

Моделирование молекулярной эволюции при различных сценариях видообразования

ЛИН СО РАН

Букин Ю. С.

Научный руководитель д.ф-м.н. Семовский С. В.

Моделирование процессов видообразования

Подход адаптивной динамики и индивидуально-ориентированного моделирования. Разработан Johan A. J. Metz, Dieckmann U., Doebeli M.

Позволяет разрабатывать модели эволюции с различными сценариями и различной сложности

Модели, оперирующие судьбой и характеристиками отдельных «организмов»

Каждый «организм» в модели обладает собственными фенотипическими характеристиками, меняющимися с помощью мутаций в процессе размножения. Видом в модели адаптивной динамики называется группа особей изолированная в пространстве фенотипа от других групп организмов. Видообразованием при этом будет называться процесс формирования таких групп организмов.

Нейтральная молекулярная эволюция и реконструкция эволюционной истории

AGCTCAGTTTAAACGGGCA- нуклеотидная последовательность ДНК

$$N_z = f(vt_p)$$

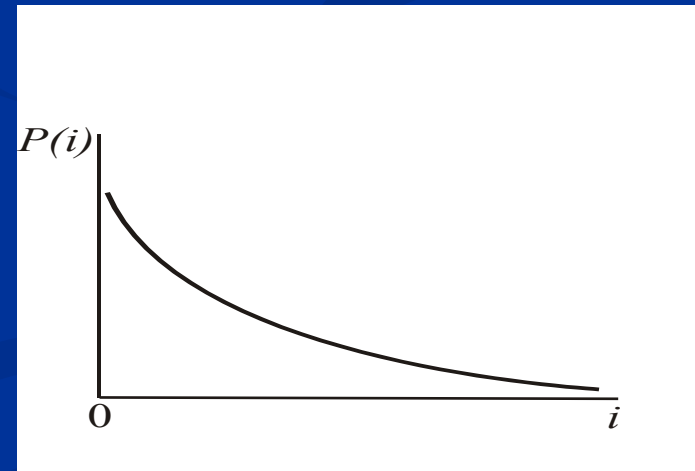
-количество накопленных замен Kimura M., 1968.

$$t_{pm} = 4N_e$$

- минимальное время, необходимое для работоспособности филогенетических методов Kimura M., и др., 1969.

$$P(i) = \frac{1}{4N_e v + 1} \exp\left(-\frac{i}{4N_e v}\right)$$

-вероятность обнаружить i -е количество генетических отличий
Rogers A.R., и др., 1992;
Polanski A., и др., 1998



Цели исследования

Целью настоящей работы является разработка методов анализа молекулярно генетических данных для определения сценариев эволюционного процесса и применения этих методов для изучения механизмов формирования современного видового разнообразия озера Байкал.

Задачи исследования

- 1) Разработать индивидуально-ориентированные модели симпатрического видообразования, видообразования в одномерной замкнутой популяции (модель видообразования в популяциях организмов, населяющих литораль древнего озера) и модель коэволюции организмов взаимодействующих по типу хищник-жертва на основе подхода адаптивной динамики с добавлением нейтральных эволюционных маркеров в виде «ДНК»- последовательностей.
- 2) На основе модели симпатрического видообразования изучить влияние ранних этапов репродуктивной межпопуляционной (межвидовой) изоляции на общее и межгрупповое распределение попарных генетических различий.
- 3) Изучить влияние биологической подвижности организмов на ход видообразовательного процесса в модели одномерной замкнутой популяции.
- 4) Изучить влияние межпопуляционных (межвидовых) контактов на формирование молекулярно-генетического разнообразия с помощью модели одномерной замкнутой популяции.
- 5) Изучить влияние интенсивности межвидового взаимодействия в модели коэволюции на ход видообразования и нейтральной молекулярной эволюции.

Модель симпатрического видообразования

$$\frac{\partial N(x,t)}{\partial t} = rN(x,t) \left[1 - \int C(x-x') N(x',t) dx' \right] / K(x) \quad *$$

$$C(x) = \exp(-x^2 / \sigma_s^2)$$

$$K(x) = K_0 \exp[-(x - x_0)^2 / \sigma_k^2]$$

*U. Dieckmann , M. Doebeli . “On the origin of species by sympatric speciation”. Nature Vol. 400, 354-357 (1999).

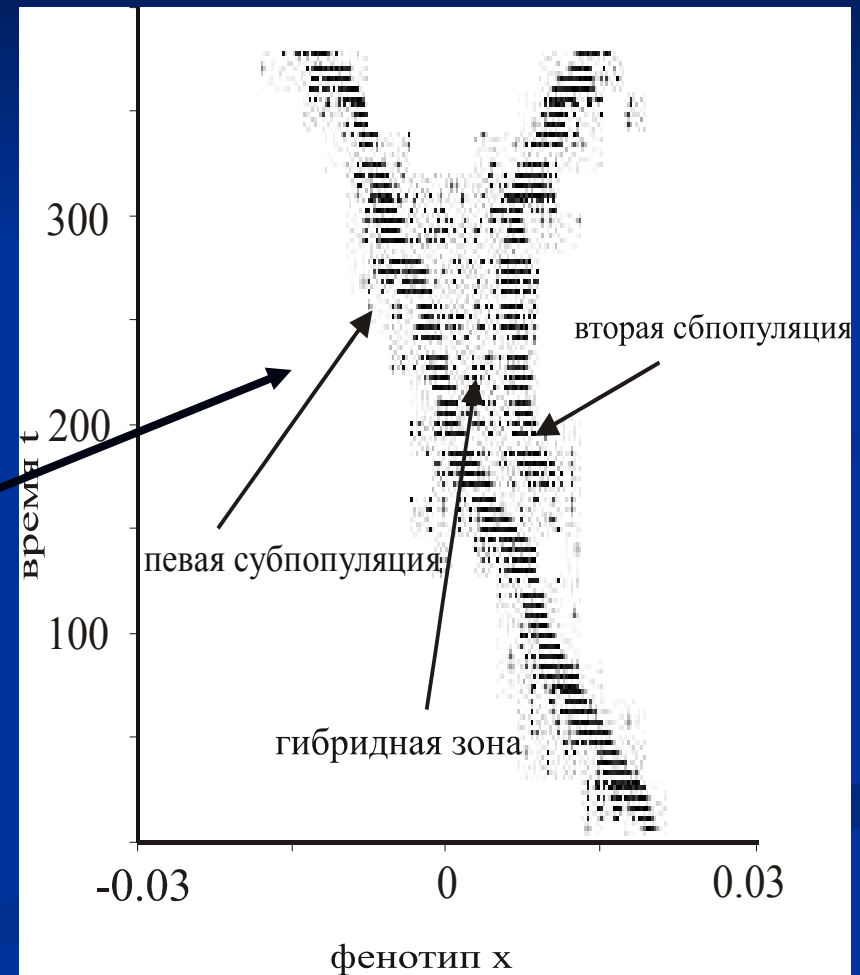
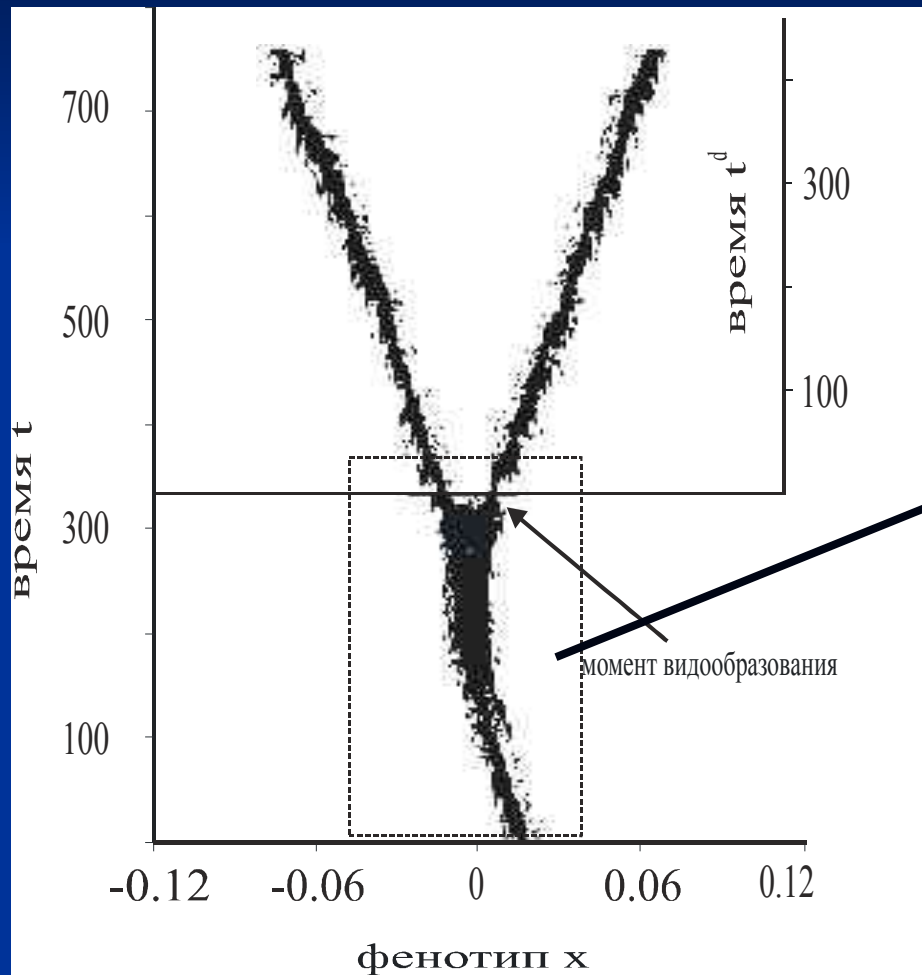
Модель симпатрического видообразования

- 1) Организмы являются гермафродитами
- 2) $|x - x_1| < M$ - соотношение определяющие фенотипическую изоляцию
- 3) $[x - \Delta x, x + \Delta x]$ - мутационное изменение фенотипа потомка
- 4)
$$P_x = \frac{\sum_{i=1}^{i=N_1^t} \exp[-(x - x_i)^2 / \sigma_1]}{K_0 \exp[-(x - x_0)^2 / \sigma_1^K]}$$
 -соотношение, определяющие приспособленность организма к условиям среды и влиянию других организмов

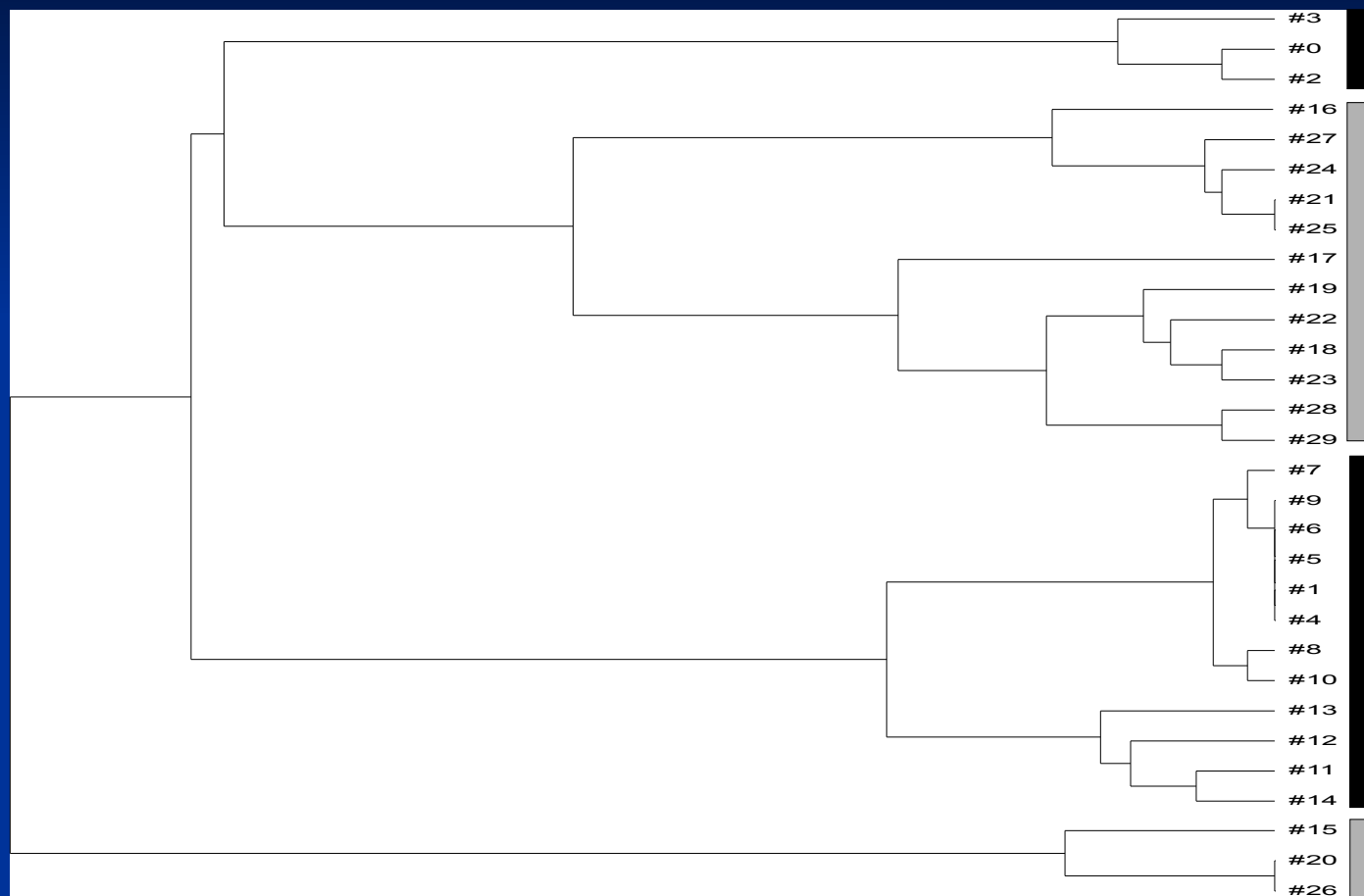
Модель симпатрического видообразования



Модель симпатрического видообразования

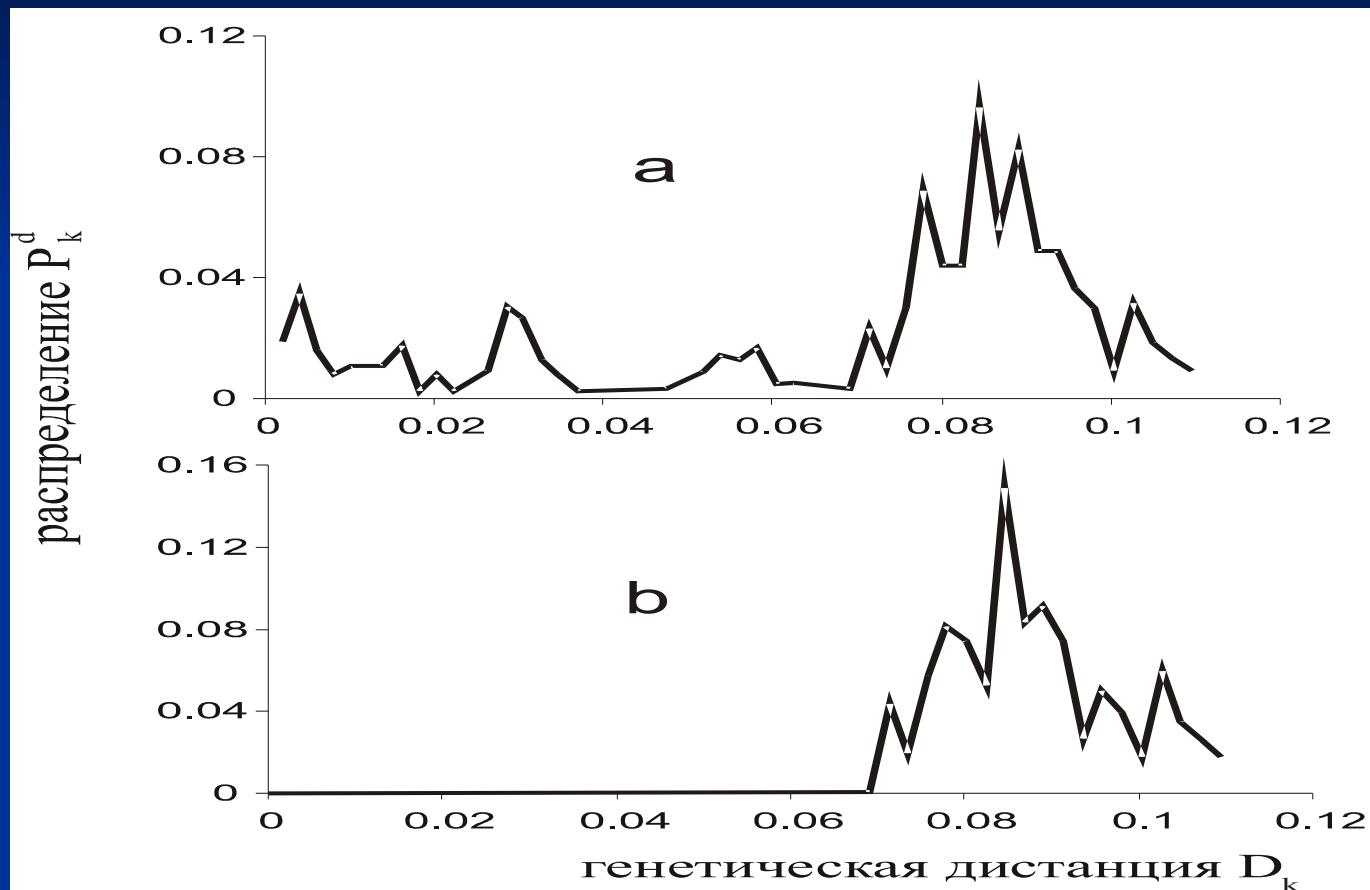


Нейтральная молекулярная эволюция в модели симпатрического видообразования



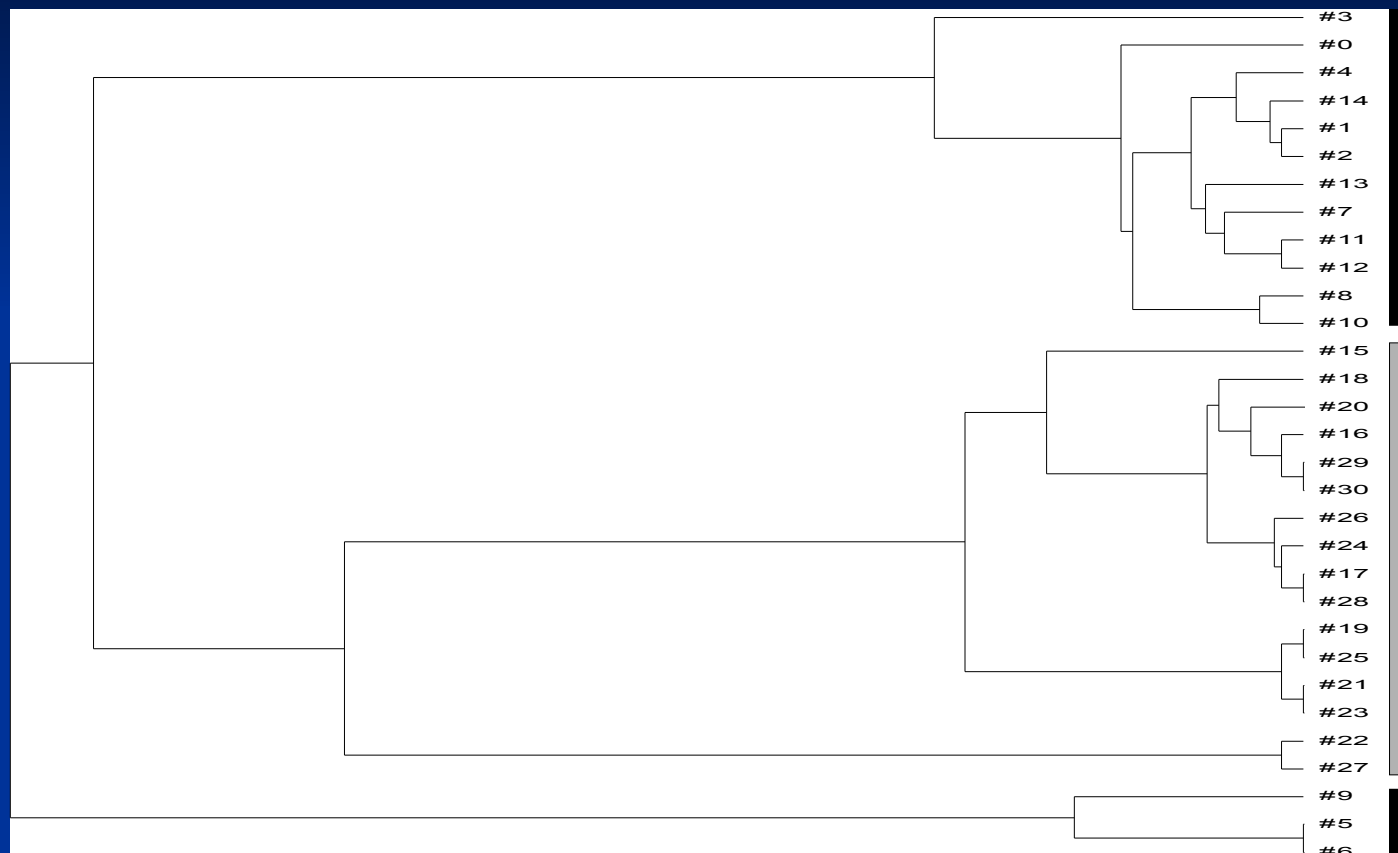
Филогенетическое древо в момент времени $t=160$ после ветвления, черным цветом выдела первая субпопуляция организмов, серым цветом выделена вторая субпопуляция организмов

Нейтральная молекулярная эволюция в модели симпатрического видообразования



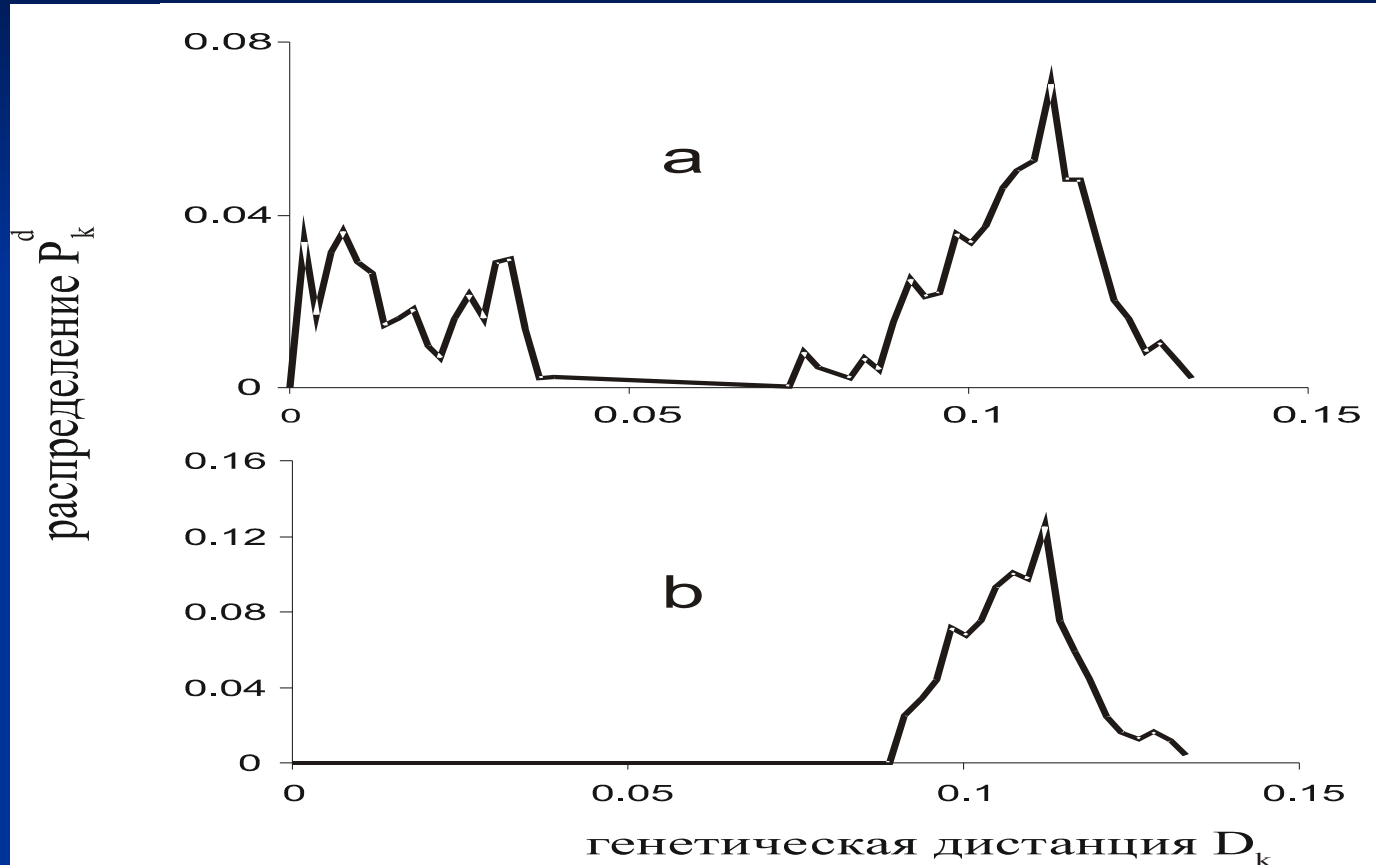
Распределение (a) общее и (b) межгрупповое в момент времени $t=160$ после ветвления

Нейтральная молекулярная эволюция в модели симпатрического видообразования



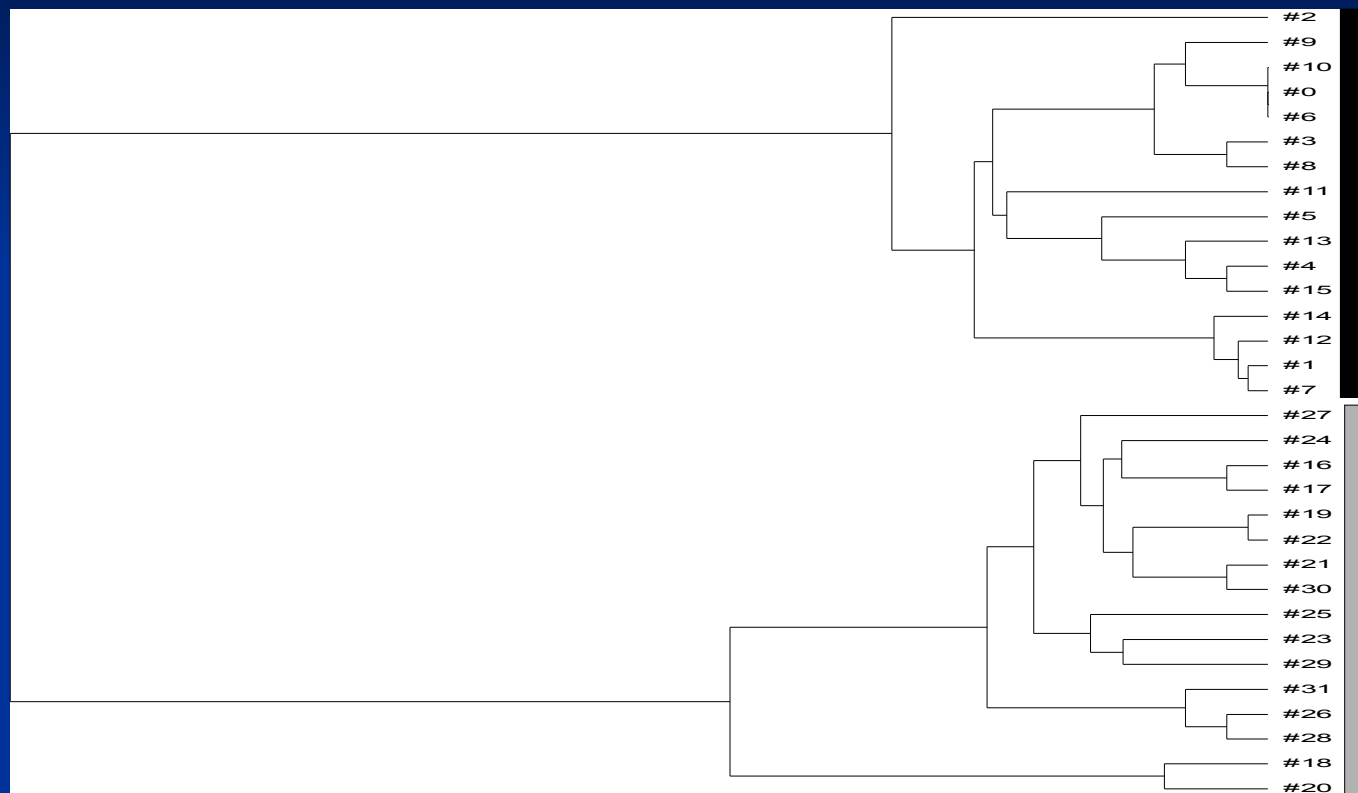
Филогенетическое древо в момент времени $t=270$ после ветвления, черным цветом выдела первая субпопуляция организмов, серым цветом выделена вторая субпопуляция организмов

Нейтральная молекулярная эволюция в модели симпатрического видообразования



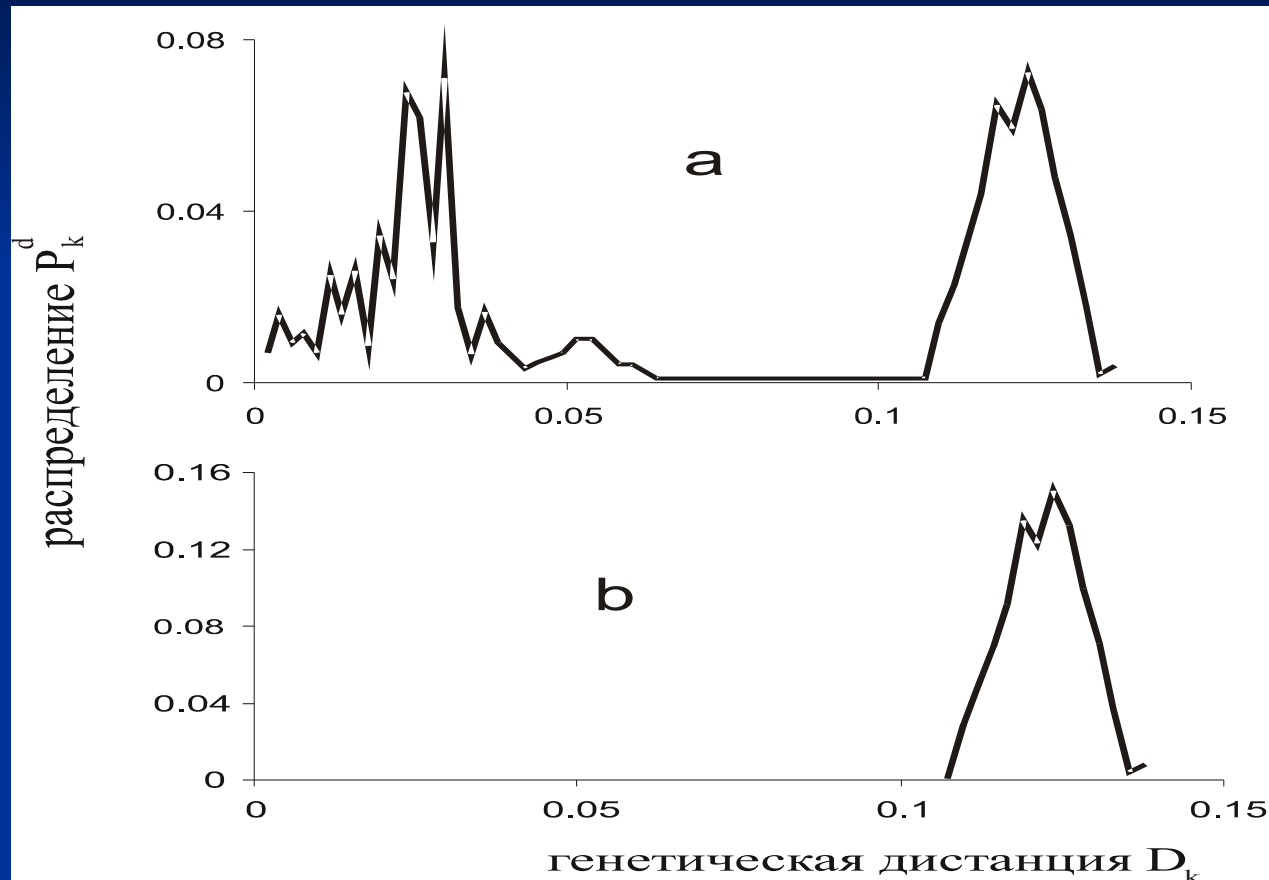
Распределение (a) общее и (b) межгрупповое в момент времени $t=270$ после ветвления

Нейтральная молекулярная эволюция в модели симпатрического видообразования



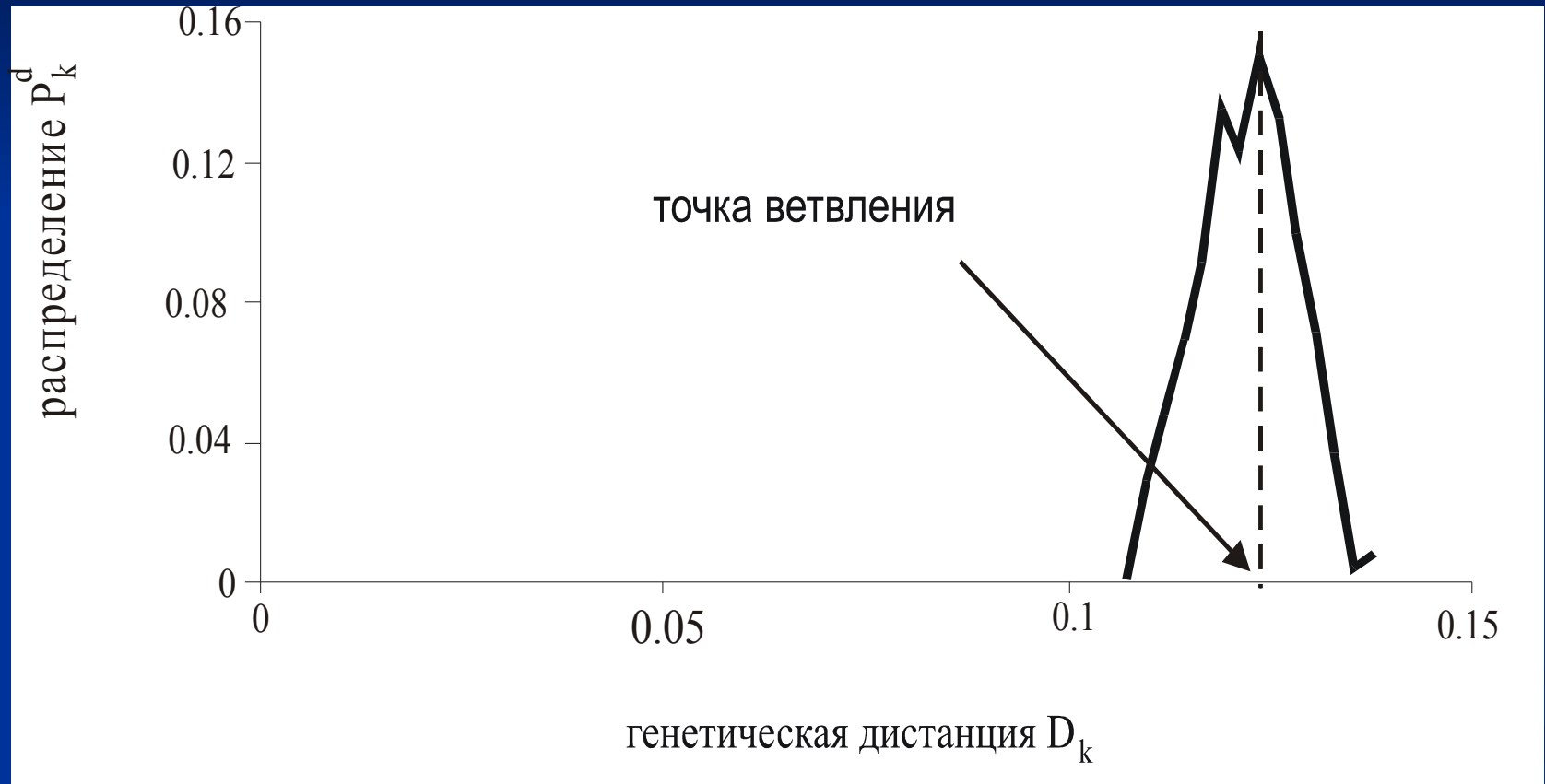
Филогенетическое древо в момент времени $t=330$ после ветвления, черным цветом выдела первая субпопуляция организмов, серым цветом выделена вторая субпопуляция организмов

Нейтральная молекулярная эволюция в модели симпатрического видообразования



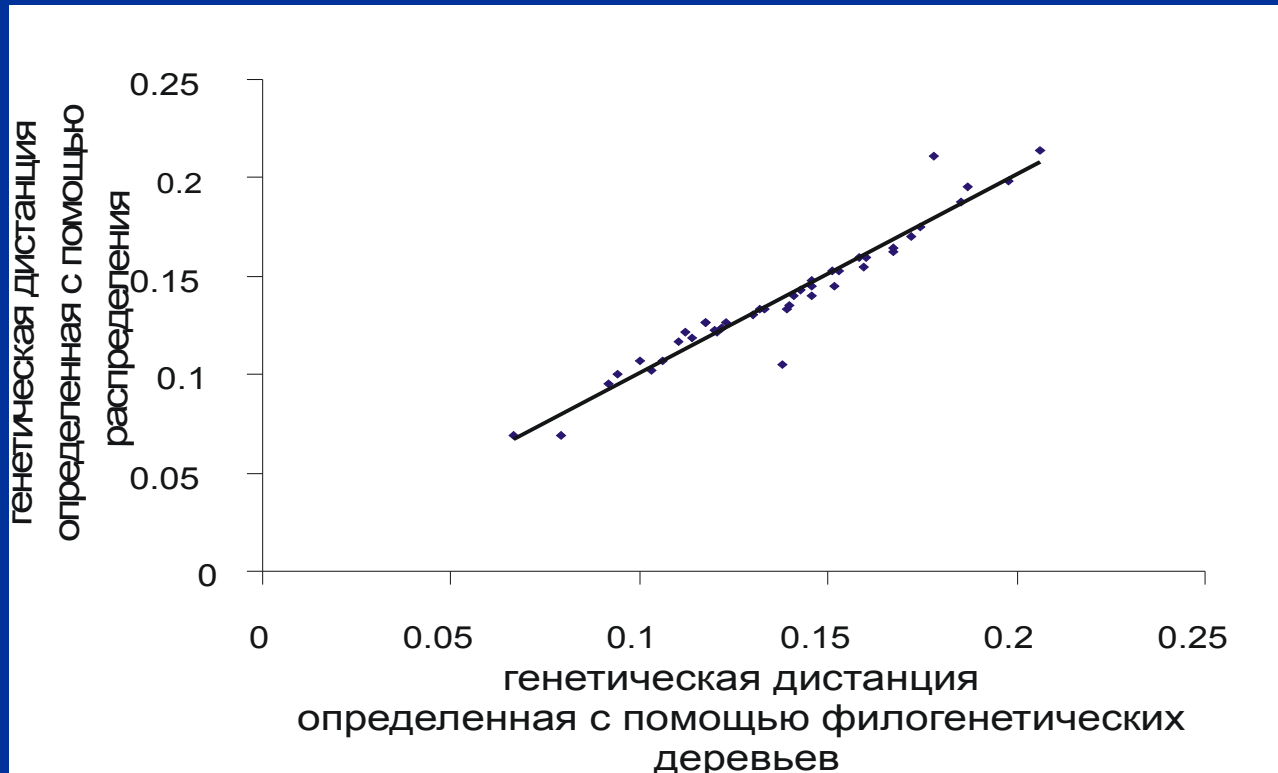
Распределение (a) общее и (b) межгрупповое в момент времени $t=330$ после ветвления

Межгрупповое распределение попарных генетических различий и оценка момента ветвления



Межгрупповое распределение попарных генетических различий и оценка момента ветвления

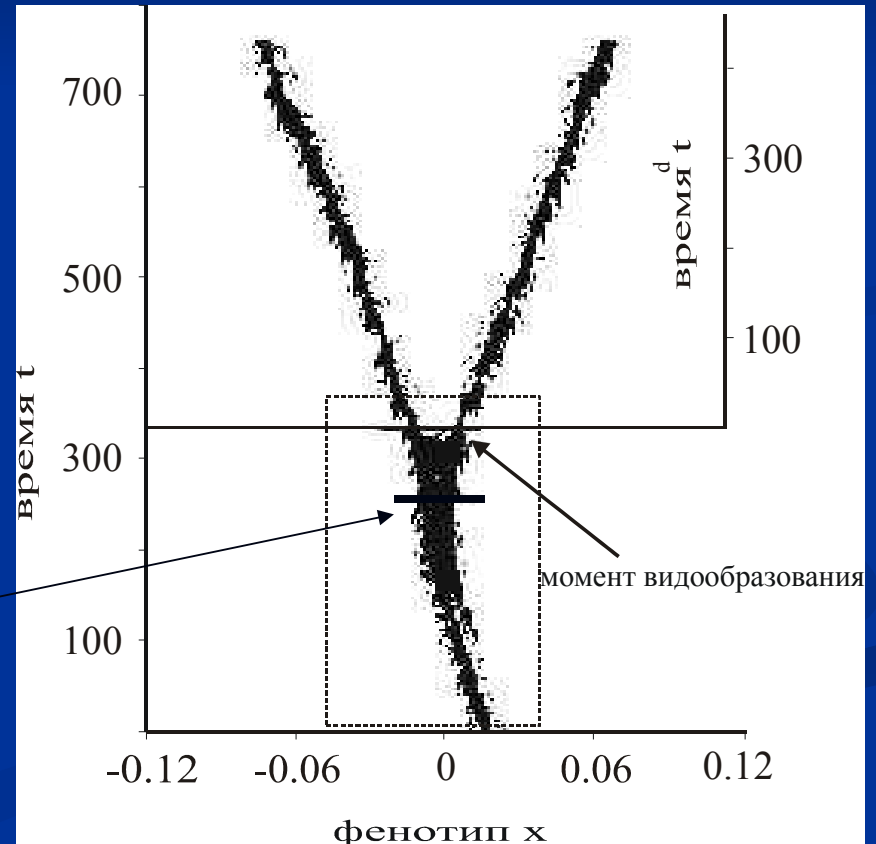
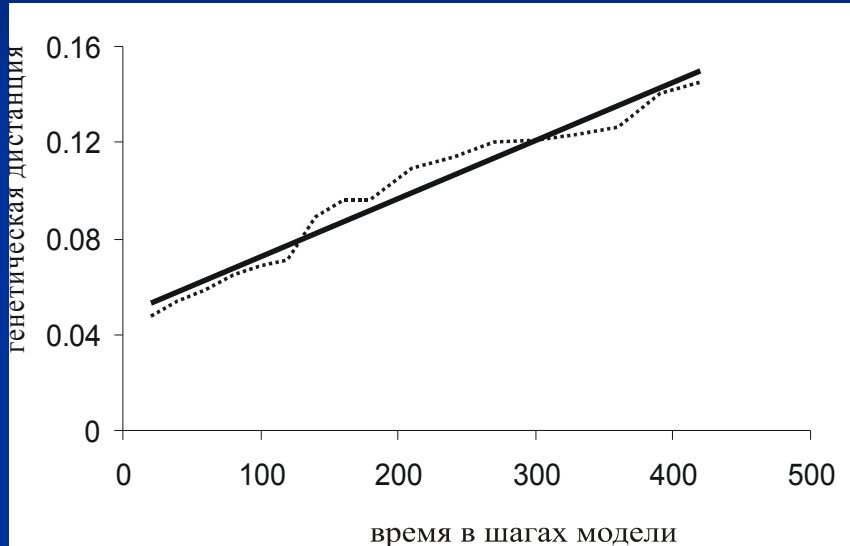
Корреляция между генетической дистанцией оцененной с помощью межгруппового распределения генетических дистанций и филогенетическим методом



Межгрупповое распределение попарных генетических различий и оценка момента ветвления

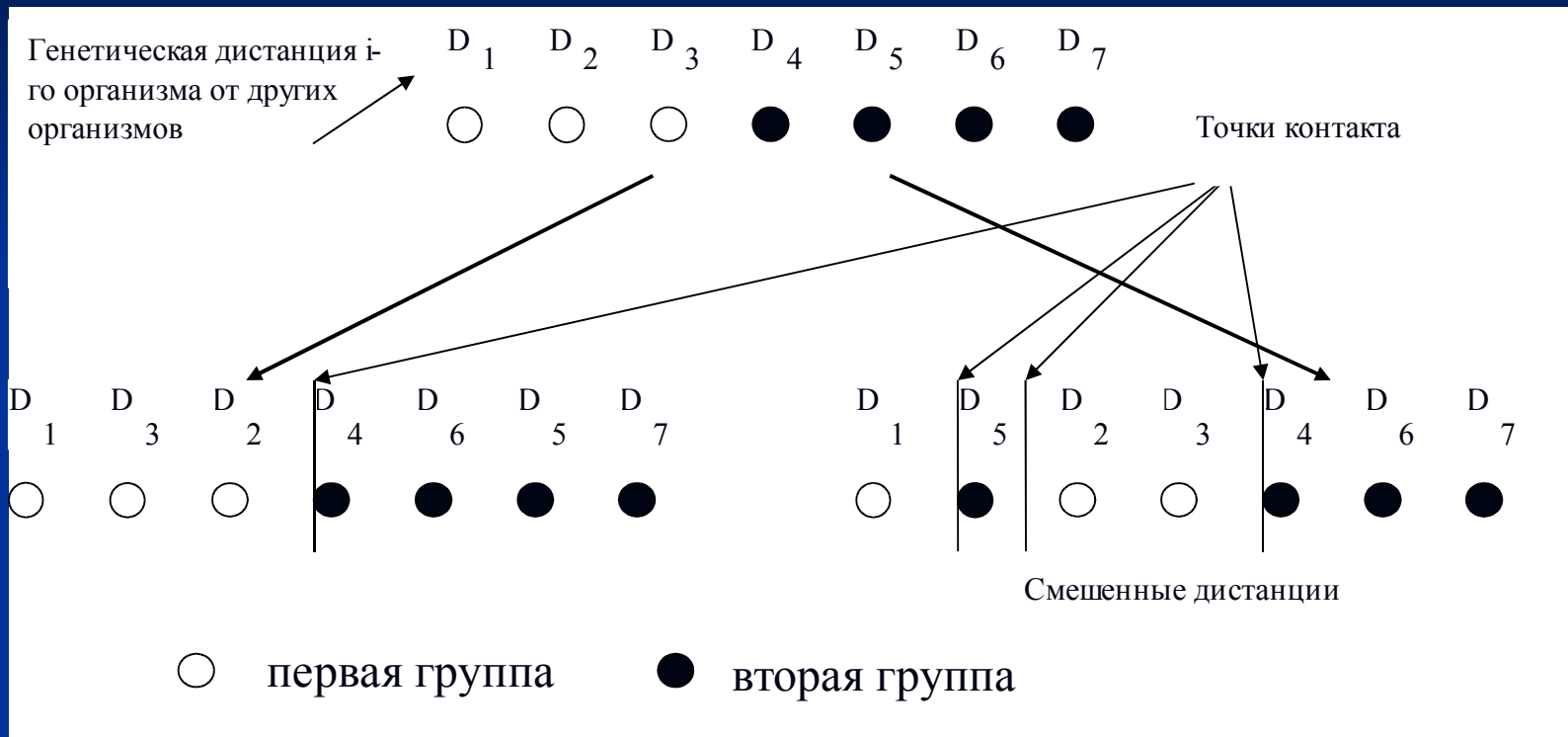
ВЕТВЛЕНИЯ

Оценка момента ветвления в модели с помощью межгруппового распределения генетических различий



Точка ветвления в генетическом пространстве

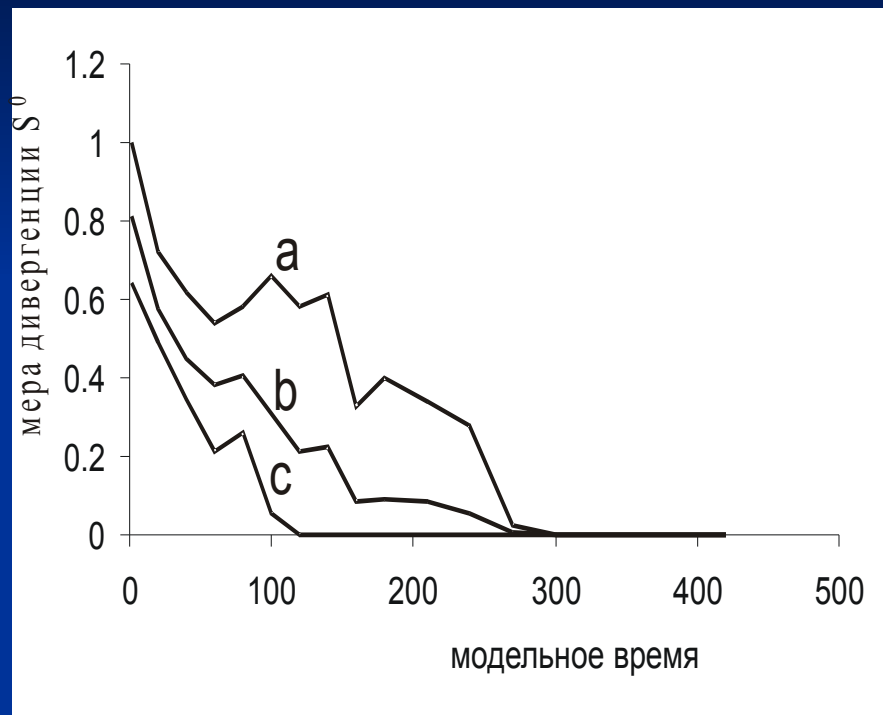
Мера дивергенции организмов в пространстве генетических различий



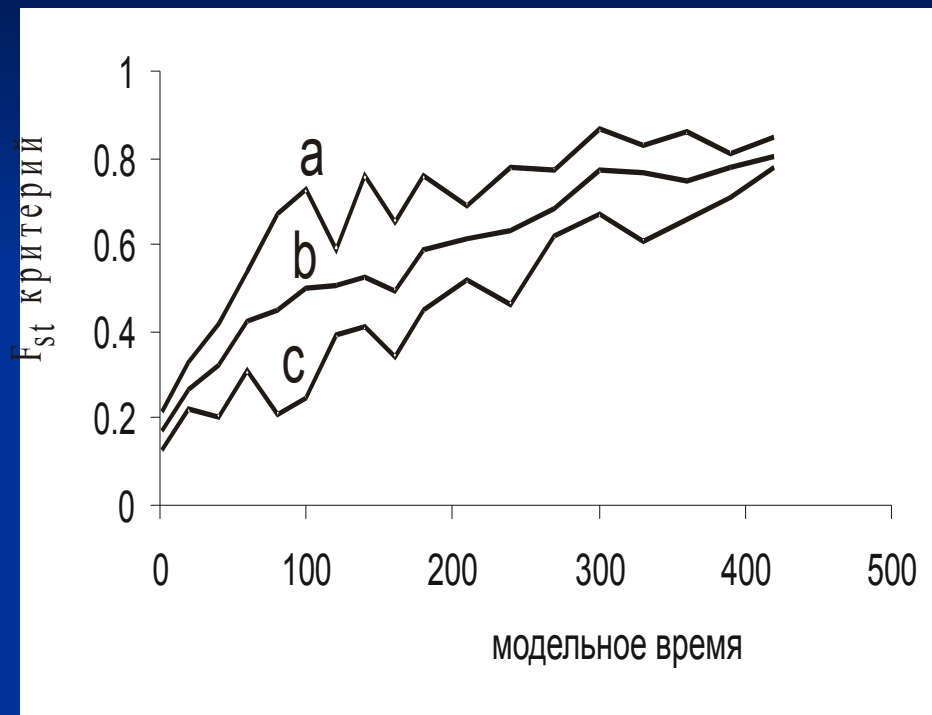
$$F_{st} = \frac{\hat{D} - \bar{D}}{\hat{D}}$$

- Критерий Слаткина (Slatkin M., 1995)

Мера дивергенции организмов в пространстве генетических различий



Мера дивергенции



Критерий Слаткина

0.84- значения критерия Слаткина при котором возможен размещенный филогенетический анализ

0.27 - значения меры дивергенции при котором возможен размещенный филогенетический анализ

Видообразование в одномерной замкнутой популяции

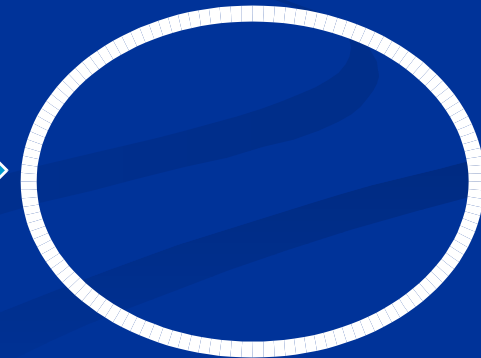


Озеро Байкал



Озеро Танганьика

литораль



Видообразование в одномерной замкнутой популяции

$$\frac{dN(x, y, t)}{dt} = r \cdot N(x, y, t) \cdot \left[1 - \iint C_x(x - x_1) C_y(y - y_1) N(x_1, y_1, t) dx_1 dy_1 / K(x, y) \right]$$

$$C_x(x) = \exp\left[-\frac{x^2}{2\sigma_x^2}\right]$$

$$C_y(y) = \exp\left[-\frac{y^2}{2\sigma_y^2}\right]$$

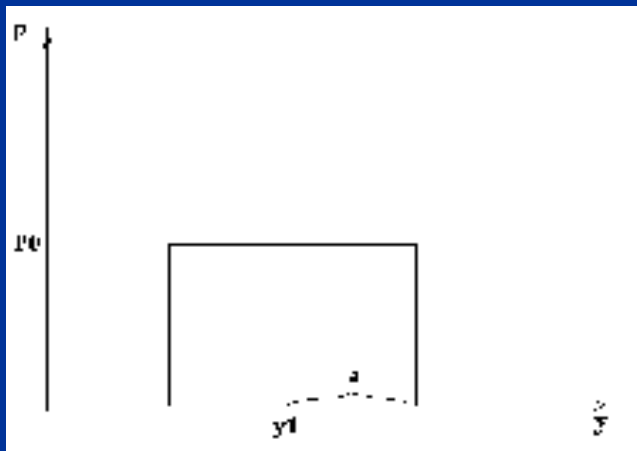
$$K(x) = K_0 \exp\left[-\frac{(x - x_0)^2}{2\sigma_K^2}\right]$$

Видообразование в одномерной замкнутой популяции

1) Организмы являются гермофрадитами

2) $1 - |x_1 - x_2| / M$ - соотношение определяющие фенотипическую изоляцию

3)



-территориальное предпочтение при выборе партнера, a - расстояние, определяющие территориальную изоляцию

4) $[x - \Delta x, x + \Delta x]$ - мутационное изменение фенотипа потомка

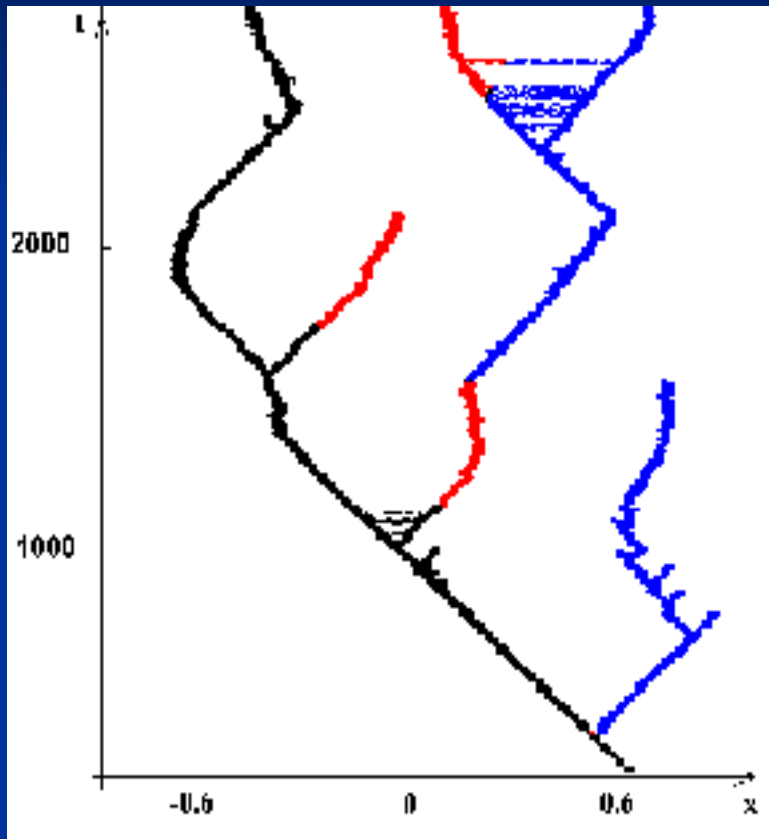
Видообразование в одномерной замкнутой популяции

- 5) $y = \frac{y_1 + y_2}{2} + \varepsilon_y$ -определение местоположения потомка
- 6) a -биологическая подвижность
- 7) $P_x = \sum_{i=1}^N C(x_i - x) \sum_{i=1}^N C(y_i - y) / K_m(x)$ -соотношение, определяющие приспособленность организма к условиям среды и влиянию других организмов

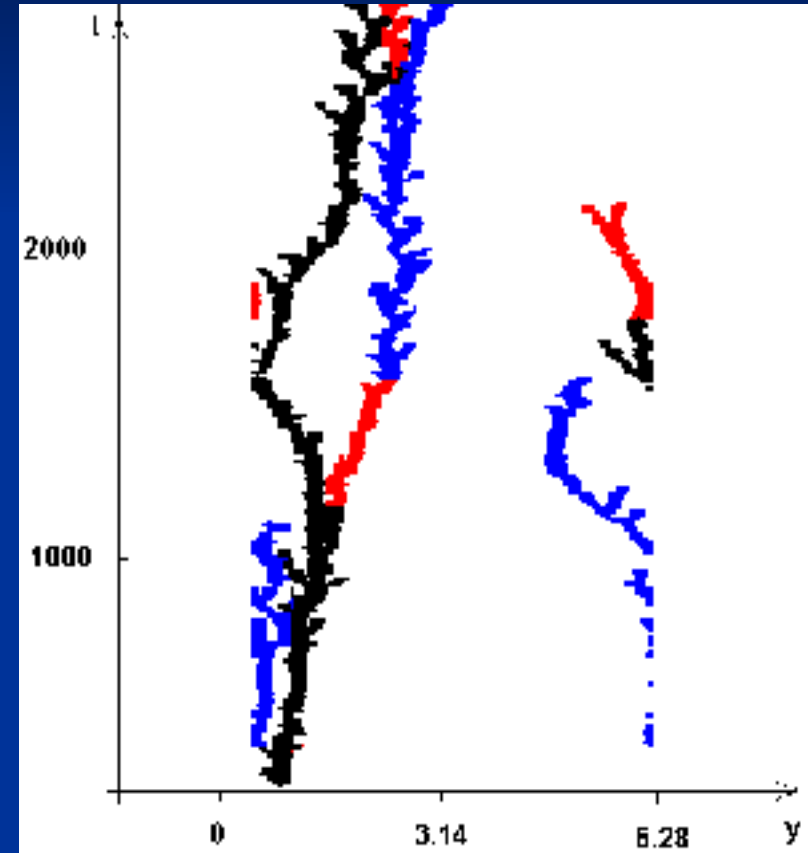
Результат – парапатрическое видообразование (очень маленькая биологическая подвижность)

$$M=0.2, a=0.06$$

Время в поколениях (3000)



фенотип

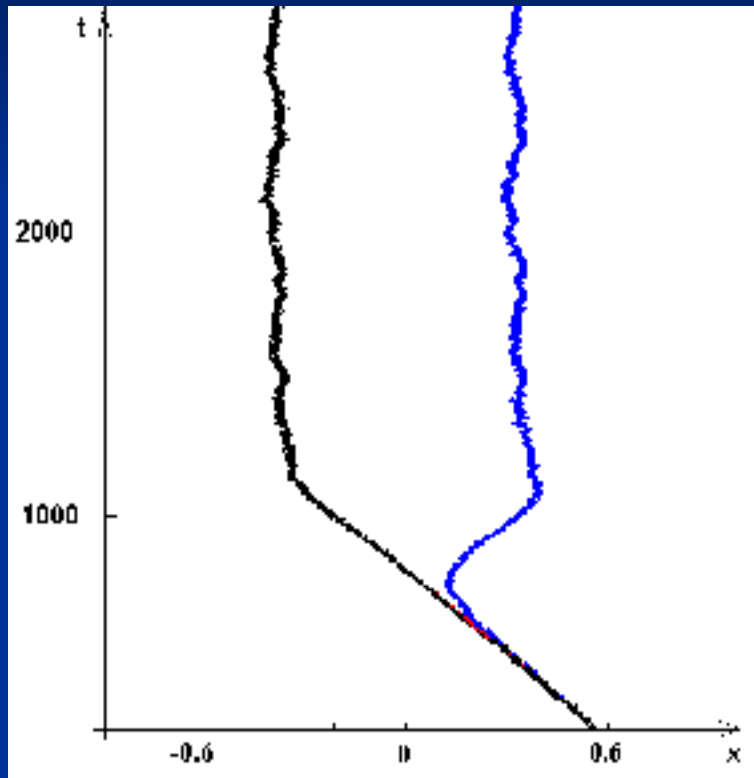


Координата на окружности

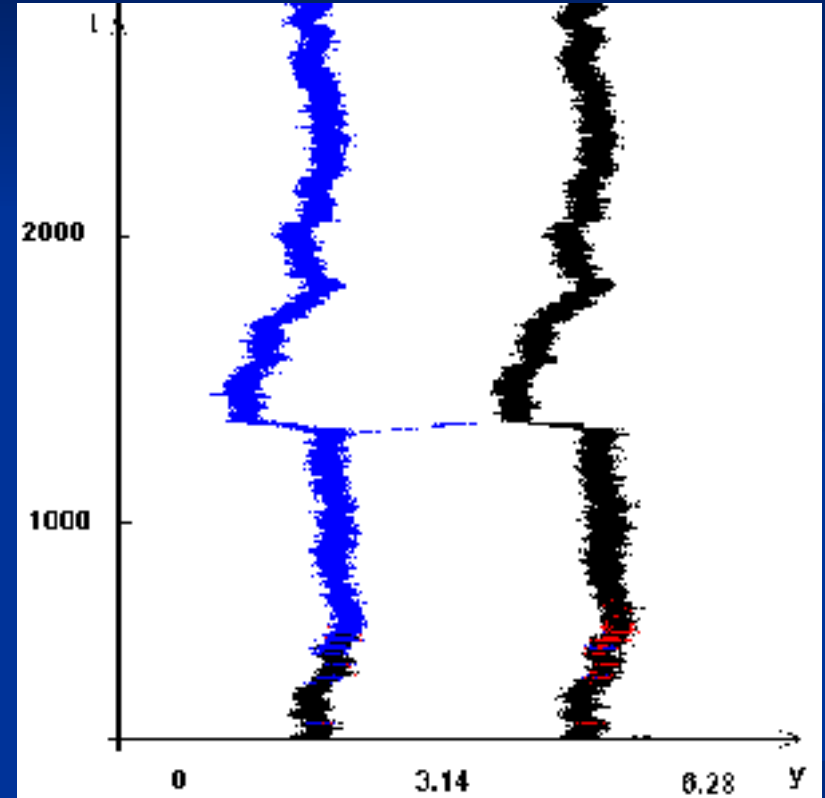
Результат – “аллопатрическое” видообразование (маленькая биологическая подвижность)

$$M=0.2, a=0.15$$

Время в поколениях (3000)



фенотип

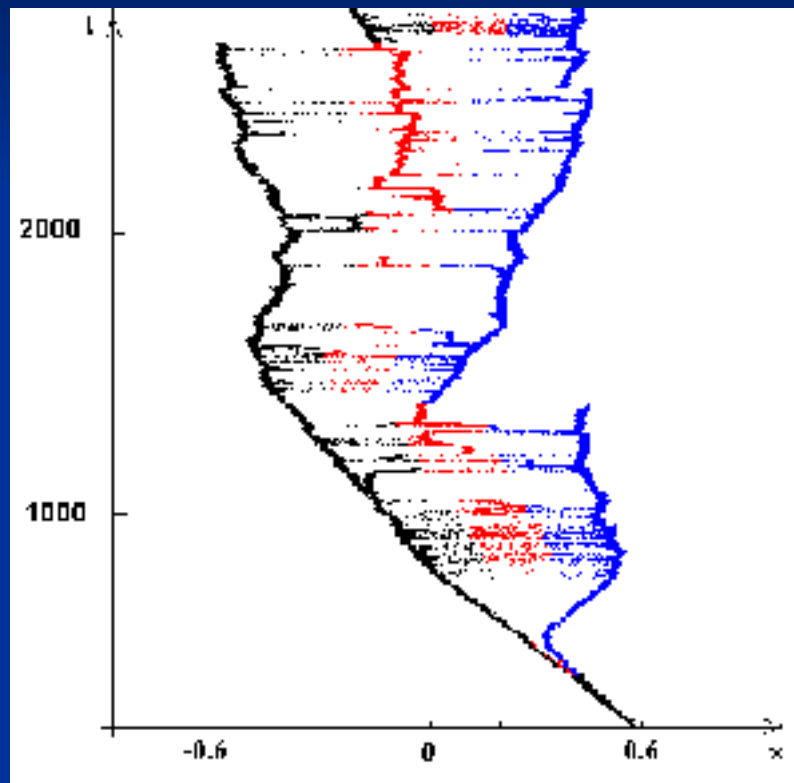


Координата на окружности

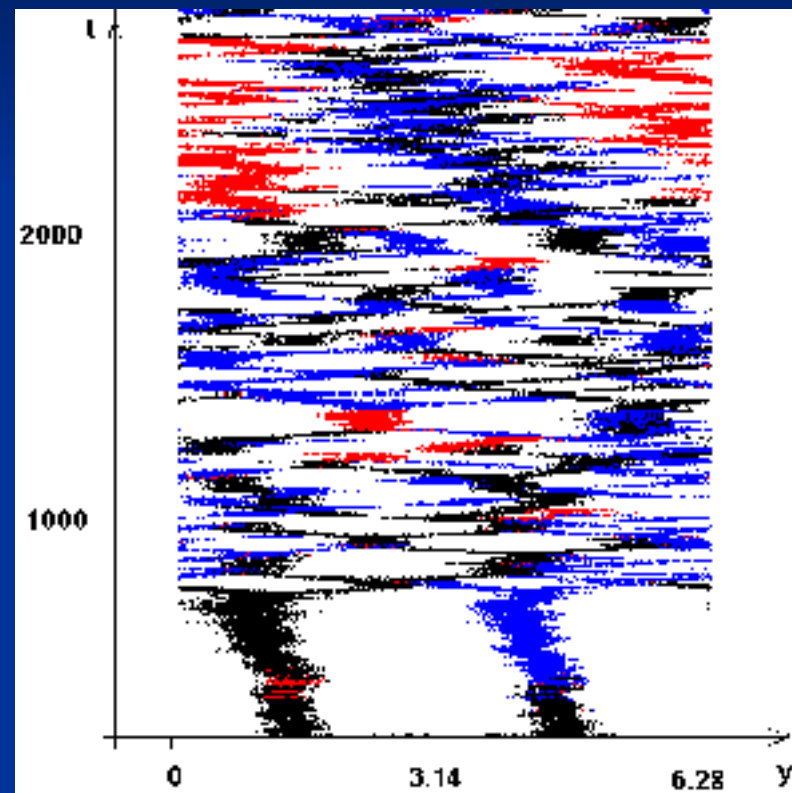
Результат – парапатрическое видообразование
(умеренная биологическая подвижность)

$$M=0.2, a=0.45$$

Время (в поколениях)



фенотип

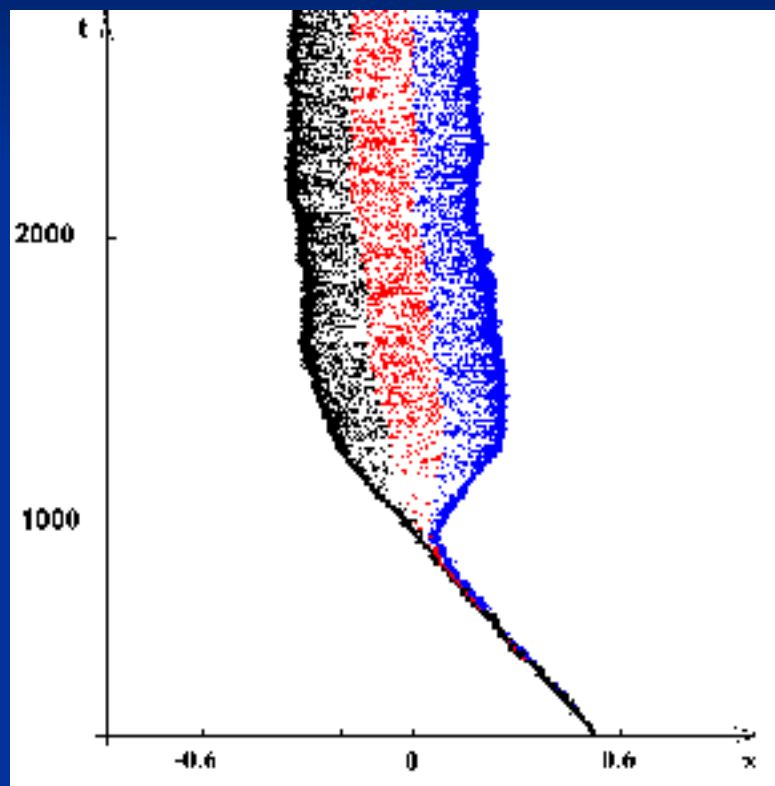


Координата на окружности

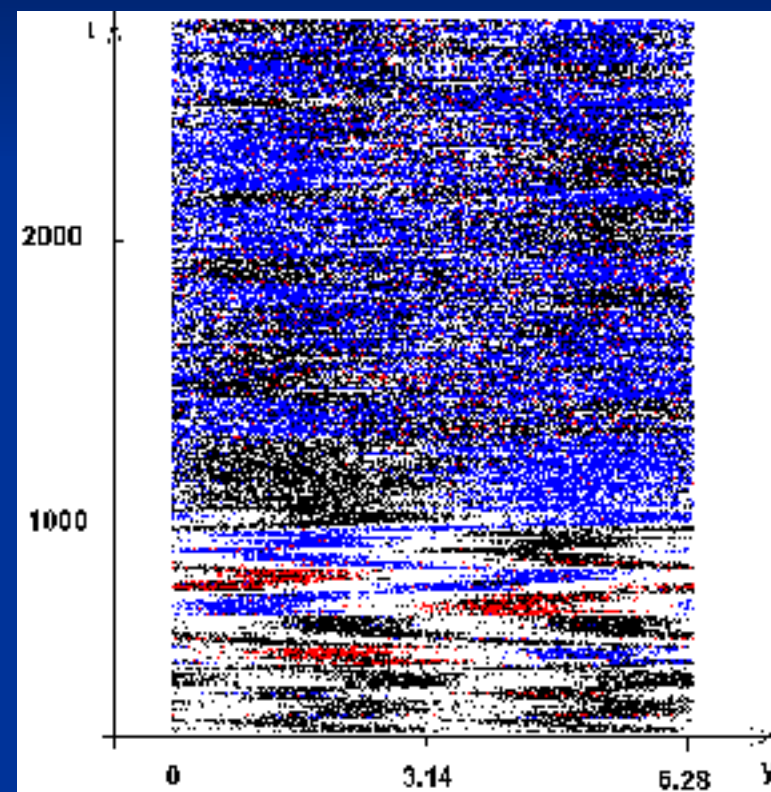
Результат – симпатрическое видообразование
(высокая биологическая подвижность – гибридная зона)

$$M=0.2, a=0.95$$

Время (в поколениях)



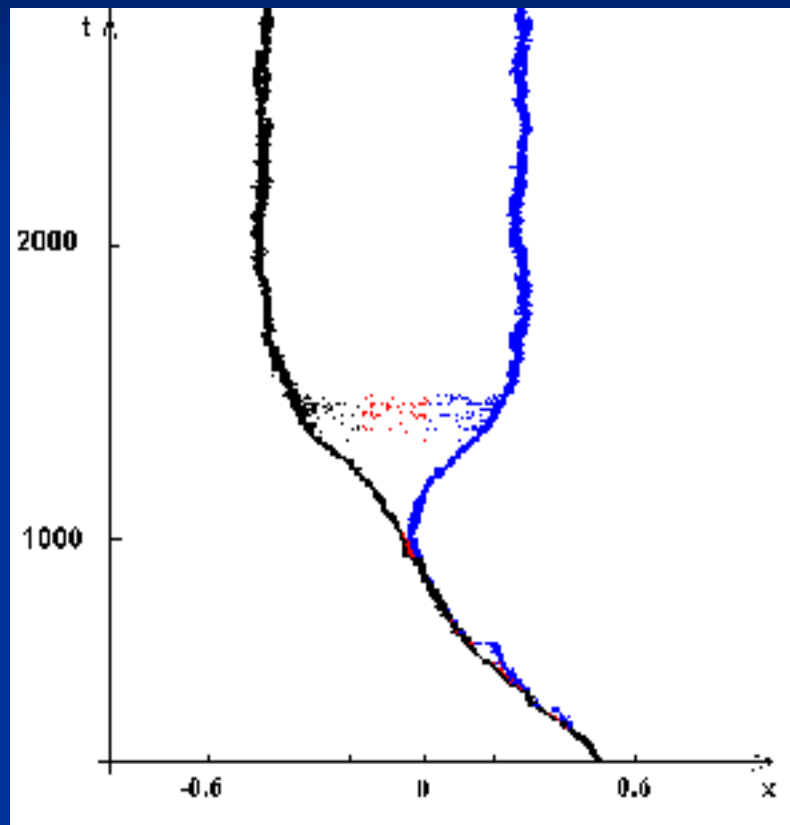
фенотип



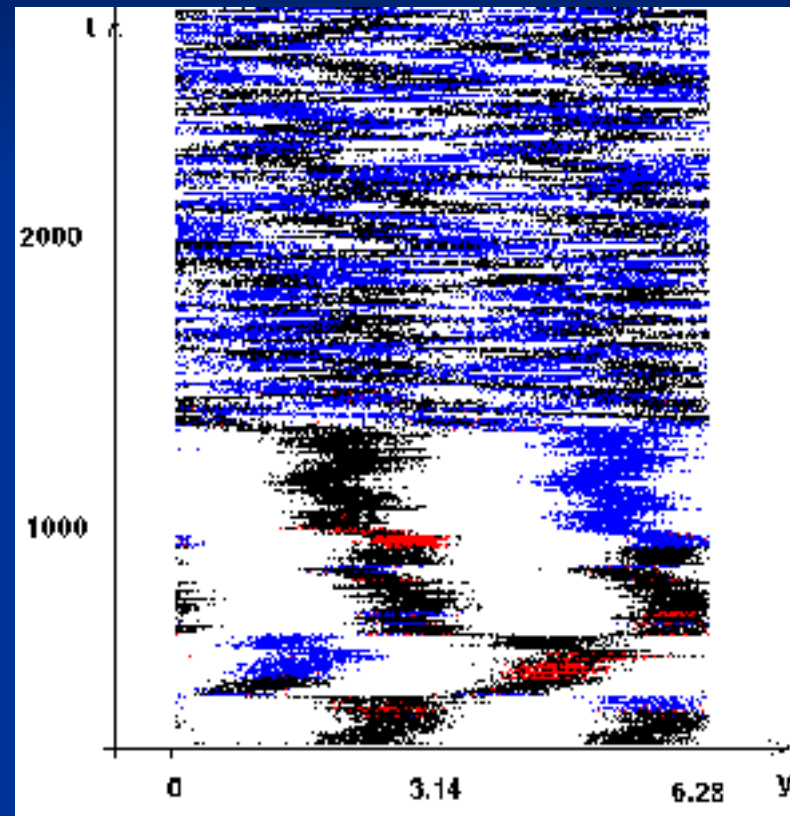
Координата на окружности

Результат – парапатрическое видообразование
(умеренная диффузия – генетическая изоляция)
 $M=0.14$, $a=0.45$

Время (в поколениях)

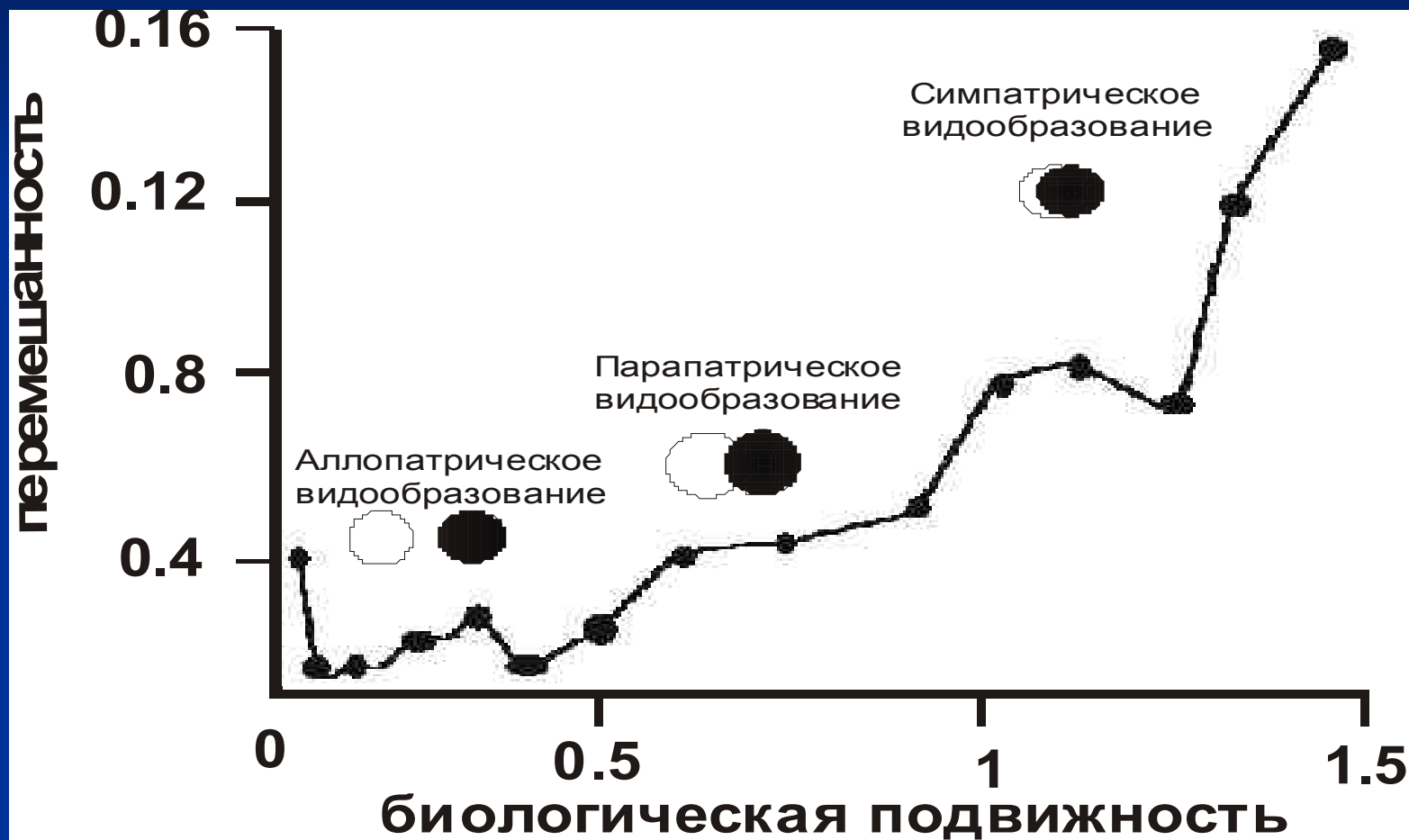


фенотип

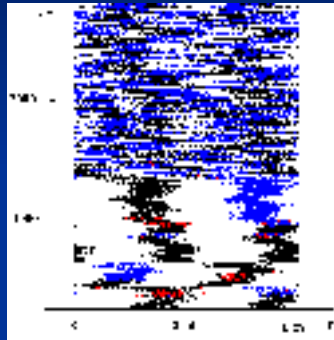
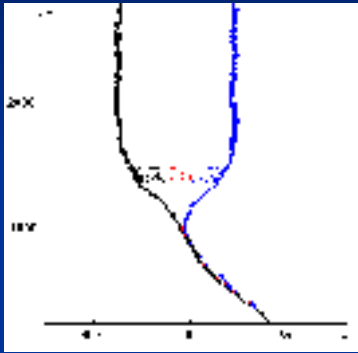


Координата на окружности

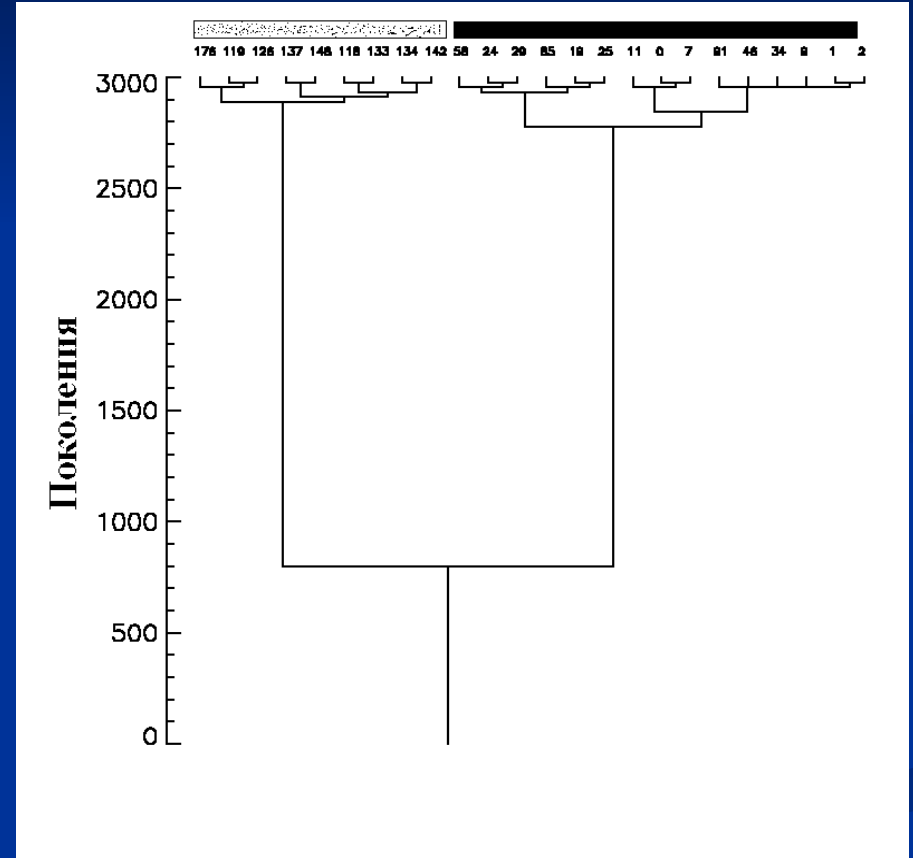
Результат – измерение перемещенности и зависимость ее от биологической подвижности.



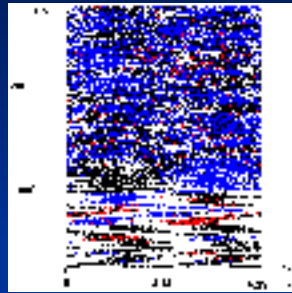
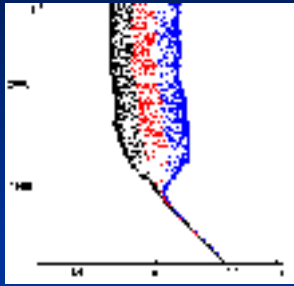
Результат –нейтральная молекулярная эволюция (парапатрическое видообразование, репродуктивная изоляция)



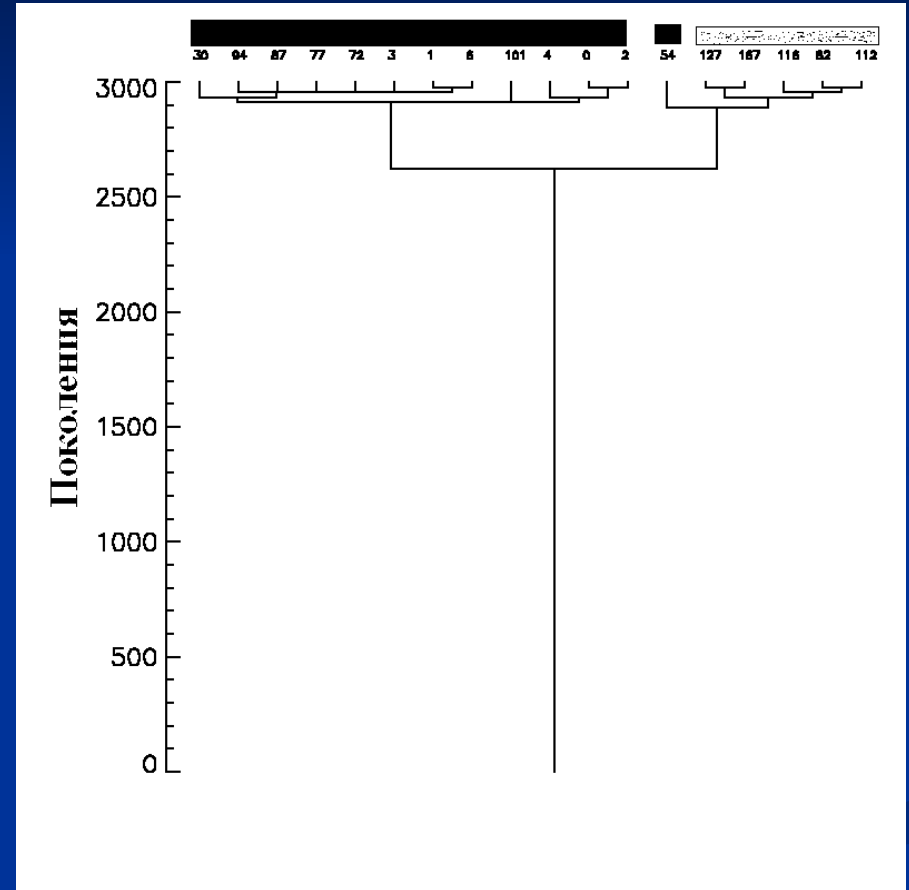
Время (в поколениях)



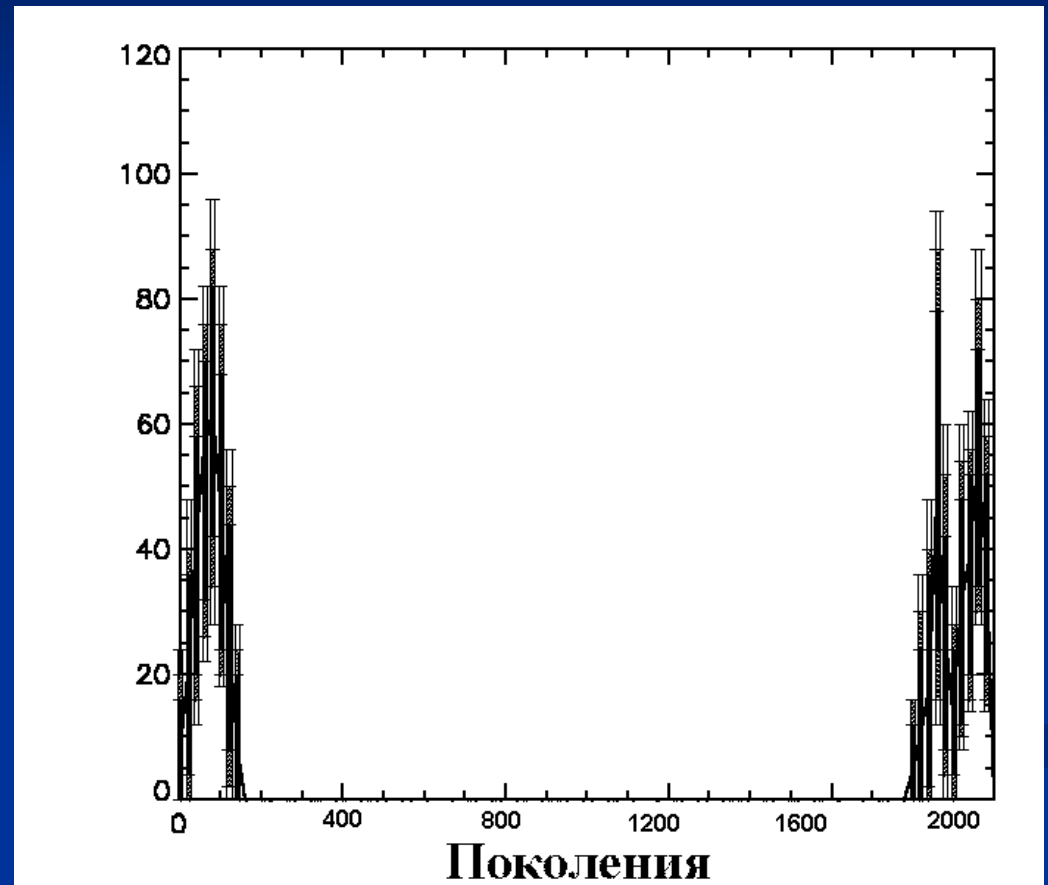
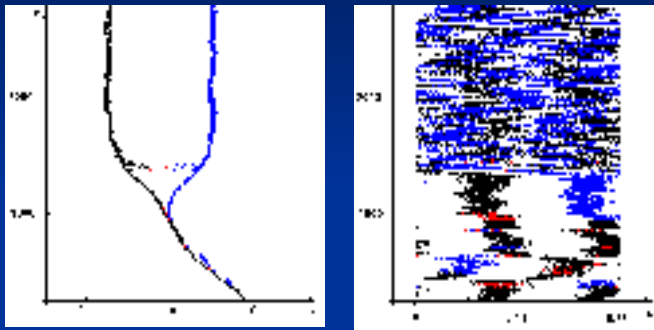
Результат – нейтральная молекулярная эволюция (парапатрическое видообразование, генетический контакт)



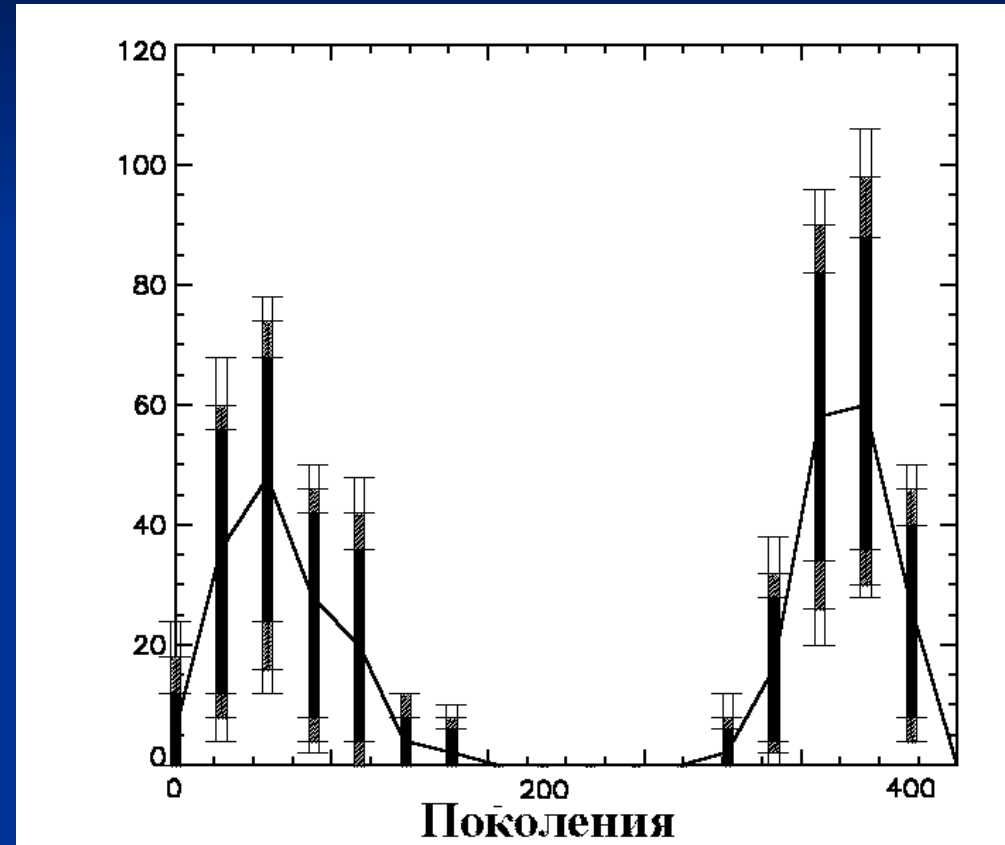
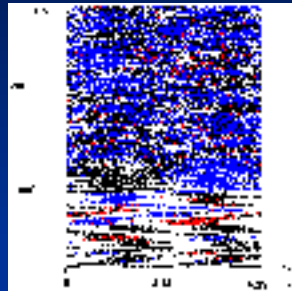
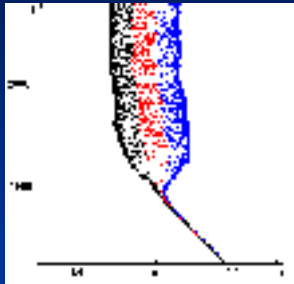
Время (в поколениях)



Результат—нейтральная молекулярная эволюция, распределение попарных генетических расстояний

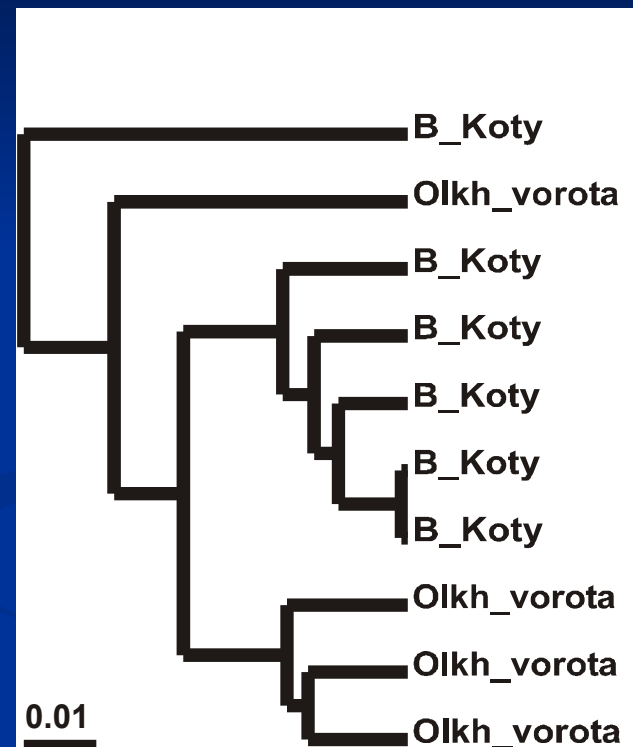
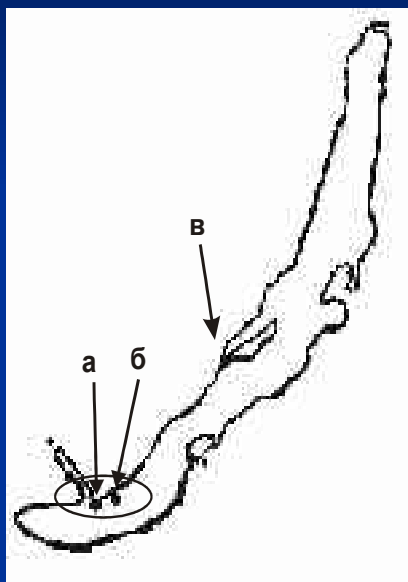
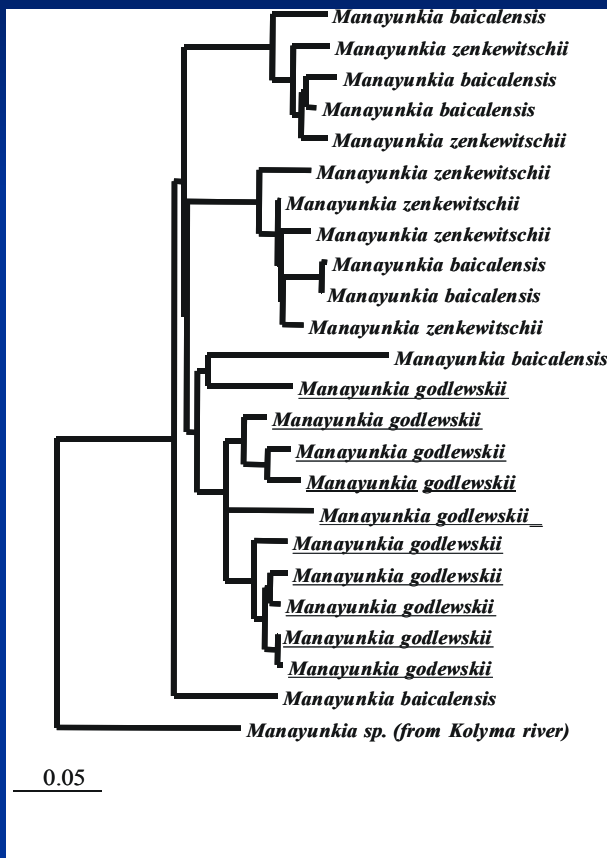


Результат—нейтральная молекулярная эволюция, распределение попарных генетических расстояний

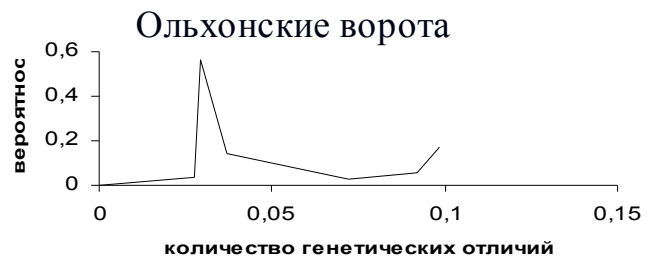
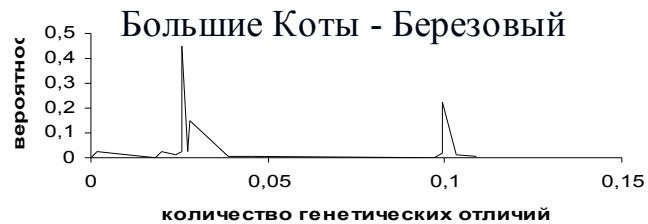
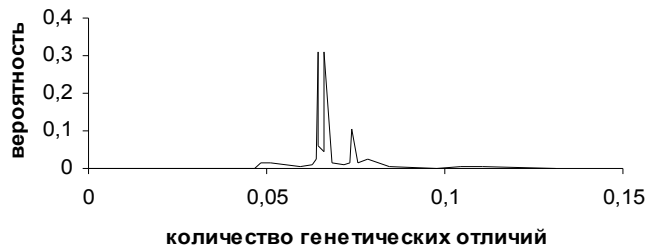
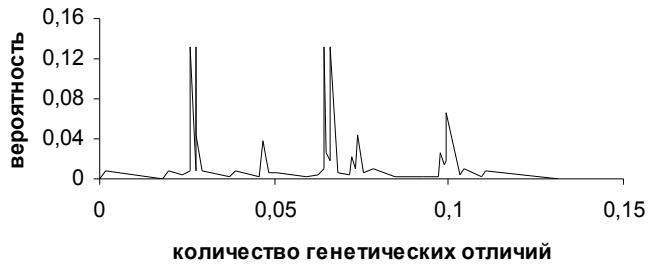


Генетический полиморфизм байкальских полихет вида *Manayunkia godlewskii*

Генетический маркер *cox 1*



Генетический полиморфизм байкальских полихет вида *Manayunkia godlewskii*



$\approx 10^{-7} - 10^{-8}$ - вероятность мутации

0.06 - генетическая дистанция

0.03 – 0.3 м. скорость распространения

Модель хищник-жертва и изучение процессов коэволюции

$$\frac{dN_1}{dt} = F_1(N_1) - f_1(N_1, N_2)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = F_2(N_2) + f_2(N_1, N_2)$$

$$-f_1(N_1, N_2)$$

$$f_2(N_1, N_2)$$

N_1 -размер популяции
жертвы

N_2 -размер популяции
хищника

Модель хищник-жертва и изучение процессов коэволюции

Основные характеристики модели хищник-жертва

1 Главная причина видообразования в популяции жертвы есть внутривидовая конкуренция.

Модель хищник-жертва и изучение процессов коэволюции

Основные характеристики модели хищник-жертва

1 Главная причина видообразования в популяции жертвы есть внутривидовая конкуренция.

2 Интенсивность влияния хищника на популяцию жертвы определяется значением функций $-f_1(N_1, N_2)$ и $f_2(N_1, N_2)$

Модель хищник-жертва

$$\frac{dN_1}{dt} = \alpha_1 N_1 - \left(\frac{\alpha_1 N_1^2}{K_1} + \beta_1 N_1 N_2 \right)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = \alpha_2 N_2 - \left(\frac{\alpha_2 N_2^2}{K_2} - \beta_2 N_1 N_2 \right)$$

α_1 Скорость размножения жертв

α_2 Скорость размножения хищников

K_1 Вместимость территории для жертвы

K_2 Вместимость территории для хищника при
отсутствии жертвы

Модель хищник-жертва

Уравнение адаптивной динамики

$$\frac{dN_1(x,t)}{dt} = \alpha_1 N_1 - \left(\frac{\alpha_1 \int C(x-x') N_1^2(x') dx'}{K_1(x)} + p\beta_1 N_1(x) \int C'(x-y) N_2(y) dy \right)$$

$$\frac{dN_2(y,t)}{dt} = \alpha_2 N_2 - \left(\frac{\alpha_2 N_2^2}{K_2} - p\beta_2 N_2(y) \int C'(y-x) N_1(x) dx \right)$$

x Фенотип жертвы

y Фенотип хищника

p Интенсивность влияния хищника

Модель хищник-жертва

Уравнение адаптивной динамики

$$\frac{dN_1(x,t)}{dt} = \alpha_1 N_1 - \left(\frac{\alpha_1 \int C(x-x') N_1^2(x') dx'}{K_1(x)} + p\beta_1 N_1(x) \int C'(x-y) N_2(y) dy \right)$$

$$\frac{dN_2(y,t)}{dt} = \alpha_2 N_2 - \left(\frac{\alpha_2 N_2^2}{K_2} - p\beta_2 N_2(y) \int C'(y-x) N_1(x) dx \right)$$

$$K_1(x) = K_0 \exp(-(x-x_0)^2 / \sigma_s)$$

$$C(x) = \exp(-x^2 / \sigma_c)$$

$$C'(x) = \exp(-x^2 / \sigma_p)$$

x_0 Наиболее благоприятный фенотип для жертвы

Модель хищник-жертва

Фенотип

жертва

$$L_1^x$$

$$L_2^x$$

$$x = (L_1^x + L_2^x) / 2$$

хищник

$$L_1^y$$

$$L_2^y$$

$$y = (L_1^y + L_2^y) / 2$$

Модель хищник-жертва

Размножение

$$N_1^p = \alpha_1 N_1 \Delta t$$
 жертва

$$N_2^p = \alpha_2 N_2 \Delta t$$
 хищник

$$1 - |x_1 - x_2| / M$$
 Вероятность формирования пары

M Изолирующая дистанция

Модель хищник-жертва

Наследование фенотипа

Патнер 1

L_1^x L_2^x

Партнер 2

L_1^x L_2^x



ПОТОМОК



L_1^x L_2^x

$[L_1 - \Delta L, L_1 + \Delta L]$

ΔL

Мутационный интервал

Модель хищник-жертва

Селекция

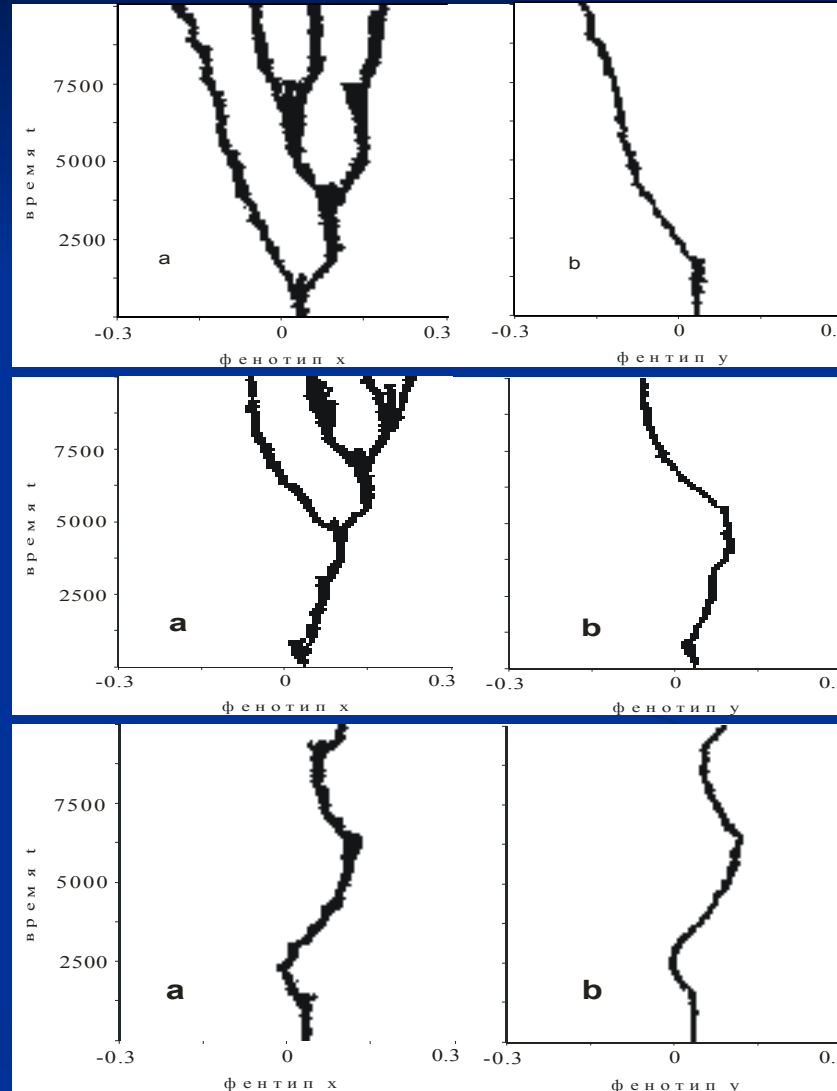
$$P_i^x = \left(\alpha_1 \frac{\sum_{j=1}^{j=N_1} \exp[-(x_i - x_j)^2 / \sigma_c]}{K_0 \exp[-(x_i - x_0)^2 / \sigma_s]} + p\beta_1 \sum_{j=1}^{j=N_2} \exp[-(x_i - y_j)^2 / \sigma_p] \right) \Delta t$$

$$P_i^y = \left(\alpha_2 \frac{N_2}{K_2} - p\beta_2 \sum_{j=1}^{j=N_1} \exp[-(y_i - x_j)^2 / \sigma_p] \right) \Delta t$$

Результат

Интенсивность влияния хищника и ветвление в популяции жертвы

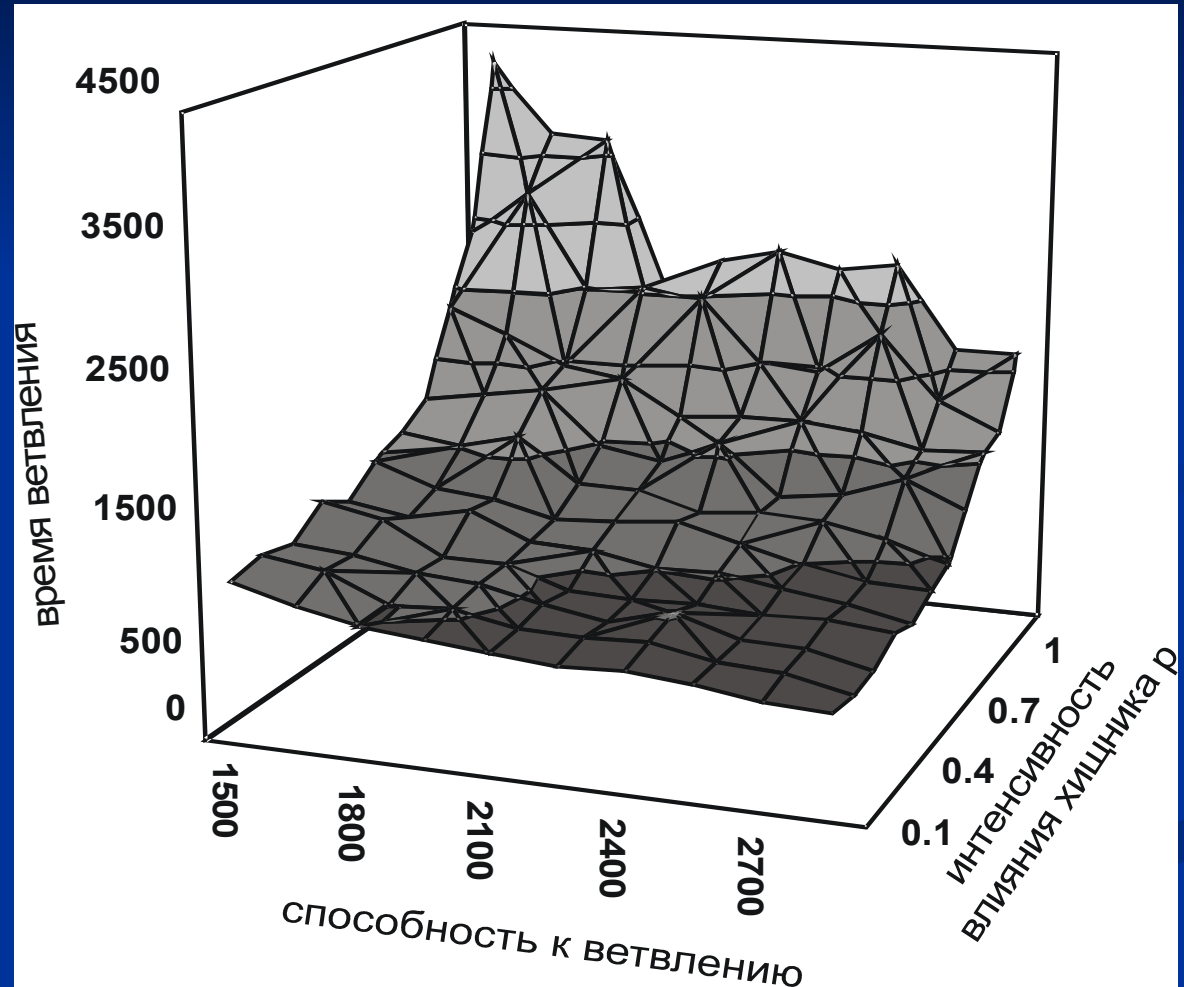
Увеличение интенсивности
влияния хищника ρ



Результат

Интенсивность влияния хищника и ветвление в популяции жертвы

$$D = \frac{K_0 \lambda_x}{\sigma_c} \approx \frac{1}{T} *$$

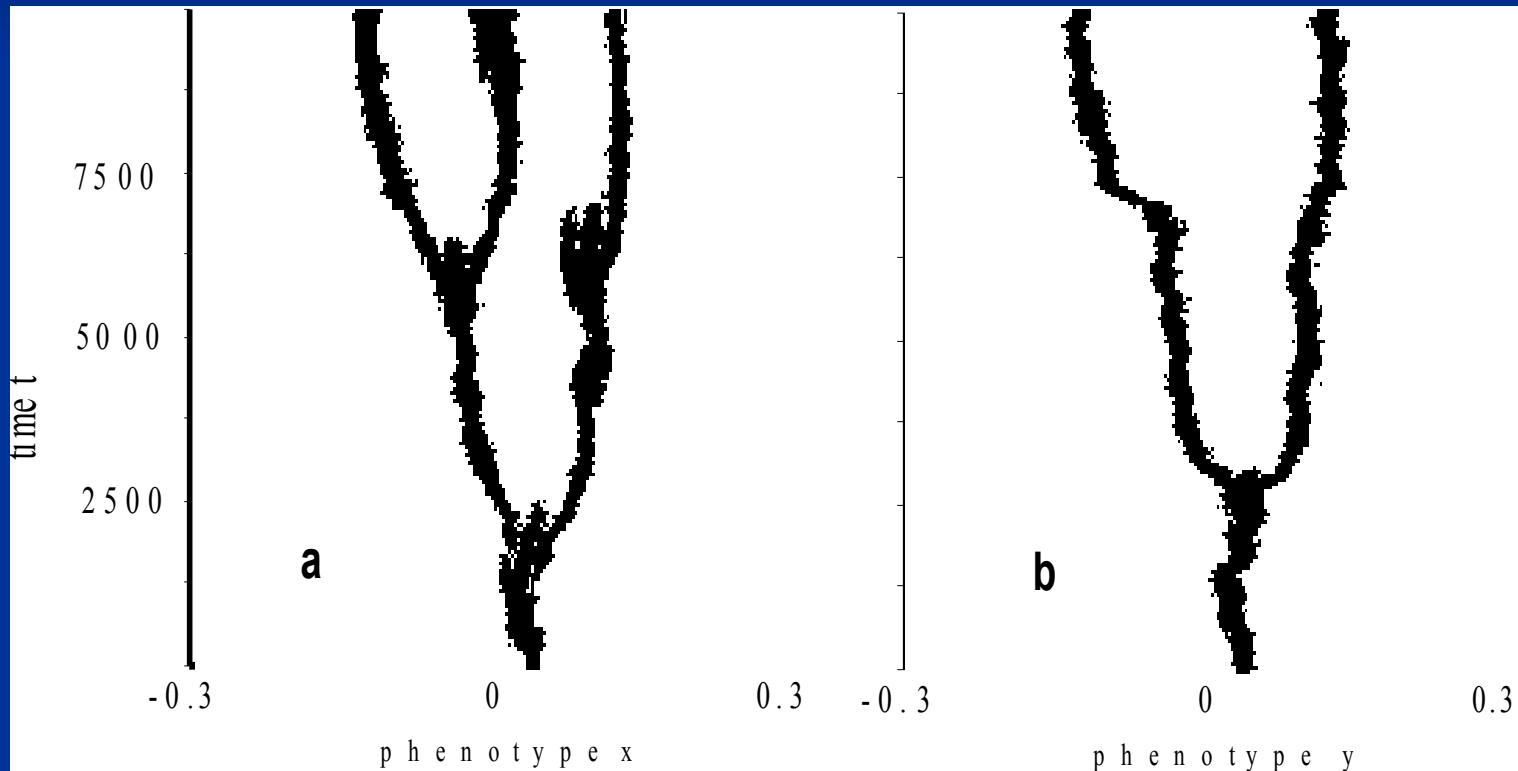


* Doebeli M., Dieckmann U., 2000.

Результат

Ветвление в популяции хищника

Если вероятность фенотипической мутации в популяции хищника больше чем у жертвы , то происходит ветвление в популяции хищников



Результат

Ветвление в популяции хищника



Результат

Ветвление в популяции хищника

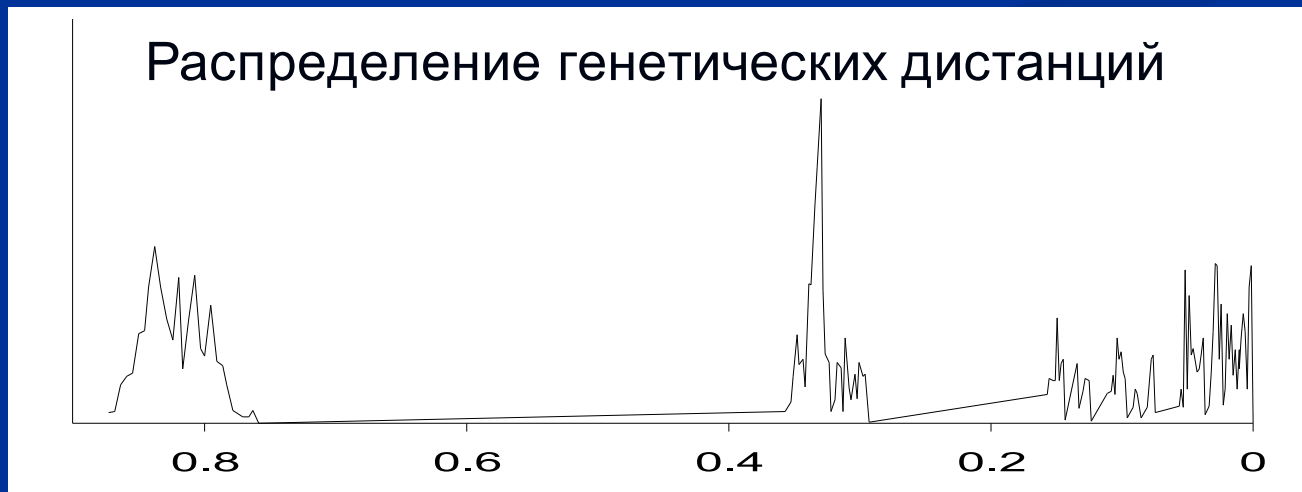
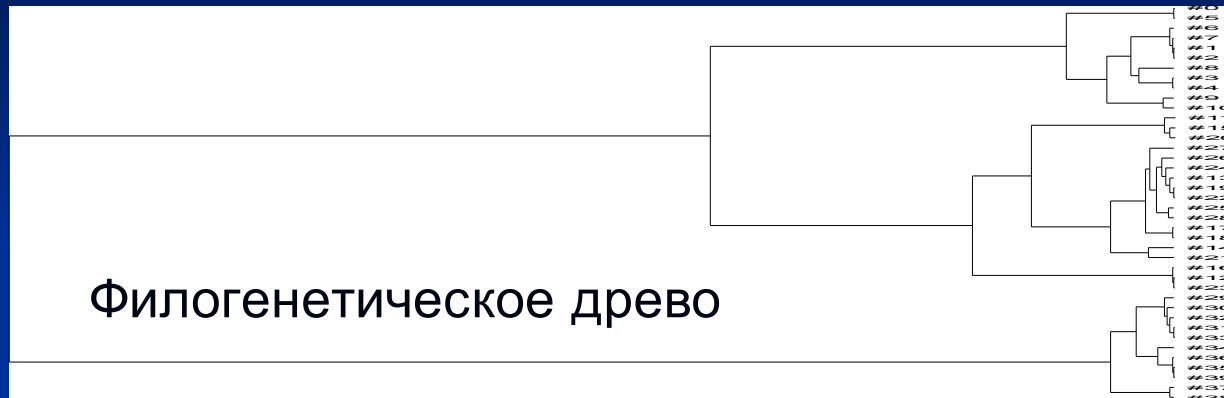
Большая вероятность мутации в сравнении с жертвой

Короткое время жизненного цикла в сравнении с жертвой

Высокая скорость адаптации хищников(паразитов) к фенотипическим изменениям в популяции жертвы

Результат

Нейтральная молекулярная эволюция жертва

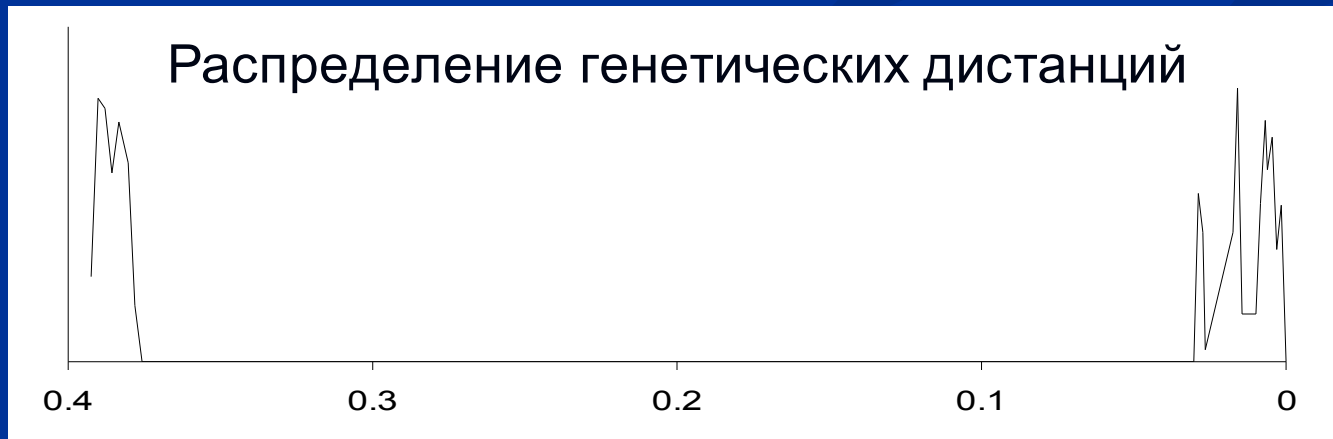
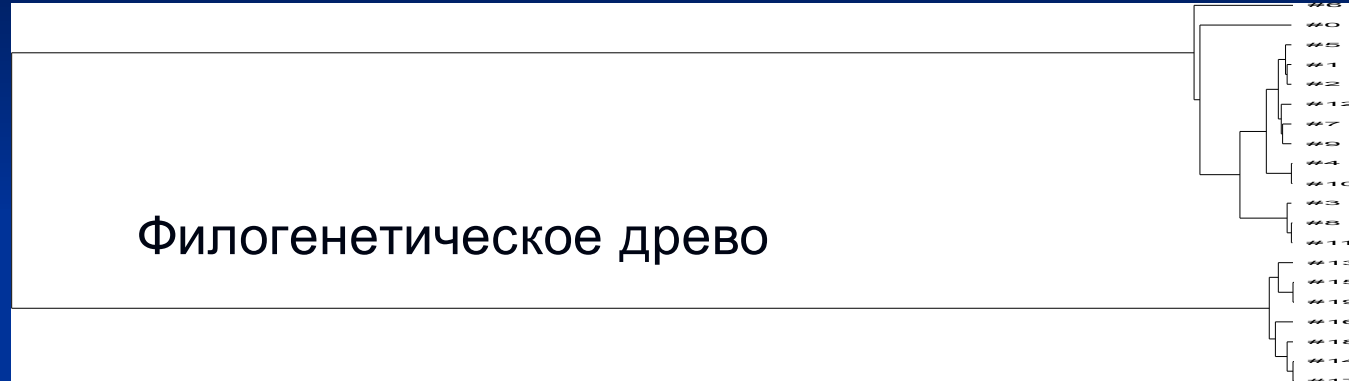


Генетические дистанция

Результат

Нейтральная молекулярная эволюция

ХИЩНИК

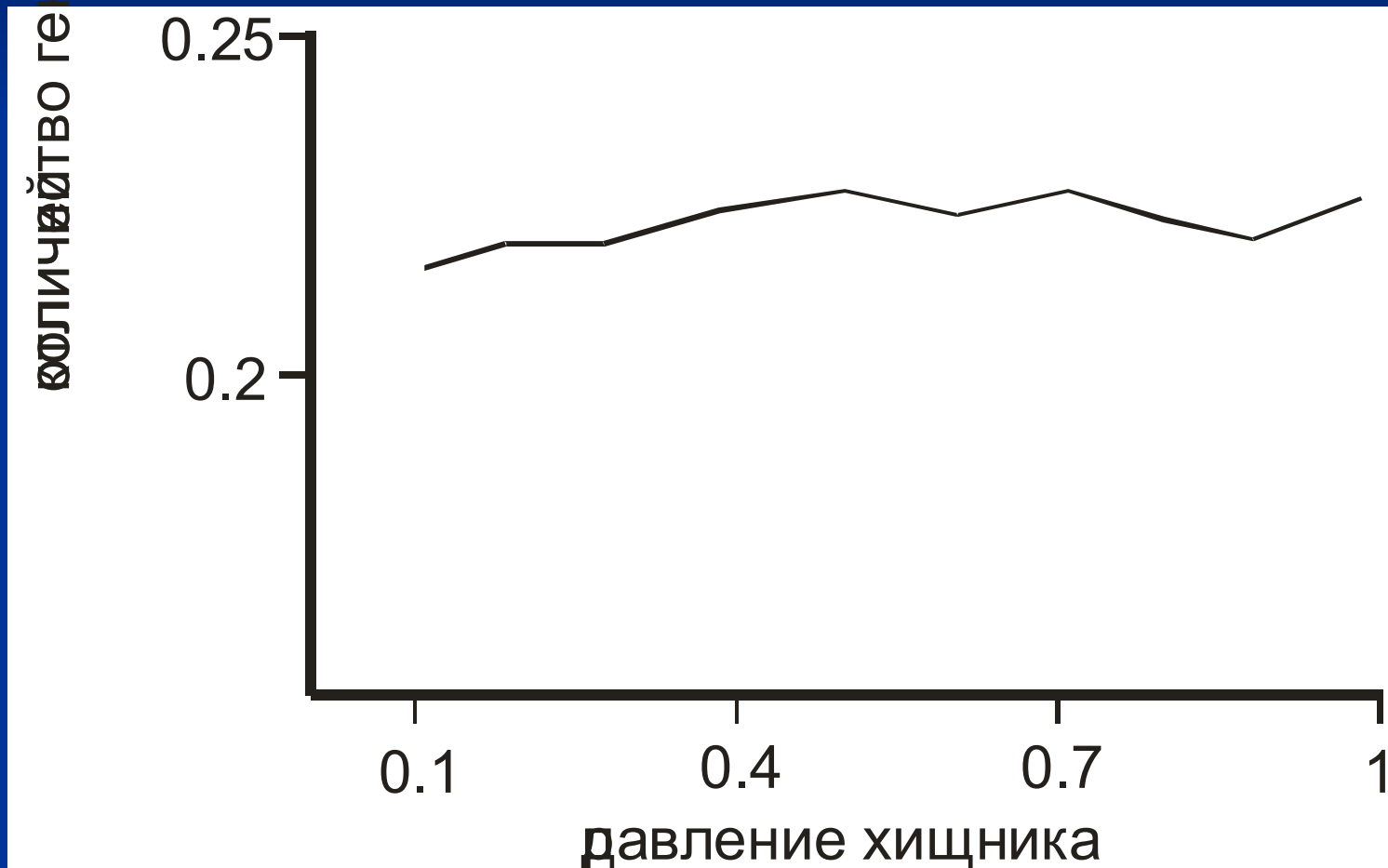


Генетические дистанция

Результат

Нейтральная молекулярная эволюция

Интенсивность влияния хищника и скорость молекулярной эволюции в популяции жертв

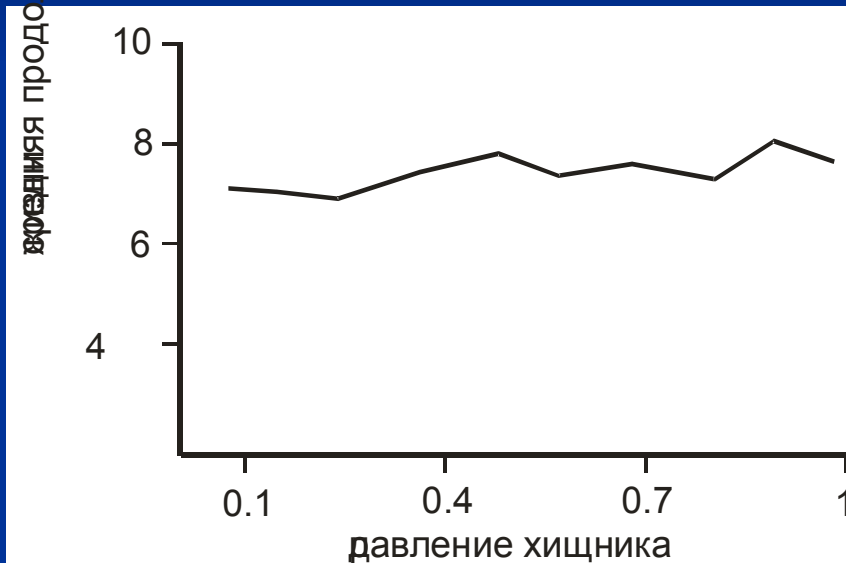


Результат

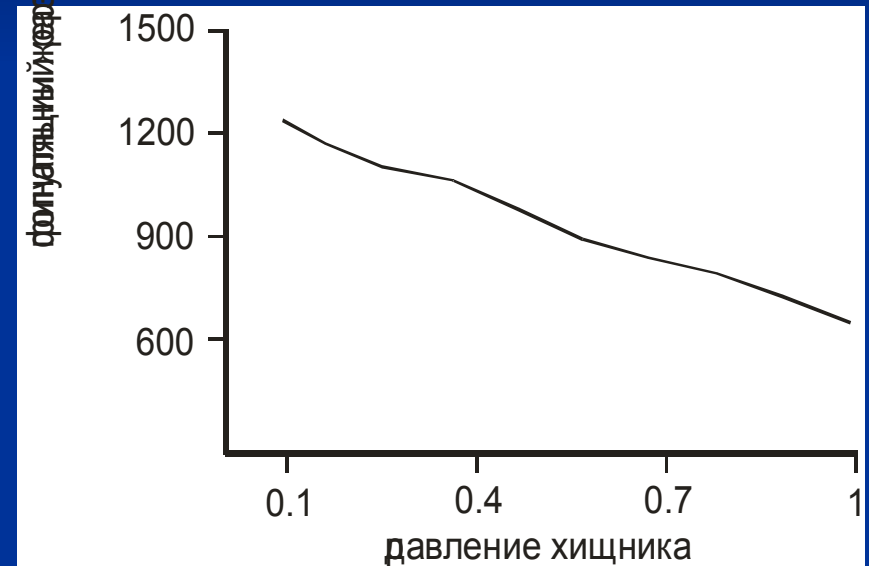
Нейтральная молекулярная эволюция

Интенсивность влияния хищника и скорость молекулярной эволюции в популяции жертв

эффективная продолжительность



форматный размер



Выводы

- 1 Произведена унификация индивидуально-ориентированной модели симпатрического видообразования путем добавления нейтральных маркеров в виде последовательностей «ДНК», с целью изучения взаимосвязей процессов видообразования и нейтральной молекулярной эволюции. Разработаны индивидуально-ориентированные модели видообразования в одномерной замкнутой популяции и коэволюции организмов, взаимодействующих по типу хищник-жертва с добавочными нейтральными маркерами в виде последовательностей «ДНК».
- 2 Анализ нейтральных молекулярно-генетических маркеров, полученных в модели симпатрического видообразования, показал влияние репродуктивной изоляции на форму общего распределения попарных генетических отличий на всех временных этапах видообразовательного процесса. Установлена возможность использования межгруппового распределения генетических различий для определения генетической дистанции между субпопуляциями организмов, формирующимися в результате эволюционного процесса.
- 3 Исследование модели видообразования в одномерной замкнутой популяции показало зависимость наиболее вероятного типа видообразовательного процесса от биологической подвижности организмов, при увеличении биологической подвижности происходит постепенный переход от аллопатрического видообразования к парапатрическому и затем к симпатрическому.
- 4 С помощью модели видообразования в одномерной замкнутой популяции установлено, что распределение попарных генетических различий, построенное по финальным значениям молекулярно-генетических маркеров несет в себе информацию об истории генетических контактов.

Выводы

- 5 Анализ внутривидового полиморфизма генетического маркера *cox1* различных популяций байкальских полихет вида *Manayunkia godlewskii* с помощью общего и межгруппового распределения генетических различий показал наличие корреляции между генетической дистанцией и удаленностью популяций.
- 6 В модели коэволюции организмов взаимодействующих по типу хищник – жертва установлено, что увеличение интенсивности влияния хищника препятствует видообразованию в популяции жертвы. Также установлено, что для устойчивого видообразлвания хищника вслед за видообразованием в популяции жертвы необходима более высокая скорость эволюции в популяции хищника.
- 7 Анализ нейтральной молекулярной эволюции в модели коэволюции организмов взаимодействующих по типу хищник - жертва показал отсутствие влияния хищника на скорость накопления замен в популяции жертвы при отсутствии возрастного предпочтения у хищников.

С. В. Семовскому

У. Дикмну Международный Институт Прикладного
Системного Анализа

Д. Ю. Щербакову