p_1}{K} & 0 & \dots & 0 & 0 \\
 \frac{p_1}{K} & \frac{p_2}{K} & 1 - (\frac{p_1}{K} + \frac{p_2}{K}) & \dots & 0 & 0 \\
 \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\
 \frac{p_1}{K} & \frac{p_2}{K} & \frac{p_3}{K} & \dots & 1 - \sum_{r=1}^{n-1} \frac{p_r}{K} & 0 \\
 \frac{p_1}{K} & \frac{p_2}{K} & \frac{p_3}{K} & \dots & \frac{p}{K} & 1 - \frac{1}{K}
 \end{array} \right) & = & M
 \end{matrix} \quad (9)$$

de manera que el vector fila de probabilitats

$$P_i = (P(A_{ri}))_{r=1, \dots, n}$$

es pot calcular com $P_i = P_0 M^i$.

Per inducció s'obté fàcilment que per qualsevol $i=1, \dots, N$:

$$P(A_{1i}) = 1 - (1 - \frac{p_1}{K})^i$$

$$P(A_{ri}) = (1 - \frac{1}{K} \sum_{h=1}^{r-1} p_h)^i - (1 - \frac{1}{K} \sum_{h=1}^r p_h)^i \quad r = 2, \dots, n$$

$$P(\bar{A}_i) = (1 - \frac{1}{K})^i$$

$$i \text{ si fem } Q_r = \sum_{h=1}^r p_h, \quad Q_0 = 0, \quad Q_n = \sum_{h=1}^n p_h = 1$$

$$P(A_{ri}) = (1 - \frac{Q_{r-1}}{K})^i - (1 - \frac{Q_r}{K})^i, \quad r = 1, \dots, n$$

$$P(\bar{A}_i) = (1 - \frac{1}{K})^i = (1 - \frac{Q_n}{K})^i \quad (10)$$

En substituir (10) a (8) obtenim

$$\begin{aligned}
 w_\ell &= \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \left\{ (1 - \sum_{r=1}^{\ell} [(1 - \frac{Q_{r-1}}{K}) - (1 - \frac{Q_r}{K})]^i) (1 - \frac{Q_\ell}{K})^{n-i} \right\} = \\
 &= \frac{1}{N} \left\{ \sum_{i=1}^N (1 - \frac{Q_\ell}{K})^{N-i} - (1 - \frac{Q_\ell}{N})^N \sum_{r=1}^{\ell} \sum_{i=1}^N \left[\left(\frac{1 - \frac{Q_{r-1}}{K}}{1 - \frac{Q_\ell}{K}} \right) - \left(\frac{1 - \frac{Q_r}{K}}{1 - \frac{Q_\ell}{K}} \right)^i \right] \right\} = \\
 &= \frac{1}{N} \left\{ \frac{1 - (1 - \frac{Q_\ell}{K})^N}{\frac{Q_\ell}{K}} - (1 - \frac{Q_\ell}{K})^N \left[\frac{1 - (\frac{1 - \frac{Q_\ell}{K}}{1 - \frac{Q_\ell}{K}})}{1 - \frac{1}{1 - \frac{Q_\ell}{K}}} - 1 - N \right] \right\}
 \end{aligned}$$

y després d'algunes simplificacions

$$w_\ell = \frac{K}{NQ_\ell} \left[1 - (1 - \frac{Q_\ell}{K})^2 \right] + (1 - \frac{Q_\ell}{K})^N \quad (11)$$

L'expressió (11) indica clarament que la viabilitat de cada tipus genotípic depèn de les freqüències (terme $Q_\ell = \sum_{r=1}^{\ell} p_r$) de la classe ℓ i de totes les classes superiors i de la densitat (N/K) on K és la capacitat del medi i N el nombre de preadults produïts.

Es interessant l'expressió asimptòtica per K i N molt grans: si suposem que $K \rightarrow \infty$, di és gran i el nombre de preadults produïts també i que $N/K \rightarrow \lambda$ on λ és certa constant positiva podem escriure

$$w_\ell = \frac{K}{NQ_\ell} \left[1 - (1 - \frac{Q_\ell}{K})^2 \right] + (1 + \frac{1}{-\frac{K}{Q_\ell}})^{\frac{K}{Q_\ell}} \cdot \frac{-N}{K} \cdot Q_\ell$$

de manera que

$$\lim_{\substack{N \rightarrow \infty \\ K \rightarrow \infty \\ N/K \rightarrow \lambda}} w_\ell = \frac{1}{\lambda Q_\ell} \cdot [\ell - 1] + e^{-\lambda Q_\ell} = e^{-\lambda Q_\ell} \quad (12)$$

A les simulacions finites descrites a /4/ -- $K=400$, $N=1000$ $N/K=2.5$ (densitat) de manera que molt aproximadament podem suposar ----- $w_\ell = e^{-2.5 Q_\ell}$, és a dir, que la viabilitat és una funció exponencial negativa de la densi-

tat (2.5 a totes les simulacions realitza-- des) i de Q_ℓ que es pot considerar la fre-- quència del tipus ℓ i la de tots els supe-- riors respecte del caràcter S que defineix l'ordenació de tipus

$$Q_\ell = \sum_{r=1}^{\ell} p_r = P \quad S \geq s_\ell$$

4. DISCUSSIO.

Una situació a partir de la qual sembla que s'ha de trobar selecció dependent de les fre-- quències i de la densitat és en cas d'exis-- tència de competició (per exemple per l'es-- pai o pel menjar) dels organismes. Hi ha da-- des experimentals que indiquen que això és - cert (per exemple /3/ però a nivell purament qualitatiu, ja que no s'ha trobat un ajust - significativament bó de les dades a cap de - les funcions provades (sense cap justifica-- ció especial) per descriure la relació de -- l'eficàcia amb la freqüència i la densitat.

Actualment s'estan realitzant, al departa-- ment de Genètica de la Universitat de Valen-- cia, experiments en caixes de poblacions in-- tentant reproduir unes condicions similars a les del model proposat a aquest treball per tractar de comprovar el grau d'ajust a l'ex-- pressió (12).

La relació entre selecció dependent de la -- freqüència i polimorfisme, coneguda des de - fa temps (per exemple /1/, /5/) ha suggerit la realització d'experiments de simulació -- mitjançant ordinador digital, actualment en curs, per comparar la capacitat de manteni-- ment del polimorfisme del model de selecció descrit a aquest treball en front a un mo-- del equivalent però amb eficàcies constants.

L'equivalència entre ambdós models s'esta-- bleix en avaluar les eficàcies biològiques - de tots el genotips, a la població inicial - dels casos amb selecció constant, també mit-- jançant l'expressió (12) del cas de selecció dependent i continuar-los simulant una morta-- litat, de la fase de preadult a adult repro-- ductor, segons unes probabilitats de supervi-- vència proporcionals als valors avaluats se-- gons (12) en començar i mantinguts constants des d'aleshores.

En principi s'hauria d'observar una capaci--

tat de manteniment del polimorfisme signifi-- cativament superior pel cas de dependència.

Aquest treball de simulació s'està realitzant al departament de Bioestadística de la Facul-- tat de Biologia de la Universitat de Barcelo-- na, utilitzant el sistema de subrutines ---- SGEN2 /4/.

5. BIBLIOGRAFIA.

- /1/ EHRAM, L., PROBBER, J., "Rare Drosophila males: the mysterious matter of choice". American Scientist, v. 66, 1978, pp. 216-222.
- /2/ LEVINS, R. "Evolution in changing environ-- ments." Princeton University Press, 1968.
- /3/ MOYA, A. "Tesi doctoral". Universitat de València. En preparació.
- /4/ OCAÑA, J. "Models matemàtics i de simula-- ció del polimorfisme cromosònic per in-- versions" Centre de Publicacions, Inter-- canvi Científic i Extensió Universitària. Universitat de Barcelona, 1981.
- /5/ PETIT, C. "La concurrence larvaire et le maintien du polymorphisme". Comptes Ren-- dus a l'Academie des Sciences. Paris, t. 263, 1966, pp. 1262-1265.
- /6/ WALLACE, B. "Polymorphism, polulation size and genetic load". A: Population Biology and Evolution", R.C. Lewontin Ed., Syracu-- se University Press, 1968, pp. 87-108.
- /7/ WALLACE, B. "Hard and soft selection revi-- sited". Evolution, v.29, 1975, pp.465-473.
- /8/ WILLS, C. "Rank-order selection is capable of maintaining all genetic polymorphisms". Genetics, v.89, 1978, pp. 403-417.