

Видообразование в одномерной популяции: адаптивная динамика и нейтральная эволюция

Семовский С.В. (Semovski@Sherb.Lin.Irk.Ru), Букин Ю.С.,
Щербаков Д.Ю.

Лимнологический институт СО РАН, Иркутск

Рассматривается индивидуально-ориентированная модель динамики эволюционирующей одномерной замкнутой популяции двуполовых особей. Аналогом такого рода популяции является сообщество донных литоральных организмов. Эволюция в модели выглядит как изменение координат особей в пространстве непрерывно изменяющегося полигена при наличии лимитирующего ресурса, задаваемого гауссовской функцией. Конкуренция между индивидами описывается двумерной гауссовской функцией, определяющей адаптивные свойства генотипа, а также ограничивающей плотность популяции в физическом пространстве. Интенсивность конкуренции является управляющим параметром вместе с биологической диффузией, определяющей распределение потомков и расстояние поиска партнера. Показано, что в зависимости от значений параметров в модели могут наблюдаться различные виды кладогенеза: аллопатрическое видообразование при полной пространственной изоляции групп, образовавшихся в результате эволюционного ветвления; различные формы парапатрического видообразования, происходящего при пространственном контакте разделяющихся групп с образованием гибридных зон; симпатрическое видообразование при высокой степени перемешивания. Особенностью представленного подхода является представленная в модели эволюция нейтральных «нуклеотидных» последовательностей, передаваемых по женской линии (аналог митохондриальной ДНК). Показано, что скорость нейтральной эволюции связана с интенсивностью конкуренции. Показано, что традиционные методы филогенетического анализа способны с достаточной степенью достоверности восстановить характер эволюционных процессов.

1. Введение

В последние годы наблюдается значительный рост интереса к изучению эволюционной истории существующих организмов и процессам формирования современного биоразнообразия. В связи с этим существенно возросло количество работ, посвященных моделированию эволюционных процессов и исследованию механизмов видообразования и генетической диверсификации (см. напр., недавно опубликованный обзор [1]). Как правило, интерес исследователей сосредоточен на изучении феномена нарушения симметрии ("symmetry breaking") (см. напр., [2]), определяющего разделение генетических линий (evolutionary branching), а также на перенос результатов, полученных в моделях вегетативного размножения на случай сексуального размножения (см., напр., [3, 4, 5]). Под видообразованием понимается

необратимое подразделение (кладогенез) популяции на генетически изолированные (не скрещивающиеся) группы.

На настоящем этапе развития технологии моделирования эволюционных процессов влияние условий окружающей среды и трофических взаимодействия включается в состав моделей в весьма упрощенном виде. Пример моделирования коэволюции системы «хищник-жертва» приведен в [6]. Значительная часть работ посвящена рассмотрению явления симпатрического видообразования, т.е. процесса генетической изоляции субпопуляций при имеющемся перемешивании особей в однородной среде ([3, 4, 7]). В работах [8, 9] проведено исследование парapatрического видообразования, при котором генетически изолированные морфы занимают географически смежные области при сохраняющемся контакте (зону контакта принято называть гибридной зоной). Исследованию процесса аллопатрического видообразования, протекающего в результате полной географической изоляции популяций за счет главным образом генетического дрейфа, приводящего со временем к их репродуктивной изоляции, посвящено большое количество работ. Другое название данного типа видообразования — географическое (см. [10]).

Мы рассматриваем модель, позволяющую описать возникновение трех упомянутых выше типов видообразования в одномерной замкнутой популяции, описывающей эволюционные процессы в прибрежной зоне (литорали) древнего озера. Многие бентосные (донные) организмы, живущие, к примеру, в узкой (10-100 м) прибрежной зоне озер Байкал, Танганьика приспособлены лишь к узкому интервалу глубин, имеют малую подвижность во всех возрастных стадиях. Известно также, что биоразнообразие, наблюдаемое в этой узкой прибрежной зоне, чрезвычайно велико ([11]). Представленная нами модель демонстрирует условия для формирования различных форм видообразования в зависимости от параметров конкуренции между индивидами и биологической диффузии: географически изолированных популяций; контактирующих, но генетически отличных популяций, а также формирование генетической изоляции групп при полном географическом перемешивании. Модель представляет собой индивидуально-ориентированное описание адаптивной динамики при условии ограниченных ресурсов и конкуренции. Постановка задачи представляет собой развитие идей работы [3].

Методы филогенетических исследований с использованием сравнения последовательностей гомологичных нуклеиновых кислот и белков (прямых потомков общего предка) в последние десятилетия получили исключительно широкое распространение (последние обзоры – [12, 13]). Несмотря на известные примеры того, что эволюционная история гена необязательно адекватно отражает эволюцию организмов, в настоящее время молекулярную филогенетику можно считать наиболее мощным инструментом экспериментальных эволюционных исследований. Подавляющее большинство методов молекулярно-филогенетического анализа основаны на предположении о том, что наблюдаемые замены нуклеотидов (аминокислот) селективно нейтральны, то есть не влияют на жизнеспособность соответствующих организмов и их приспособление к условиям среды [14]. С помощью методов кластеризации на основе выборки из нейтральных последовательностей, соответствующих выбранному участку ДНК, строится филогенетическое дерево, описывающее относительную близость формирования групп организмов и последовательность дивергенции единых групп на морфы (таксоны, виды) [15]. Как легко понять, при использовании метода

молекулярной филогении, в отличие, например, от филогении, использующей палеорекоkonструкции, конечное филогенетическое дерево строится по совокупности нейтральных последовательностей, существующих в данный момент времени, потому верификация построенного дерева не представляется возможным. Применимость молекулярно-филогенетического анализа не исчерпывается только выяснением последовательности видообразовательных событий. Во-первых, довольно давно филогенетический анализ стали применять для выявления неравномерностей скорости молекулярной эволюции либо скорости кладогенеза (см. [16]), а также для выяснения других обстоятельств эволюционного процесса.

В данной работе мы предлагаем дополнить индивидуально-ориентированную модель адаптивной динамики нейтральной эволюцией «нуклеотидных» последовательностей, приданных каждому индивиду. Финальные значения нейтральных последовательностей используются для филогенетического анализа и построения эволюционной истории. Сравнение филогенетических выводов с «истинной» историей процесса эволюции позволяет сформулировать выводы о возможности восстановления характера эволюционного процесса.

2. Модель

В соответствии с идеями работы [3], рассмотрим популяцию, динамика роста которой описывается хорошо известным логистическим уравнением при гауссовской емкости среды, гауссовской интенсивности конкуренции между индивидами и с наличием мутаций. Каждый индивид характеризуется численным показателем (полигеном) x , определяющим эффективность использования ресурсов, таким образом как, к примеру, размер тела или размер клюва определяет спектр доступной пищи. Мы предполагаем, что интенсивность конкуренции между индивидами изменяется в зависимости от генетического расстояния в соответствии с гауссовской функцией $N(\theta, \sigma_x^2)$, которая имеет максимум в нуле и дисперсию σ_x^2 . В работе [3] в соответствии с этими предположениями была построена индивидуально-ориентированная модель вегетативного размножения в однополой популяции, где каждый индивид характеризуется значением генетического параметра x . Индивиды рождаются с постоянной интенсивностью и умирают с интенсивностью, определяемой конкуренцией и емкостью среды.

Динамика популяции с фенотипом x описывается уравнением

$$\frac{dN(x, t)}{dt} = r \cdot N(x, t) \cdot \left[1 - \frac{N(x, t)}{K(x)} \int C(x - y) N(y, t) dy \right] \quad (1)$$

где $N(x, t)$ — размер популяции с фенотипом x в момент времени t . Емкость среды

(распределение ресурсов), $K(x) = K_0 \exp\left[-\frac{(x - x_0)^2}{2\sigma_K^2}\right]$, является устойчивым решением для

динамики популяции. В дальнейшем мы будем использовать значение $\sigma_K^2 = 1$. Индивиды, отличающиеся значением экологического параметра (фенотипа) взаимодействуют в

соответствии с плотностью $C(z) = \exp\left[-\frac{z^2}{2\sigma_x^2}\right]$, где z представляет собой различие в экологических параметрах и σ_x^2 описывает интенсивность конкуренции между популяциями.

Рассматривается двуполовая популяция, в которой особи создают случайные пары для производства потомства. Потомок либо (а) наследует генотип одного из родителей, либо (б) наследует случайную комбинацию генотипов родителей. Эволюционная динамика возникает в подобной постановке, поскольку потомки могут несколько отличаться по генотипу от родителя за счет мутаций. Мутация, приводящая к тому, что у родителя с фенотипом y потомок будет иметь значение экологического параметра x возникает в соответствии с распределением вероятностей $\Psi(x - y)$ с возможными значениями 0 или 1. Мы используем гауссовское распределение с нулевым средним и дисперсией генотипа для мутанта σ_Ψ^2 :

Выживание потомка зависит от генетического расстояния между родителями. На рис.1. представлена вероятность выживания потомка, которая имеет минимум в нуле, соответствующий т.наз. инбредной депрессии, т.н. низкой вероятности выживания потомков, появившихся в результате близкородственного скрещивания (инбридинга). При некотором генетическом расстоянии достигается локальный максимум вероятности выживания потомка (гетерозис). Генетическое расстояние K_0 соответствует нулевому значению вероятности выживания, т.е. репродуктивной изоляции родителей (т.наз. оутбредная депрессия).

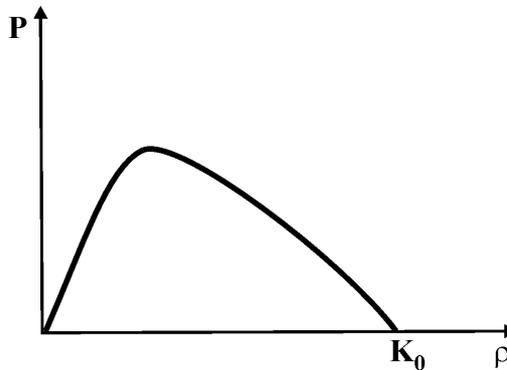


Рис.1. Вероятность выживания потомка (P) в зависимости от генетического расстояния (ρ).
Здесь K_0 — расстояние репродуктивной изоляции (оутбредная депрессия).

Для моделирования видообразования в прибрежной зоне (литорали) древнего озера рассмотрим одномерную замкнутую популяцию, т.е. популяцию, распределенную на кольце. Динамика популяции описывается уравнением

$$\frac{dN(x, y, t)}{dt} = r \cdot N(x, y, t) \cdot \left[1 - \frac{N(x, y, t)}{K(x, y)} \int C_x(x - \chi) C_y(y - \gamma) N(\chi, \gamma, t) d\chi d\gamma\right] \quad (2)$$

Здесь $N(x, y, t)$ — численность популяции в момент t , при значении полигена x в точке пространства y . Функция $C_x(z) = C(z)$ описывает конкуренцию между индивидами в пространстве полигена, конкуренция на кольце также описывается гауссовской функцией $C_y(z)$ с дисперсией σ_y^2 . Емкость среды $K(x, y) = K(x)$ не зависит от переменной y .

В индивидуально-ориентированной реализации модели существенным фактором является схема репродукции особей. В представленной модели для женской особи с координатами (x, y) в окрестности $[y-d, y+d]$ выбирается партнер, после акта репродукции рождается k женских и k мужских особей, равномерно распределенных на кольце в интервале $[y-d, y+d]$.

Для представления нейтральной эволюции в индивидуально-ориентированной модели каждая частица (индивид) имеет нейтральную последовательность нуклеотидов, представленными числовыми значениями от 1 до 4. Для простоты мы считаем все мутации, происходящие в этой последовательности, синонимическими и не оказывающими влияния на адаптацию. Потомок наследует генотип родителя с возможной мутацией, происходящей с вероятностью 0.01 на поколение, для схемы полового размножения наследование происходит от одного из родителей (матери). Совокупность нейтральных последовательностей, полученных в конечный момент реализации модели, использовалась для проведения филогенетического анализа и для сравнения филогенетических выводов с известной картиной адаптивной эволюции.

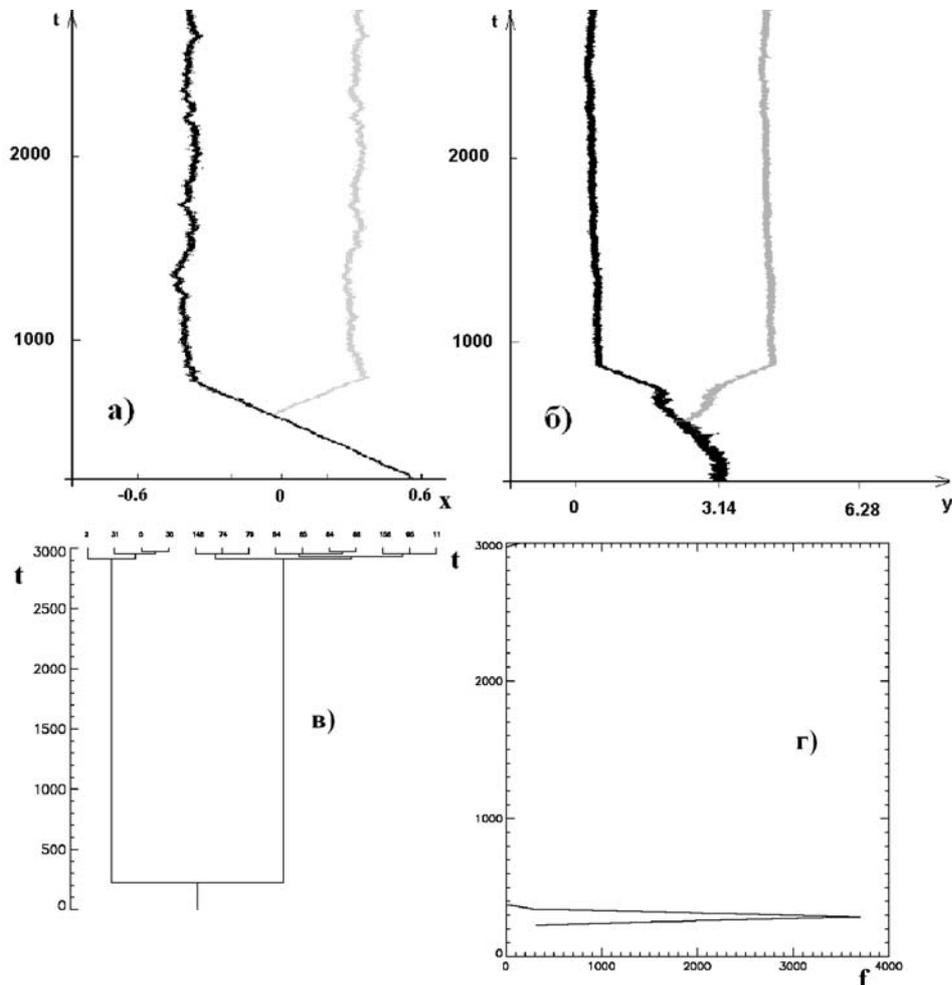


Рис.2. Результаты моделирования — аллопатрическое видообразование (значения параметров см. в тексте). Здесь t — время (поколения). (а) Дивергенция субпопуляций в генетическом пространстве x .

(б) Распределение организмов на кольце по координате y .

Оттенки серого соответственно те же, что и в генетическом пространстве.

(в) Филогенетическое дерево эволюции, построенное по нейтральным последовательностям.

(г) Гистограмма попарных генетических расстояний между субпопуляциями, здесь f — частота.

3. Результаты.

А. *Низкая диффузия — аллопатрическое видообразование.* При низких значениях диффузии d в модели наблюдается случай аллопатрического (географического) видообразования. При этом две субпопуляции расходятся генетически за счет конкуренции (рис.2а) и практически одновременно формируют пространственно изолированные «колонии» (рис.2б). В данном случае используются следующие значения параметров: $\sigma_x^2=0.2$, $\sigma_y^2=100.$, $d=0.06$.

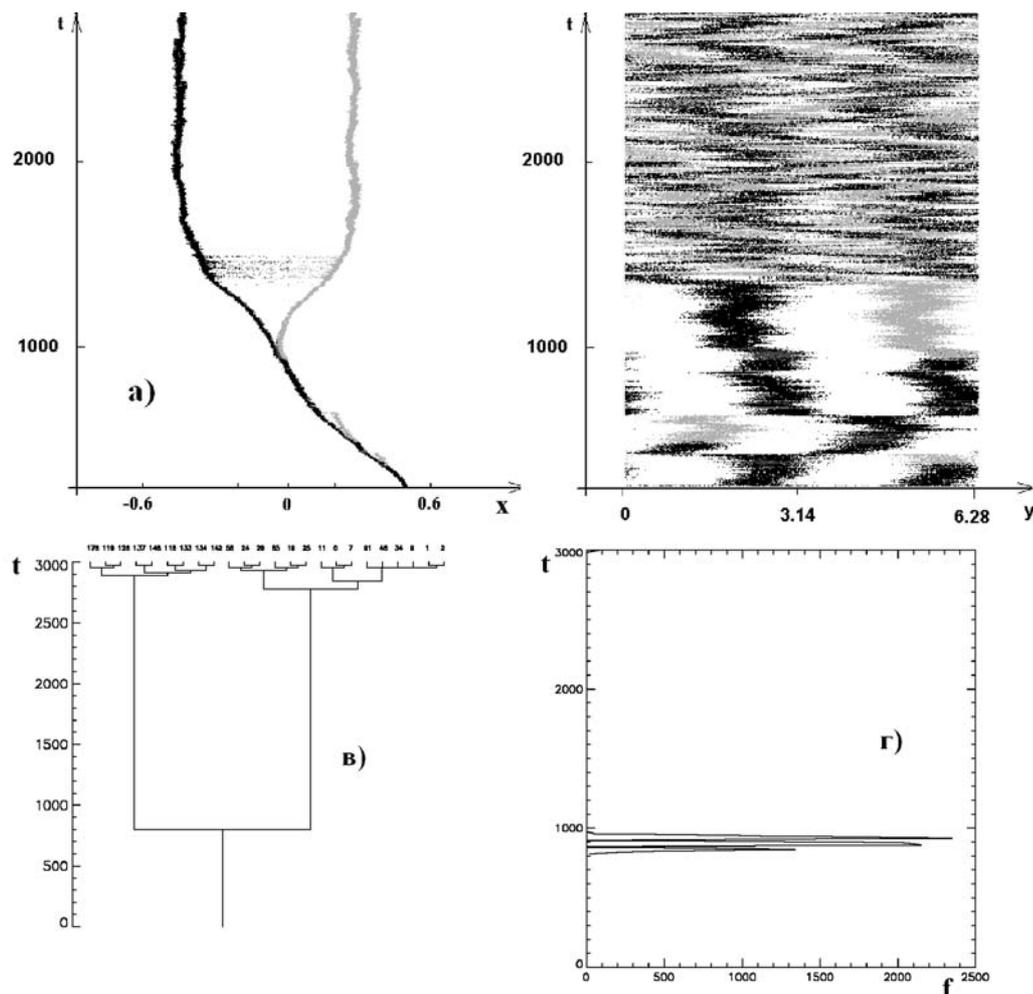


Рис.3. Результаты моделирования — парapatрическое видообразование.
 Описание рисунков (а-г) см в подписи к рис.2.

Б. *Умеренная диффузия — парapatрическое видообразование.* При значениях диффузии, больших, чем в предыдущем случае, субпопуляции проходят процесс генетической диверсификации, оставаясь в пространственном контакте друг с другом (рис.3а, б: $\sigma_x^2=0.2$, $\sigma_y^2=100.$, $d=0.95$. ; рис.4а, б: $\sigma_x^2=0.1$, $\sigma_y^2=100.$, $d=0.95$). Такой процесс является типичным для явления парapatрического видообразования. При различных значениях параметров возникают

различные формы генетического взаимодействия между субпопуляциями. В ряде случаев на протяжении всего времени моделирования, либо периодически между популяциями имеется постоянный генетический контакт, приводящий к наличию устойчивой гибридной зоны (рис.3б, 4б). Возможна также полная генетическая изоляция, начиная с момента генетической дифференциации субпопуляций.

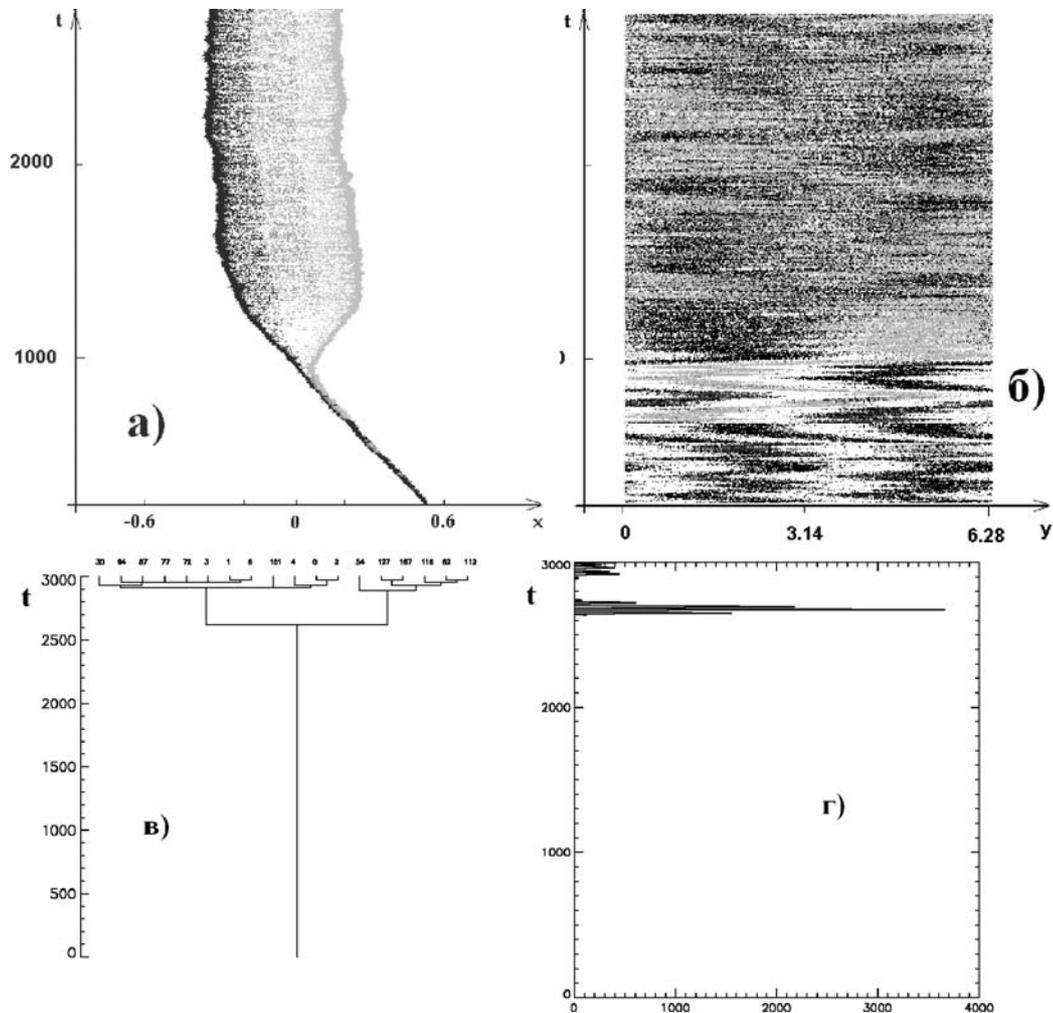


Рис.4. Результаты моделирования — парапатрическое видообразование.

Описание рисунков (а-г) см в подписи к рис.2.

В. *Интенсивная диффузия — симпатрическое видообразование.* При больших значениях диффузии возможен такой выбор таких параметров модели, что после некоторого периода географической изоляции субпопуляции, сохраняя генетическую изолированность, полностью перемешиваются в физическом пространстве (рис.5а, б: $\sigma_x^2=0.2$, $\sigma_y^2=100.$, $d=1.5$). Такого рода процесс соответствует явлению симпатрического видообразования, которое некоторые исследователи называют «микроаллопатрическим», подчеркивая, что, несмотря на отсутствие географической изоляции, в данном случае все же присутствует изоляция субпопуляций в различных экологических нишах [24а]. В данном случае, как и при парапатрическом видообразовании, возможно наличие постоянного или спорадического генетического контакта

между субпопуляциями, возможна также полная генетическая изоляция, начиная с момента генетической дифференциации субпопуляций.

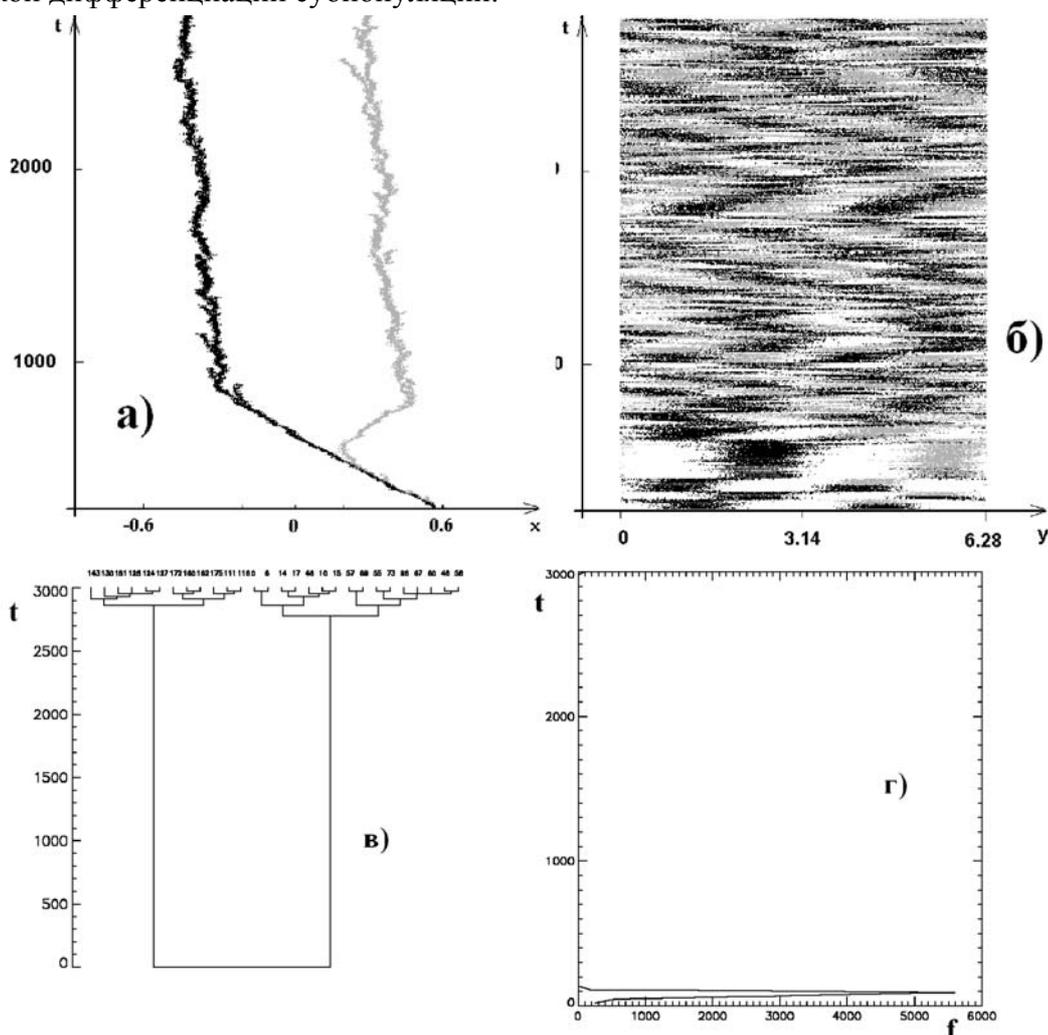


Рис.5. Результаты моделирования — симпатрическое видообразование.

Описание рисунков (а-г) см в подписи к рис.2.

Г. *Нейтральная эволюция и филогенетические выводы.* Совокупность нейтральных последовательностей для модельных индивидов в заключительный момент времени является исходным материалом для построения эволюционной истории сообщества [13]. При этом основным объектом для статистических выводов является квадратная симметричная матрица попарных расстояний между последовательностями. В качестве меры расстояния обычно используется количество различий между «нуклеотидными» последовательностями либо доля таких различий. При известной или оцениваемой скорости нейтральных мутаций и в предположении постоянной скорости нейтральной эволюции (т.наз. «молекулярные часы») становится возможным перейти от количества различий между последовательностями к единицам времени (в смысле количества прошедших поколений). Построение филогенетических деревьев, графически описывающих историю эволюционного ветвления, обычно основано на различных методах кластер-анализа [13]. В данной работе мы используем простейший метод «ближайшего соседа» (Nearest Neighbor) из библиотеки численного анализа языка обработки данных IDL (Research Systems, Inc.) (см., напр., [17]).

В качестве источника информации о характере изменений размера популяции используется частотная гистограмма попарных расстояний. Пики гистограммы соответствуют, как правило, моментам резкого увеличения численности популяции [18]. Для нас, однако, больший интерес представляет гистограммы попарных генетических расстояний между субпопуляциями — эта численная характеристика, рассматриваемая до нас, насколько нам известно, в работе [19], описывает интенсивность генетических контактов между группами особей.

Филогенетические древа, построенные по финальным значениям нейтральных «нуклеотидных» последовательностей, полученных в данной модели (рис.2б, 3б, 4б, 5б) демонстрируют дивергенцию видов, аналогичную истинной. При этом в случае географической изоляции между субпопуляциями (А) не происходит обмена генами после момента дивергенции, что можно видеть из гистограммы попарных генетических расстояний между субпопуляциями (рис.2в). В данном случае наличие единственного пика, образовавшегося в момент генетической дивергенции, показывает отсутствие последующих генетических контактов между группами.

Для случаев парапатрического и симпатрического видообразования (Б, В) некоторые сведения о генетическом контакте между разделившимися группами можно получить из гистограммы попарных генетических расстояний между субпопуляциями. Гистограмма может иметь единственный пик при отсутствии генетических контактов после дивергенции (рис.3г) аналогично случаю географической изоляции, но может также оставаться отличной от нуля при наличии обмена генетическим материалом в дальнейшем (рис.4г), что соответствует отсутствию или наличию гибридной зоны между субпопуляциями. При постоянно имеющемся генетическом контакте (рис.4) между субпопуляциями момент наступления кладогенеза (генетической дифференциации) наступает гораздо позже, что можно видеть из рис.4в, г.

Заключение.

В заключение отметим ещё раз, что предложенная модель использует модификацию известного подхода адаптивной динамики [3]. Нами предложено рассмотрение эволюционной динамики одномерной замкнутой популяции, описывающей сообщество донных организмов литорали крупного глубокого озера. Отличие предложенного подхода для описания аллопатрической и парапатрической эволюции от известных подходов основанных на рассмотрении «метопуляций» [8], «островов» (см., напр., [20]), моделей «stepping stone» ([21]), состоит в рассмотрении популяции, непрерывно распределенной в физическом пространстве. При такой постановке задачи имеется возможность детально рассмотреть процессы, приводящие к генетической дифференциации субпопуляций и образованию специфической пространственной структуры.

Нами впервые предложено рассматривать в индивидуально-ориентированных моделях эволюционных процессов нейтральную молекулярную эволюцию нуклеотидных последовательностей, наследуемых по материнской линии. Имея в распоряжении «истинную» эволюционную историю, мы можем проверить справедливость использования хорошо развитых методов филогенетического анализа, получить представление о факторах, влияющих на скорость нейтральной эволюции. В дальнейшем мы планируем исследовать влияние изменений

условий окружающей среды на процесс видообразования, возможность получения выводов о подобных изменениях с помощью анализа результирующих нейтральных последовательностей, а также рассмотреть возможность восстановления эволюционной истории конкретных организмов с помощью информации о имеющихся на настоящий момент нейтральных нуклеотидных последовательностях и изменениях палеоклимата.

Данная работа была выполнена при поддержке интеграционного гранта СО РАН №66.

Литература.

1. Turelli M., Barton N.H., Coyne J.A., 2001, Theory and speciation, Trends in Ecol. and Evolution, Vol.16, pp.330-343.
2. Cohen J., Stewart J., 2000, Polymorphism viewed as phenotypic symmetry-breaking, In: Non-linear phenomena in physical and sociological sciences (ed.by S.K.Malir), New Delhi: Indian Nat.Acad.Sci., pp.1-63.
3. Dieckmann U., Doebeli M., 1999, On the origin of species by sympatric speciation, Nature, Vol.400, pp.354-357.
4. Sayama H., Bar-Yam Y., 2001, The gene-centred view of evolution and symmetry breaking and pattern formation in spatially distributed evolutionary processes, In: Nonlinear dynamics in the Life and Social Sciences (ed.by W.Sulis and I.Trofimova), IOS Press, pp.360-382.
5. Higashi M., Takimoto G., Yamamura N., 1999, Sympatric speciation by sexual selection. Nature, Vol.402, pp.523-526
6. Marrow P., Dieckmann U., Law R., 1996, Evolutionary Dynamics of Predator-Prey Systems: An Ecological Perspective, International Institute for Applied Systems Analysis, Working Paper WP-96-02.
7. Kawata M., 2001. Invasion of vacant niches and subsequent sympatric speciation. Proc. R. Soc. Lond. B. Vol.269, pp.55 - 63.
8. Gavrilets S., Li H., Vose M. D., 2000. Patterns of parapatric speciation. Evolution. Vol.54, pp.1126 – 1134.
9. Meszner G., Czibula I., Geritz S., Adaptive dynamics in a 2-patch environment: a simple model for allopatric and parapatric speciation Int.Inst.for Applied Systems Analysis, Interim Report, IR-97-001.
10. Mayr E. One Long Argument: Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought. Cambridge, Mass.: Harvard University Press. 1991.
11. Ancient lakes: Biodiversity, ecology and evolution. (ed.by A.Rossiter, H.Kawanabe). Advances in Ecological Research, 31. Academic Press. 2000.
12. Bush R.M., 2001. Predicting adaptive evolution. Nat Rev Genet. Vol.5, pp.387-392.
13. Whelan S, Lio P, Goldman N., 2001. Molecular phylogenetics: state-of-the-art methods for looking into the past. Trends Genet. Vol.17, pp.262-272.
14. Kimura M., The neutral theory of molecular evolution, Cambridge University Press. 1983, reprinted 1986, 367 p.
15. Molecular Systematics, (ed. by D. M. Hillis, C. Moritz, K. Mable). Sinauer, 1996.
16. Nee S., 2001. Inferring speciation rates from phylogenies. Evolution Int J Org Evolution. Vol.55(4), pp.661-668
17. Gumley L.E., Practical IDL Programming, Morgan Kaufmann Publ., 2001.
18. Rogers A.R., Harpending H.C. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. Molecular Biology and Evolution. Vol.9, pp.552-569.
19. Зубаков Д.Ю., Молекулярно-филогенетическое исследование эволюционной истории байкальских моллюсков эндемичных семейств *BAICALIIDAE* и *BENEDICTIIDAE* (GASTROPODA,

РЕСТИНІВРАНСІА). Автореферат диссертации на соискание учёной степени кандидата биологических наук, Иркутск, 1998.

20. Ohta T., 1982. Linkage disequilibrium with the island model, *Genetics*. Vol.101, pp.139-155.
21. Kimura M., 1953, Stepping-stone model of population, *Ann. Rep. of the Nat. Inst. of Genetics*, Vol.3 pp.62-63.